



HAL
open science

Influences maternelles sur le développement vocal de la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*)

Lucie Desmedt

► **To cite this version:**

Lucie Desmedt. Influences maternelles sur le développement vocal de la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*). Biologie animale. Université de Rennes, 2019. Français. NNT: 2019REN1B071 . tel-02735172

HAL Id: tel-02735172

<https://theses.hal.science/tel-02735172v1>

Submitted on 2 Jun 2020

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 DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1
COMUE UNIVERSITÉ BRETAGNE LOIRE

ÉCOLE DOCTORALE N° 605
Biologie Santé
Spécialité : Neurosciences, Éthologie

Par

Lucie DESMEDT

Influences maternelles sur le développement vocal de la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*)

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 19 décembre 2019

Unité de recherche : UMR 6552 EthoS

Rapporteurs avant soutenance :

Isabelle CHARRIER Directrice de recherche, Université Paris-Sud
Gérard COUREAUD Directeur de recherche, Université Claude-Bernard Lyon 1

Composition du Jury :

Président :	Alban LEMASSON	Professeur, Université de Rennes 1
Examineurs :	Isabelle CHARRIER	Directrice de recherche, Université Paris-Sud
	Gérard COUREAUD	Directeur de recherche, Université Claude-Bernard Lyon 1
	Frédéric SÈBE	Maître de conférences, Université de Saint-Etienne
	Christine LETERRIER	Directrice de recherche, INRA de Nouzilly
Dir. de thèse :	Sophie LUMINEAU	Maître de conférences, Université de Rennes 1
Co-dir. de thèse :	Sébastien DERÉGNAUCOURT	Professeur, Université Paris Ouest

REMERCIEMENTS

En ces dernières heures de rédaction, qui viennent clore presque dix années d'études, je tiens à remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail et qui m'ont soutenu durant ces trois années.

Je remercie Alban Lemasson, directeur de l'UMR 6552 de m'avoir accueillie au sein du laboratoire Ethos.

Je tiens à souligner l'investissement de mes encadrants Sophie Lumineau, Sébastien Derégnaucourt et Isabelle George dans la réalisation de ce travail. Tout au long de ces trois années, ils ont fait preuve de disponibilité, d'encouragements, de soutien et d'écoute. Ils ont porté un grand intérêt à mon travail et ont su partager leur expertise afin de me permettre d'enrichir mes connaissances et de mener au mieux cette thèse.

Je remercie Isabelle Charrier et Gérard Coureaud d'avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse. Je remercie également Christine Leterrier, Frédéric Sèbe et Alban Lemasson d'avoir également accepté d'évaluer ce travail.

Au cours de ces trois années, Clémentine Vignal, Frédéric Levy, Tudor Draganoiu, Cécilia Houdelier et Sébastien Dugravot ont été de précieux conseils lors de mes trois comités de thèses. Je les remercie de leur bienveillance et de leur soutien.

Je souhaite aussi remercier Laurence Henry, Marie Trabalon, Cécilia Houdelier, Emmanuel de Margerie et Hugo Cousillas pour l'aide qu'ils ont pu m'apporter d'une manière ou d'une autre.

J'adresse également mes remerciements à tous les techniciens et animaliers du laboratoire. Je remercie, notamment, Céline Nicolle pour sa bonne humeur quotidienne et pour avoir pris soin de mes petites cailles. Merci également de ton aide précieuse dans les cas d'urgences. Merci aussi à Léa Forestier de s'être occupée de mes oiseaux, mais surtout d'avoir parcouru quelques dizaines de kilomètres pour transporter mes cailleaux d'une pièce à l'autre, toujours dans un timing impeccable.

Je tiens à remercier tous les ingénieurs qui ont contribué à la réalisation de ce travail. Merci à Stéphane Louazon pour sa gentillesse, sa disponibilité et sa réactivité sans laquelle il manquerait probablement un chapitre à cette thèse. Merci aussi à Fouad Nassur pour sa persévérance et ces semaines de galères à décrypter les secrets d’Ethovision, The logiciel. Corentin Monmasson, merci de m’avoir initié aux joies de la programmation sous Python !

Je remercie Véronique Guyot pour nos échanges statistiques et ses conseils. Merci aussi à Maxime Hervé de m’avoir accordé un peu de son temps pour discuter de mes modèles.

J’ai une pensée particulière pour tous les doctorants et ATER que j’ai eu l’occasion de rencontrer durant ma thèse. Merci aux Paimpontais : Noémie, Juliette, Loïc, Alice, Mathilde et nouvellement Pablo. Un énorme merci en particulier à Amélie pour tous nos échanges et pour son soutien psychologique de tous les instants (on y est arrivé !!). Merci à toutes celles qui ont partagé mes journées dans le bureau. Celles qui m’ont accueillie au début, Nadège et Vanessa, et celles qui m’ont soutenue/supportée sur la fin, Christiane, Delphine et Marion (force et courage pour la suite ! :P). Merci aussi à Laura de m’avoir tenue compagnie durant quelques mois et de ces moments de détente et de jardinage.

Merci à toutes celles et ceux qui ont partagé les pauses du midi et qui ont amené un peu d’animation et de convivialité tout au long de cette thèse : Antoine, Christiane, Delphine, Marion, Nadège, Céline, Damien, Laura, Lucile, Sarah, Nicolas et Laurine. Merci aussi à tous les stagiaires Chloé, Corentin, Salomé, Manon, Maxime, David, Soline et tous les autres.

Merci à m’sieur L’Azou, j’ai enfin trouvé quelqu’un de plus maniaque que moi ! ;) Merci pour ton aide à maintes reprises et pour ces sorties culturelles dont toi seul à le secret.

Merci à Aïcha pour avoir fourni, malgré elle, les enregistrements acoustiques qui auront occupé mes jours et mes nuits pendant plus d’un an et demi (cf. chapitre 3).

Un grand merci également à mes deux supers stagiaires, Caroline Rébillard et Léa Langerome, pour leur efficacité et l’aide inestimable qu’elles m’ont apportée à un moment critique. Je leur souhaite beaucoup de réussite et d’épanouissement dans la suite de leurs études.

Bien évidemment, je remercie toutes mes petites cailles d’avoir donné de la voix durant ces trois années.

En cette fin de thèse, j'ai une pensée amicale pour mes premiers encadrants : Gabriela De Brito Sanchez et Martin Giurfa. C'est avec eux que j'ai fait mes premiers pas dans le monde de la recherche et que j'ai découvert l'éthologie. Ils ont été et resteront pour moi une source d'inspiration, tant par leurs qualités en tant que chercheurs que par la qualité de leur encadrement. Je profite de ces quelques lignes pour les remercier de tout ce qu'ils m'ont apporté et de tout ce que j'en ai gardé. Je remercie également Patrizia D'Ettoire pour ses encouragements et ses conseils lors de ma préparation au concours de l'école doctorale.

J'adresse mes remerciements chaleureux à Christine et à tous les membres du groupe de danse pour m'avoir permis de m'évader un peu tous les lundis soirs.

Enfin je tiens à remercier Jérémy, pour sa patience et son soutien durant ces trois années. Merci d'avoir toujours été là pour moi, même à l'autre bout de la France.

Je remercie aussi ma famille, et plus particulièrement mes parents, de m'avoir toujours soutenue dans mes choix et suivie dans toutes ces aventures, ils sont pour moi un soutien irremplaçable.

À mes animaux qui m'ont accompagnée jusqu'ici.

Sommaire

SOMMAIRE

CHAPITRE 1 - INTRODUCTION	15
I. <u>Influences maternelles sur le développement comportemental du jeune</u>	19
A. <u>Influences au stade prénatal</u>	19
1. Stimulations sensorielles	19
2. Conditions de vie stressantes de la femelle gestante ou pondeuse	23
3. Hormones maternelles	25
B. <u>Influences au stade postnatal</u>	26
1. Privation maternelle	27
2. Comportement maternel	29
3. Comportement non maternel	30
II. <u>Importance de la communication vocale dans les interactions mère-jeune</u>	32
A. <u>La communication vocale : définition et généralités</u>	32
B. <u>Mise en place de la communication vocale mère-jeune</u>	34
1. Développement sensori-moteur	34
2. Premières interactions vocales mère-jeune	35
3. Fonctions des interactions vocales prénatales	37
4. Influences postnatales des expériences vocales prénatales	37
C. <u>Fonctions de la communication mère-jeune pendant la période de maternage</u>	39
1. Maintenir ou rétablir le contact	39
2. La reconnaissance mère-jeune	39
3. Émergence et régulation des soins maternels	41

III. <u>Influences sociales sur le développement vocal du jeune</u>	45
A. <u>Historique des travaux sur le développement vocal chez les oiseaux</u>	45
1. Travaux pionniers et concepts clés	45
2. Découverte des influences sociales sur le développement vocal	47
3. L'apparition de la dichotomie apprenant vs. non-apprenant	48
B. <u>L'ontogenèse vocale sous influences sociales</u>	49
1. Influences sociales sur le développement vocal des espèces apprenantes	49
2. Remise en cause de la dichotomie apprenant vs. non-apprenant	56
IV. <u>Présentation de la thèse</u>	60
A. <u>Problématique de recherche</u>	60
B. <u>Choix du modèle biologique</u>	60
C. <u>Objectifs de l'étude</u>	61
CHAPITRE 2 - MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE	63
<hr/>	
I. <u>Le modèle biologique : la caille japonaise</u>	65
A. <u>Biologie et écologie</u>	65
1. Statut phylogénétique	65
2. Description morphologique	65
3. Répartition géographique et milieu de vie	66
B. <u>Domestication</u>	66
C. <u>Comportement reproducteur</u>	67
1. Comportement sexuel	67
2. Comportement parental	68

D. <u>Origine des oiseaux</u>	70
II. <u>Conditions d'hébergement des oiseaux</u>	70
III. <u>Protocole expérimental</u>	71
A. <u>Production des jeunes</u>	71
B. <u>Induction du comportement maternel</u>	72
C. <u>Suivi des interactions mère-jeune</u>	74
1. Méthodes d'observation	74
2. Répertoire comportemental de la caille japonaise	74
D. <u>Caractérisation du développement des jeunes</u>	76
1. Comportement vocal	76
2. Caractérisation des profils émotionnels	81
3. Suivi morpho-physiologique	84
IV. <u>Paradigme expérimental</u>	84
CHAPITRE 3 - INFLUENCE DE LA PRÉSENCE MATERNELLE AU JEUNE AGE	87
<hr/>	
I. <u>Synthèse</u>	89
II. <u>Maternal presence influences vocal development in the Japanese quail</u>	91
CHAPITRE 4 - INFLUENCES MATERNELLES PRÉ- ET POSTNATALES	119
<hr/>	
I. <u>Synthèse</u>	121
II. <u>Perinatal maternal environment affects vocal development in Japanese quail</u>	123

CHAPITRE 5 - CARACTÉRISATION DES ÉCHANGES VOCAUX MÈRE-JEUNE	161
<hr/>	
I. <u>Synthèse</u>	163
II. <u>Mother-chick vocal interactions in the Japanese quail: a preliminary study</u>	165
CHAPITRE 6 - DISCUSSION	193
<hr/>	
I. <u>Bilan des résultats</u>	195
II. <u>Influences maternelles sur le développement vocal: Quels mécanismes ?</u>	197
A. <u>Influences maternelles indirectes</u>	197
1. Influences maternelles sur la croissance des jeunes	198
2. Influences maternelles sur le tempérament des jeunes	200
3. Influences maternelles sur le développement cérébral	203
B. <u>Influences maternelles directes</u>	205
III. <u>Le contexte social précoce : au-delà des influences maternelles</u>	209
A. <u>Influences des congénères du même âge</u>	209
B. <u>Le miroir : un substitut social ?</u>	212
IV. <u>Influences sociales sur le développement vocal : vers une revisite du modèle de l'apprentissage vocal</u>	216
V. <u>Perspectives</u>	219
A. <u>Interactions des influences maternelles prénatales et postnatales sur le développement vocal des jeunes</u>	219

B. <u>Caractérisation des interactions mère-jeune : premières interactions vocales et succès du maternage</u>	220
C. <u>Influences des interactions visuelles sur la communication mère-jeune</u>	220
D. <u>Effets à long terme et influences à l'âge adulte</u>	221
E. <u>Reconnaissance et discrimination vocale : fonction et valeur adaptative des cris</u>	222
F. <u>Élargissement à d'autres influences sociales et à d'autres espèces</u>	223
VI. <u>Conclusion</u>	224
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	227
<hr/>	
ANNEXES	263
<hr/>	

CHAPITRE **1**

Introduction

CHAPITRE 1 – Introduction

Comprendre comment un comportement se met en place au cours de la vie d'un individu est l'une des questions centrales de l'éthologie. Par ailleurs, l'étude de la variabilité phénotypique au cours du développement est essentielle à la compréhension des processus évolutifs. Dans les années 1950, Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen furent les premiers à s'intéresser au développement des comportements. Leurs travaux ont animé le débat sur l'inné et l'acquis (Griffiths, 2004) et amené à revisiter le modèle de développement comportemental. Alors que Konrad Lorenz défend l'existence d'un prédéterminisme génétique, Théodore Schneirla et Daniel Lehrman mettent en avant les interactions réciproques entre la maturation et l'expérience (Schneirla, 1965). Dans les années 1990, Gilbert Gottlieb proposa le modèle de l'épigénèse probabiliste (Figure 1) basé sur l'interaction bidirectionnelle entre les facteurs génétiques, de maturation et d'expérience (Gottlieb, 1991). Ce modèle a, depuis, été amplement approuvé par la communauté scientifique et permet de définir **l'ontogenèse** comme un processus complexe et dynamique qui résulte des interactions mutuelles entre le patrimoine génétique, les processus de maturation et les facteurs environnementaux. La **maturation** désigne les contributions apportées au développement par la croissance et la différenciation tissulaire, ainsi que les conséquences organiques (structurelles) et fonctionnelles héritées des stades antérieurs de développement (Guyomarc'h, 1995). **L'expérience**, quant à elle, peut être définie comme la contribution au développement du comportement de toutes les stimulations internes et externes depuis les périodes les plus précoces du développement (Schneirla, 1965).

Parmi les **facteurs environnementaux** susceptibles d'influencer le développement comportemental d'un individu, peuvent être distingués les paramètres abiotiques et biotiques. Ces facteurs sont présents tout au long de la vie de l'individu mais jouent un rôle majeur aux stades précoces. En effet, dès le **stade prénatal**, l'embryon est soumis à différentes stimulations susceptibles d'orienter sa trajectoire développementale mais aussi ses caractéristiques phénotypiques à long terme. **Après l'éclosion ou la naissance**, l'individu poursuit sa construction comportementale dans un environnement très stimulant, notamment de par la richesse des interactions sociales auxquelles il est exposé.

L'environnement social dans lequel se développe un individu constitue un facteur clé de son développement. Selon le système socio-sexuel de l'espèce, le jeune peut être exposé à de multiples influences sociales. Chez les oiseaux et les mammifères, la présence des adultes et la possibilité d'interagir avec eux constitue, notamment, une composante majeure dans l'ontogenèse de nombreux comportements tels que la recherche alimentaire, les comportements anti-prédateurs, la communication interindividuelle ou encore les interactions sociales.

Dans cette introduction, nous donnerons un aperçu des influences sociales sur le développement des jeunes chez les vertébrés. Nous verrons dans un premier temps le rôle particulier de la mère sur le développement des jeunes via ses influences aux stades prénatal et postnatal. Nous décrirons par la suite l'importance de la communication vocale dans les interactions mère-jeune. Puis nous résumerons les connaissances concernant les influences sociales sur le développement de la production vocale. Dans cette dernière partie, nous illustrerons les influences des adultes parents et non-parents.

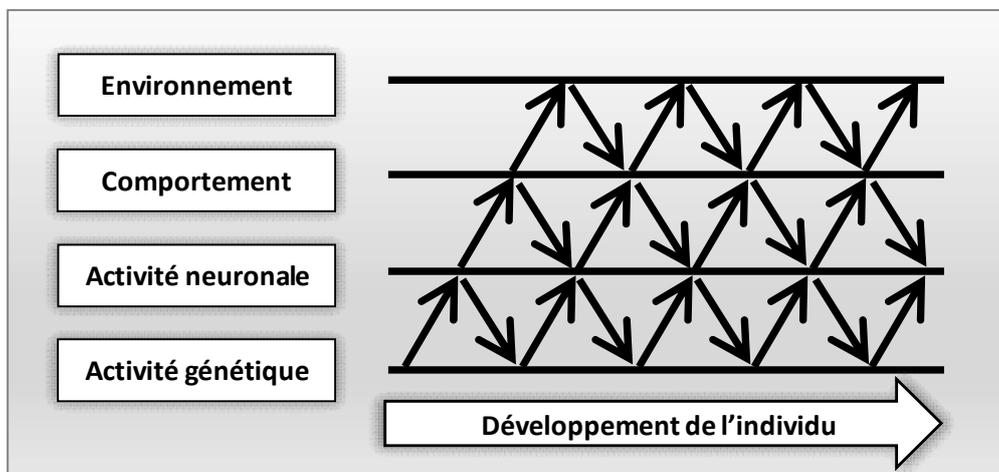


Figure 1. Représentation schématique du modèle développemental de l'épigenèse probabiliste : influences bidirectionnelles entre les facteurs génétiques, de maturation et d'expérience (d'après Gottlieb, 1991).

I. INFLUENCES MATERNELLES SUR LE DEVELOPPEMENT COMPORTEMENTAL DU JEUNE

Au cours de son développement, le jeune est amené à interagir avec de nombreux partenaires sociaux. Dès la période précoce, les parents ont une place centrale dans l'environnement social du jeune et jouent un rôle majeur dans son développement. On parle d'effets parentaux pour désigner l'influence du phénotype des parents ou de leurs environnements sur le phénotype de leurs descendants, impliquant des facteurs autres que l'hérédité d'origine génétique (Mousseau & Fox, 1998 ; Bonduriansky et al., 2012). Pour un bon nombre d'espèces, la mère constitue souvent le partenaire principal lors de la période précoce ; elle va donc avoir une influence particulière sur le développement physiologique et comportemental de ses jeunes. On parle alors d'influences maternelles (Mousseau & Fox, 1998). Nous verrons que ces influences peuvent survenir dès le stade prénatal ou après la naissance.

A. Influences au stade prénatal

L'ontogenèse des comportements commence dès le stade prénatal. Chez la majorité des mammifères, l'embryon se développe au sein de l'organisme maternel et va être influencé par diverses stimulations provenant de l'environnement externe ou liées à l'état interne de la mère. Chez les oiseaux, l'embryon se développe dans un œuf, produit par la mère, et va être principalement influencé par les caractéristiques internes de celui-ci, ainsi que par les stimulations du milieu extérieur durant l'incubation.

1. Stimulations sensorielles

La mise en place des systèmes sensoriels débute au cours du développement embryonnaire. Ainsi, durant son développement, l'embryon perçoit diverses stimulations susceptibles d'influencer son comportement avant et/ou pendant la période postnatale.

a. Stimulations lumineuses

Si les **stimulations visuelles** durant la période prénatale peuvent orienter le développement embryonnaire et comportemental (e.g. la latéralisation : Rogers, 2012), les stimulations visuelles d'origine maternelle sont peu présentes durant la gestation et la ponte. Néanmoins, l'embryon peut être influencé par les conditions lumineuses externes de façon indirecte chez les mammifères et directe chez les oiseaux.

Mammifères - Chez l'humain, l'horloge interne du fœtus se synchronise sur le rythme circadien de la mère, lui-même influencé par les **conditions photopériodiques** de son environnement. Cette synchronisation pourrait préparer le jeune aux conditions de vies postnatales et à la transition rythmique qu'elle impose (Reppert & Schwartz, 1983). Une telle synchronisation entre l'activité de la mère et du fœtus a également été observée en fin de gestation chez le hamster doré (*Mesocricetus auratus* : Davis & Gorski, 1988), ou encore la souris (*Mus booduga* : Viswanathan, 1990). Chez les mammifères, cette synchronisation dépend de la sécrétion de mélatonine maternelle, transmise au fœtus par voie placentaire.

Oiseaux - Chez les oiseaux, plusieurs études expérimentales ont mis en évidence les influences de stimulations lumineuses sur la latéralisation de certains comportements (Rogers, 1990 ; Rogers & Deng, 1999 ; Chiandetti & Vallortigara, 2019). Ainsi, des embryons de colin de Virginie (*Colinus virginianus*) exposés à la lumière en fin d'incubation sont majoritairement latéralisés à gauche, contrairement à des embryons maintenus dans l'obscurité (Casey & Lickliter, 1998). Les stimulations lumineuses au cours de l'incubation peuvent également influencer les comportements sociaux. En effet, des poussins (*Gallus gallus domesticus*) exposés à la lumière durant l'incubation expriment davantage de picorages non-agressifs envers les congénères, un comportement associé à l'exploration sociale (Riedstra & Groothuis, 2004). Chez cette espèce, les poussins exposés à la lumière montrent également une hiérarchie plus stable (Rogers & Workman, 1989).

b. Stimulations olfacto-gustatives

L'environnement **olfacto-gustatif** de l'embryon peut également avoir une influence sur certains aspects de son comportement. En effet, les substances ingérées par la mère durant

la période de gestation ou de ponte peuvent être perçues par l'embryon dès la période prénatale. Chez les mammifères, les arômes et molécules odorantes des substances ingérées par la mère parviennent à l'embryon via le liquide amniotique. Chez les oiseaux, l'embryon peut être exposé avant et après la ponte, les odeurs pouvant traverser la coquille de l'œuf. **L'alimentation** de la mère, notamment, peut influencer les préférences alimentaires postnatales de ses jeunes.

Mammifères - Une expérience réalisée chez le mouton (*Ovis aries*) a mis en évidence qu'une exposition prénatale à de l'huile essentielle d'origan induisait une préférence alimentaire pour cette saveur (Simitzis et al., 2008). De telles préférences olfacto-gustatives ont également été rapportées chez le lapin de garenne (*Oryctolagus cuniculus* : Coureaud et al., 2002), le porc domestique (*Sus scrofa domesticus* : Figueroa et al., 2013), le chien domestique (*Canis familiaris* : Wells & Hepper, 2006), mais aussi chez l'humain (Schaal et al., 2001). Un **régime alimentaire maternel inadapté** peut aussi avoir un fort impact sur l'expression comportementale des jeunes après la naissance. Par exemple, les nouveau-nés dont la mère a consommé une alimentation riche en graisse peuvent avoir des capacités cognitives altérées (rat : Rodriguez et al., 2012), ou présenter une émotivité accrue (rat : Bilbo & Tsang, 2010 ; macaque japonais, *Macaca fuscata* : Sullivan et al., 2010). Par ailleurs, une sous-nutrition durant la période de gestation entraîne des modifications comportementales au jeune âge, telles qu'une diminution des capacités d'apprentissage (Morgane et al., 1993) ou encore une réactivité émotionnelle plus importante (souris rayée d'Afrique, *Rhabdomys dilectus chakae* : Pillay et al., 2016 ; lapin de garenne : Simitzis et al., 2013).

Oiseaux - Le comportement alimentaire des oisillons est lui aussi influencé par l'alimentation de la mère. Chez la poule domestique, les poussins dont les mères ont été nourries avec une alimentation enrichie avec une huile de poisson durant la ponte, s'orientent vers et consomment préférentiellement un aliment contenant cet arôme (Aigueperse et al., 2013). Une autre étude réalisée chez cette espèce a également mis en évidence une préférence pour des odeurs perçues à travers la coquille. Ainsi, des embryons exposés à un arôme de fraise présent dans l'air ou déposé sur la coquille de l'œuf montrent des préférences olfactives (copeaux parfumés) et gustatives (consommation d'une eau parfumée) pour cette odeur deux à quatre jours après l'éclosion (Sneddon et al., 1998).

Par ailleurs, que ce soit chez les mammifères ou les oiseaux, des **substances nocives** présentes dans l'environnement peuvent être ingérées ou respirées involontairement par la mère et avoir des conséquences néfastes sur le développement embryonnaire et sur les comportements après la naissance ou l'éclosion (polluants : Ottinger et al., 2009 ; Perera et al., 2013 ; pesticides : Eroschenko et al., 2002).

c. Stimulations tactiles et vestibulaires

Mammifères - Chez les mammifères, l'influence des stimulations vestibulaires sur le développement des jeunes a reçu peu d'attention, en raison de leur développement intra-utérin. Néanmoins, des travaux réalisés chez l'humain ont montré que le fœtus est sensible aux mouvements de sa mère. Des changements de rythme cardiaque peuvent être observés suite au déplacement passif de celle-ci (Lecanuet & Jacquet, 2002).

Oiseaux - À l'inverse, chez les oiseaux, l'embryon est exposé à des stimulations vestibulaires maternelles qui peuvent influencer son ontogenèse. En effet, pendant la période de couvaie, la mère retourne régulièrement ses œufs empêchant ainsi l'adhésion des membranes embryonnaires (Figure 2). Les **stimulations vestibulaires et tactiles** qui découlent de ce comportement peuvent moduler les rythmes d'activités des jeunes après l'éclosion. Par exemple, chez la poule domestique, un retournement expérimental des œufs toutes les 20 minutes induit un rythme ultradien d'activité locomotrice de 21 minutes, alors qu'il est de 29 minutes chez des jeunes qui n'ont pas été exposés au retournement (Guyomarc'h et al., 1973).



Figure 2. Comportement de retournement des œufs chez la Grèbe huppé.

d. Stimulations auditives

Les sons produits par la mère sont une source de stimulation auditive pour l'embryon. Chez les mammifères, le jeune en développement est exposé aux différents sons provenant du corps maternel, liés à des processus physiologiques associés par exemple à l'alimentation ou à la respiration. Néanmoins, le développement comportemental des jeunes va être principalement influencé par les **vocalisations maternelles** émises pendant la gestation ou l'incubation. Ce point sera développé dans la partie II.

2. Conditions de vie stressantes de la femelle gestante ou pondeuse

L'environnement dans lequel évoluent les femelles est une source de stimulations, parfois stressantes. En effet, des perturbations du milieu de vie mais également de l'environnement social sont autant de sources de stress pour un individu. Les influences maternelles prénatales engendrées par un **stress** ont fait l'objet de nombreuses études mettant en évidence leurs conséquences majeures sur une large gamme de comportements.

Mammifères - La **pression de prédation** dans le milieu de vie de la femelle peut être une source de stress importante. Ainsi, des rattes gestantes exposées à la présence répétée d'un chat donneront naissance à des mâles plus émotifs et moins agressifs (rat de laboratoire : Patin et al., 2005). Chez les marmottes à ventre jaune (*Marmota flaviventris*), la croissance et le comportement de dispersion des jeunes varient avec le risque de prédation (Monclús et al., 2011). **L'instabilité du milieu social** ou l'exposition à un isolement social peuvent également engendrer un stress prénatal. Des brebis isolées régulièrement durant les dernières semaines de gestation donnent naissance à des jeunes qui expriment davantage de comportements d'explorations et de locomotions (Roussel et al., 2004). Chez le cochon d'Inde (*Cavia porcellus*), les jeunes exposés à un stress social durant la période prénatale montrent des comportements sexuels altérés (Sachser & Kaiser, 1996 ; Kaiser & Sachser, 2005). Les femelles sont masculinisées et expriment des comportements de parade typique des mâles (Kaiser et al., 2003), tandis que les mâles sont infantilisés (Kaiser & Sachser, 2001). Des modifications des comportements émotifs et sociaux des descendants ont également été observées chez les primates non-humains (macaques rhésus, *Macaca mulatta*) dont les mères ont été exposées

à des **situations anxiogènes**, telles que des bruits ou des déplacements. Ainsi, les jeunes macaques issus de mère stressée durant la période de gestation expriment davantage de comportements stéréotypés et moins de comportements exploratoires (Coe et al., 2003), mais également des comportements sociaux anormaux tel que des accrochements mutuels (Clarke & Schneider, 1993 ; Clarke et al., 1996). Des déficits d'apprentissage et de mémoire sont également observés chez les rats dont les mères ont été stressées durant la gestation (Modir et al., 2014).

Oiseaux - L'exposition à des conditions de vies stressantes durant la période de ponte a également été bien étudiée chez les oiseaux. Comme chez les mammifères, le **risque de prédation** est une source importante de stress qui peut avoir des conséquences sur le développement des jeunes. Chez le goéland leucophée (*Larus michahellis*), par exemple, les jeunes issus de mère exposée à un prédateur durant la phase de ponte s'accroupissent plus rapidement à l'écoute du cri d'alarme et reste plus longtemps en immobilité tonique (Morales et al., 2018). Chez la poule domestique, les mères soumises à une **restriction alimentaire** auront des jeunes plus émotifs et moins compétiteurs lors de la recherche alimentaire (Janczak et al., 2007). L'environnement social peut également être une source de stress. Ainsi, des cailleaux (*Coturnix coturnix japonica*) issus de mères exposées à une **instabilité sociale** durant la ponte montrent une réactivité émotionnelle plus élevée en réponse à la nouveauté et à la séparation sociale (Guibert et al., 2010). Chez cette espèce, des modifications comportementales similaires peuvent également être observées suite à un **stress physique** (bruits, mouvements : Guibert et al., 2011).

Certaines modifications comportementales observées suite à un stress prénatal peuvent s'expliquer par des **variations hormonales**. En effet, l'exposition à une situation stressante s'accompagne d'une augmentation de la production de glucocorticoïdes (hormones de stress) suite à l'activation de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA) (Barbazanges et al., 1996 ; Welberg & Seckl, 2001 ; Zagron & Weinstock, 2006 ; Weinstock, 2008). Chez la femelle gestante ou pondeuse, cette hormone induit des modifications structurelles et fonctionnelles du cerveau, et peut altérer le développement de l'axe HPA (Weinstock, 1997 ; Weinstock, 2001 ; Roussel et al., 2004 ; Janczak et al., 2007 ; Brunton, 2013), du système ocytocinergique (associé aux comportements sociaux) et la neurogenèse hippocampique (associée aux capacités d'apprentissage) des embryons. Les effets d'un stress prénatal peuvent également

être médiés par les androgènes (Kaiser & Sachser, 2005), dont la production est contrôlée par l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique (HPG). Des études expérimentales manipulant les concentrations de ces hormones ont permis de mettre en évidence leurs implications sur de nombreux traits phénotypiques après la naissance (Welberg & Seckl, 2001) ou l'éclosion (Groothuis et al., 2005 ; Janczak et al., 2006 ; Rodricks et al., 2006), à court comme à long terme.

3. Hormones maternelles

Comme nous venons de le mentionner, la trajectoire développementale du jeune peut être modulée par son environnement hormonal prénatal. Depuis les travaux de Schwabl (1993), qui fut le premier à décrire des variations de concentration en **hormones stéroïdiennes** dans le vitellus, ce sujet a suscité un intérêt croissant (Groothuis et al., 2005 ; Groothuis et al., 2019). Depuis, plusieurs études ont mis en évidence le rôle de ces hormones comme médiateurs des influences maternelles prénatales.

Mammifères - Chez la hyène tachetée (*Crocuta crocuta*), le niveau d'androgènes circulant en fin de gestation est corrélé positivement au rang hiérarchique de la femelle. Les jeunes nés de mères dominantes, exposés à de fortes concentrations d'androgènes, montrent un développement plus rapide et expriment des comportements plus agressifs que les jeunes nés de mères subordonnées (East & Hofer, 2002 ; Dloniak et al., 2006).

Oiseaux - Chez les oiseaux, les androgènes d'origine maternelle sont susceptibles d'affecter de nombreux traits comportementaux, à la fois à court et à long terme. Les variations d'androgènes maternels dans l'œuf peuvent influencer la vitesse de croissance (mouette rieuse, *Larus ridibundus* : Eising et al., 2001 ; étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris* : Pilz et al., 2004 ; serin des Canaries, *Serinus canaria* : Schwabl, 1996), les comportements de quémandes alimentaires (serin des Canaries : Schwabl, 1993 ; Schwabl, 1996 ; mouette rieuse : Eising & Groothuis, 2003), l'émotivité (caille japonaise : Okuliarová et al., 2007 ; Guibert et al., 2012), la socialité (poule domestique : Bertin et al., 2019) ou encore les comportements agressifs et la compétitivité (mouette tridactyle, *Rissa tridactyla* : Müller et al., 2012 ; poule domestique : Lay & Wilson, 2002) des jeunes oisillons. Néanmoins, de tels effets ne se retrouvent pas chez toutes les espèces (Gil, 2008 ; Groothuis et al., 2019). Par exemple,

contrairement à la mouette rieuse ou au serein des Canaris, une injection d'androgènes dans les œufs d'étourneau européen n'a pas d'influence sur le comportement de quémante des jeunes (Pilz et al., 2004). À plus long terme, des effets ont été observés sur les comportements agressifs et la compétitivité (moineau domestique, *Passer domesticus* : Partecke & Schwabl, 2008) mais aussi sur la production vocale des jeunes adultes (diamant mandarin, *Taeniopygia guttata* : Ward et al., 2001).

D'autres hormones ou substances d'origine maternelle, telles que les hormones thyroïdiennes (Hsu et al., 2017 ; Ruuskanen & Hsu, 2018) ou les caroténoïdes (Giraudeau et al., 2017), sont susceptibles d'impacter le développement phénotypique du jeune, mais peu d'études ont exploré leur influence au niveau comportemental.

Ainsi, que ce soit chez les mammifères ou les oiseaux, les expériences précoces ont un impact majeur sur les caractéristiques phénotypiques d'un individu. Les influences maternelles prénatales pourraient favoriser l'établissement d'une **continuité transnatale** et préparer l'embryon à son futur environnement. Par exemple, l'exposition aux composés alimentaires consommés par la mère permettrait aux jeunes de s'orienter vers des sources alimentaires sûres (Schaal & Orgeur, 1992). L'environnement olfactif et auditif pourrait également participer à l'ontogenèse des relations sociales et notamment à l'établissement d'un lien mère-jeune (Schaal et al., 1995). De même, l'augmentation de la réactivité émotionnelle chez les jeunes issus de mères stressées pourrait favoriser leur survie (Guibert et al., 2010).

B. Influences au stade postnatal

Après la naissance ou l'éclosion, le jeune dépend de la mère chez de nombreuses espèces de mammifères et d'oiseaux. Dans cette deuxième partie, nous verrons que la construction comportementale du jeune peut être influencée par la présence de la mère à un âge précoce. Ces influences vont être variables selon l'espèce, et dépendent principalement de l'état de

maturation du jeune à la naissance, de la durée du maternage et de l'intensité des interactions entre la mère et ses jeunes.

1. Privation maternelle

La **présence de la mère** au jeune âge joue un rôle majeur sur le développement comportemental des jeunes.

Mammifères - Les célèbres travaux d'Harry Harlow dans les années 1970 ont mis en évidence d'importantes séquelles comportementales, parfois irréversibles, chez de jeunes primates isolés de leur mère (Harlow & Suomi, 1971 ; Harlow & Suomi, 1974 ; Figure 3). Les jeunes macaques rhésus élevés en isolement expriment des comportements sociaux inadaptés, une réactivité émotionnelle accrue, ou encore des déficits d'apprentissage et de discrimination cognitive (Seay et al., 1964 ; Seay & Harlow, 1965 ; Suomi et al., 1971). Ces travaux ont également souligné les effets durables d'une **privation maternelle** avec l'expression de comportements sexuels anormaux, et pour les femelles un comportement maternel appauvri et inadapté à l'âge adulte, se traduisant par une indifférence envers les sollicitations du jeune et l'expression de comportements abusifs (maltraitance, infanticide) (Seay et al., 1964 ; Arling & Harlow, 1967 ; Harlow & Suomi, 1971).

Depuis les travaux de Harlow, un grand nombre d'études ont exploré les effets de séparations brèves ou définitives entre la mère et ses jeunes. Chez les rongeurs, par exemple, une **privation maternelle complète** pendant la période post-partum diminue les soins maternels à l'âge adulte (Suomi, 1997 ; Gonzalez et al., 2001 ; Gonzalez & Fleming, 2002 ; Novakov & Fleming, 2005 ; Melo et al., 2006) et des **séparations répétées** réduisent les comportements exploratoires et créent des déficiences cognitives à l'âge adulte (Aisa et al., 2007).

Un **sevrage précoce** de la mère peut également avoir des répercussions sur le développement comportemental du jeune. Par exemple, les porcelets montrent une augmentation de l'agressivité et des



Figure 3. Comportement d'inconfort d'un jeune macaque rhésus élevé en isolement social. @psych.neocities.org.

interactions sociales moins importantes (Fraser, 1978). Des niveaux d'effarouchement supérieurs sont également observés chez les rats et les souris de laboratoire (Kikusui et al., 2004 ; Kanari et al., 2005 ; Kikusui et al., 2005). Chez le cheval (*Equus caballus*), des poulains séparés de leur mère immédiatement après la naissance, et manipulés par l'humain pendant une heure avant de retourner auprès de leur mère, montrent par la suite une forte dépendance à celle-ci et des compétences sociales altérées (Henry et al., 2009).

En revanche, des **séparations brèves** entre la mère et sa progéniture durant la période de maternage peuvent avoir des effets bénéfiques pour le jeune, tels qu'une diminution des comportements d'anxiété (rat : Levine et al., 1967 ; Núñez et al., 1996 ; Pryce et al., 2001), ou une augmentation de l'attention sélective (rat : Weiner et al., 1985 ; Lehmann et al., 2000) et des compétences cognitives (rat : Meaney et al., 1991 ; Pham et al., 1997).

Oiseaux - À l'instar des mammifères, plusieurs études ont souligné les effets d'une **privation maternelle totale** sur l'ontogenèse des comportements chez les oiseaux. Chez les espèces nidifuges, les jeunes non maternés après l'éclosion montrent une émotivité accrue (poule domestique : Roden & Wechsler, 1998 ; Perré et al., 2002 ; caille japonaise : Pittet et al., 2013b), des capacités exploratoires amoindries (caille japonaise : de Margerie et al., 2013) et des comportements sociaux altérés se traduisant par une faible motivation sociale et des niveaux d'agressivité plus élevés (poule domestique : Fält, 1978 ; caille japonaise : Bertin & Richard-Yris, 2005).

En l'absence de la mère, les jeunes vont également présenter des rythmes biologiques altérés. Chez la poule domestique et la caille japonaise, les séquences d'activités des jeunes non maternés ne suivent pas de rythme ultradien comme cela peut être observé chez les jeunes maternés (Wauters et al., 2002 ; Formanek et al., 2009). Cette transmission du rythme maternel serait liée à une synchronisation des activités entre la mère et les jeunes (Roden & Wechsler, 1998). À l'âge adulte, les femelles non maternées montrent des comportements maternels appauvris (Pittet et al., 2013b).

Ainsi, la présence de la mère durant la période précoce du développement est indispensable à la mise en place de nombreux comportements.

2. Comportement maternel

De nombreux travaux ont démontré les effets du **comportement maternel** sur la construction phénotypique des jeunes. On désigne par comportement maternel l'ensemble des expressions comportementales d'une femelle envers son jeune (Rosenblatt et al., 1985). Ce comportement présentant une forte variabilité interindividuelle, des styles de maternage ont été mis en évidence chez plusieurs espèces de mammifères (en particulier primate non-humain : Hinde & Spencer-Booth, 1971 ; rongeur : Champagne et al., 2007 ; ongulé : Dwyer & Lawrence, 2000) et plus récemment chez l'oiseau (caille japonaise : Pittet et al., 2014b).

Les variations du comportement maternel peuvent avoir des conséquences sur la **réactivité émotionnelle** des jeunes. Ainsi, chez les primates non-humains, les jeunes élevés par des mères restrictives sont plus prudents et plus néophobes que des jeunes élevés par des mères plus permissives (Fairbanks & McGuire, 1988 ; Fairbanks & McGuire, 1993 ; Schino et al., 2001 ; Bardi & Huffman, 2002). Chez les rongeurs, les jeunes issus de mères exprimant davantage de comportements de léchage/toilettage présentent moins de réponses émotives face à la nouveauté (Calatayud & Belzung, 2001). Une réactivité émotionnelle plus importante est également observée chez des cailleaux maternés par des femelles plus agressives (Pittet et al., 2014a).

La mère va également influencer le **développement social** de ses jeunes. En effet, elle peut soit favoriser, soit limiter les contacts sociaux avec les congénères. Ainsi, chez le macaque rhésus, une mère très restrictive, en maintenant un contact étroit avec son jeune, limite ses compétences sociales, à l'inverse d'une mère plus permissive qui aura tendance à rejeter progressivement son jeune (Fairbanks, 1996 ; Schino et al., 2001). La motivation sociale des jeunes est également associée au niveau de rejet de la mère chez la caille japonaise (Pittet et al., 2014a).

Le niveau et la qualité des soins prodigués par la mère peuvent aussi affecter les **capacités cognitives** de sa progéniture. En effet, de jeunes rats ayant reçu davantage de soins maternels se montrent plus performants lors de tâches d'apprentissage spatial (Liu et al., 2000 ; Bredy et al., 2003). Ainsi, lorsque la mère est présente, la quantité et la qualité de soins reçus sont des facteurs déterminants dans l'ontogenèse des comportements.

Par ailleurs, les comportements exprimés par la mère peuvent être influencés par des facteurs internes tels que son **âge** ou son **expérience de maternage** et avoir, par conséquent, des effets sur le développement phénotypique du jeune. Quelques études ont ainsi mis en évidence des compétences maternelles améliorées chez des femelles plus âgées (mammifères : Cameron et al., 2000 ; Hoffman et al., 2010 ; Lopatina et al., 2011 ; oiseaux : Thornhill, 1989 ; Pittet et al., 2012) et plus expérimentées (mammifères : Dwyer, 2008 ; oiseaux : Pittet et al., 2013a).

3. Comportement non maternel

Les caractéristiques comportementales de la mère peuvent être transmises à sa progéniture et orienter son développement.

Par exemple, les **rythmes biologiques** maternels sont essentiels à l'établissement des rythmes chez le jeune. En effet, dès le plus jeune âge, les petits synchronisent leur rythme d'activité à celui de leur mère. Bien souvent, cette synchronisation coïncide avec des comportements maternels, tels que les cycles de visite au nid (souris : Viswanathan & Chandrashekar, 1985) et de nourrissage (lapin : Jilge, 1995 ; hamster doré : Pratt & Goldman, 1986 ; souris : Viswanathan & Chandrashekar, 1985). L'influence du comportement de la mère sur les rythmes d'activité a également été mise en évidence chez des oiseaux nidifuges. Ainsi, des cailleteaux dont les mères présentent un rythme circadien d'activité alimentaire expriment une organisation temporelle des comportements similaire, contrairement à des jeunes issus de mères arythmiques (Formanek et al., 2009).

D'autres études ont également mis en évidence une transmission non-génomique de la **réactivité émotionnelle** de la mère à ses jeunes. Chez la caille japonaise, des jeunes adoptés par des femelles issues d'une lignée très émotive montrent une réactivité émotionnelle plus importante que des jeunes élevés par des mères adoptives peu émotives (Richard-Yris et al., 2005).

Les compétences sociales du jeune peuvent aussi refléter les **caractéristiques sociales** de la mère, comme cela a été mis en évidence chez la caille japonaise : les cailleteaux qui présentent la plus forte motivation sociale sont ceux élevés par les mères les plus motivées socialement (Formanek et al., 2008).

Par ailleurs, la mère peut servir de modèle d'apprentissage lors de la recherche de nourriture et influencer les **préférences alimentaires** de ses jeunes. Chez les ovins, les jeunes apprennent quels aliments consommer ou éviter en observant le comportement de leur mère (Thorhallsdottir et al., 1990). Chez quelques espèces de mammifères, la mère peut également transmettre à ses jeunes des techniques alimentaires (Figure 3, primate non-humain : Lonsdorf, 2006 ; Figure 4, orque, *Orcinus orca* : Rendell & Whitehead, 2001). La mère peut aussi orienter les choix alimentaires de sa progéniture par des comportements d'offrandes alimentaires (manipulation d'items alimentaires). Chez le roselin du Mexique (*Carpodacus mexicanus*), une aversion alimentaire induite expérimentalement chez les parents peut être transmise à la descendance (Avery, 1996). Le comportement alimentaire des jeunes peut également être orienté par les arômes provenant du régime alimentaire de leur mère. Ainsi, de jeunes rats dont les mères ont été nourries avec un aliment enrichi en eucalyptus sont particulièrement attirés par l'odeur de l'eucalyptus (Terry & Johanson, 1996).

Enfin, la mère, de par ses caractéristiques spécifiques, peut orienter les **comportements sexuels** de ses jeunes. Des expériences d'adoptions croisées, réalisées chez des ongulés et des rongeurs, ont révélé l'établissement de préférences sexuelles pour l'espèce à laquelle appartenait la mère adoptive (Kendrick et al., 2001). Chez l'oiseau, ce phénomène, qualifié d'empreinte sexuelle, est bien documenté (Immelmann, 1972 ; Bolhuis, 1991).

Ainsi, la construction comportementale d'un individu dépend des influences maternelles survenant avant et après l'éclosion ou la naissance. Bien que la plupart des études explorent séparément les influences maternelles prénatales et postnatales, en conditions naturelles elles interagissent et modulent ensemble la construction phénotypique des individus. Il apparaît désormais important d'explorer les interactions entre ces deux types d'influences. Si des travaux se développent dans ce sens chez les mammifères, ce domaine reste néanmoins peu exploré chez les oiseaux.



Figure 3. Les chimpanzés utilisent des outils lors de la recherche alimentaire. Ici, un jeune observe la technique utilisée par sa mère pour attraper des termites. © The Jane Goodall Institute.



Figure 4. La technique d'échouage est utilisée par les orques pour capturer des lions de mer sur le rivage. Cette technique de chasse est transmise aux jeunes et nécessite plusieurs mois de pratique.

II. IMPORTANCE DE LA COMMUNICATION VOCALE DANS LES INTERACTIONS MÈRE-JEUNE

A. La communication vocale : définition et généralités

La **communication** correspond à un échange d'information qui implique au moins deux individus, un émetteur et un receveur. L'information est codée sous la forme d'un signal, produit par l'émetteur et transmis dans l'environnement jusqu'au récepteur. L'animal receveur peut alors décoder le signal et en extraire l'information. Il pourra y répondre en émettant à son tour un nouveau signal (Bradbury & Vehrencamp, 1998 ; Figure 5).

Les animaux peuvent utiliser différents canaux de communication, les signaux pouvant être de nature visuelle, chimique, tactile, électrique ou encore acoustique, selon l'écologie de l'espèce et le milieu de propagation. En effet, chaque canal de communication présente des caractéristiques particulières.

Les **signaux acoustiques**, par exemple, ne nécessitent pas de contact physique ou visuel entre les individus, et peuvent se propager rapidement dans l'environnement, permettant une communication efficace aussi bien à courte qu'à longue distance (Catchpole & Slater, 2008). Néanmoins, ils peuvent être altérés par les propriétés de l'environnement, par des

phénomènes d'absorption ou de réverbération (Wiley & Richards, 1982 ; Bradbury & Vehrencamp, 1998).

La communication acoustique est particulièrement répandue dans le règne animal, aussi bien chez les invertébrés que chez les vertébrés. Elle repose sur la production d'ondes sonores dont les propriétés peuvent être définies dans les domaines du temps, de la fréquence et de l'amplitude. Les variations de ces paramètres les uns par rapport aux autres permettent d'encoder de nombreuses informations.

Les signaux acoustiques peuvent transmettre des informations sur l'émetteur telles que son espèce, son sexe (Rendall et al., 2004 ; Aubin et al., 2007), son identité (Derégnaucourt et al., 2009 ; Hahn et al., 2013), mais aussi son état émotionnel (Briefer, 2012 ; Perez et al., 2012) ou encore son état physiologique (e.g. réceptivité sexuelle : Elliott & Kelley, 2007). Ils permettent également de communiquer des informations à propos de l'environnement, comme la découverte de nourriture (Clay et al., 2012), ou la détection d'un prédateur (Zuberbühler, 2009).

La communication vocale joue un rôle particulièrement important dans la communication intra-spécifique et intervient dans la plupart des comportements fondamentaux, tels que l'attraction du partenaire sexuel (Derégnaucourt & Guyomarc'h, 2003), ou encore les soins parentaux (Boucaud et al., 2017).

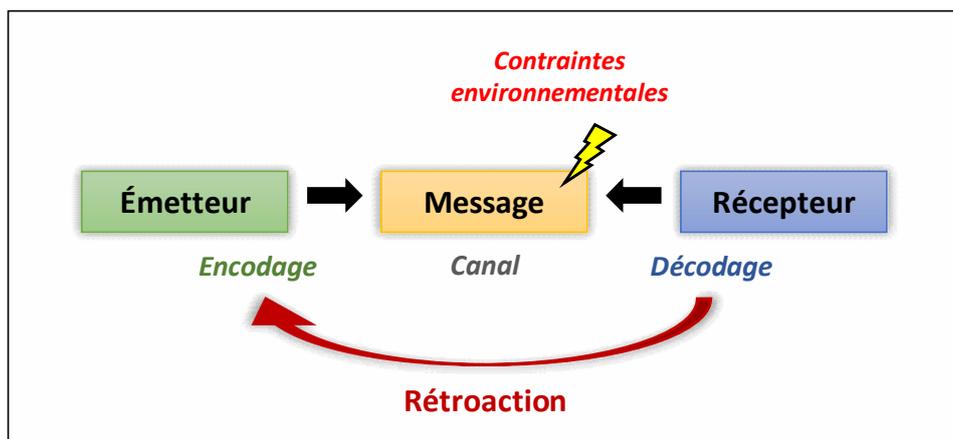


Figure 5. Chaîne de transmission de l'information (d'après Shannon & Weaver, 1974). Un individu émetteur produit un signal dans lequel est encodé l'information. Ce signal se propage dans l'environnement par un canal de transmission. Il est alors soumis à des contraintes environnementales qui peuvent entraîner une perte d'information. Le récepteur décode le signal reçu et y répond.

B. Mise en place de la communication vocale mère-jeune

La communication vocale est un mode d'échanges privilégié dans le cadre des interactions parent-jeune. Elle est donc particulièrement importante chez les espèces prodiguant des soins parentaux. Dans le règne animal, il existe une grande diversité dans le partage des soins entre le mâle et la femelle, l'investissement des deux parents variant d'une espèce à l'autre (Webb et al., 2010). Comprendre l'importance de la communication vocale dans les interactions parent-jeune, sa mise en place et son implication dans le développement et la survie des petits, est une question qui suscite beaucoup d'intérêt et a fait l'objet de nombreuses investigations. Ici, nous nous attarderons plus particulièrement sur les échanges vocaux mère-jeune.

1. Développement sensori-moteur

La communication vocale entre la mère et son jeune est inhérente à l'existence d'un système sensoriel fonctionnel.

Chez les vertébrés, la **maturation des différents systèmes sensoriels** débute dès la phase embryonnaire et se déroule selon un ordre invariant et séquentiel. Le système tactile se développe en premier, suivi des systèmes vestibulaire, chimique, auditif et enfin visuel (Gottlieb, 1976 ; Carlsen & Lickliter, 1999 ; Lickliter, 2011). Néanmoins, l'organisation temporelle du développement sensoriel est propre à chaque espèce et se différencie selon le spectre nidifuge-nidicole (Figure 6). Chez les espèces nidifuges, tous les systèmes sensoriels se développent durant la période prénatale et les jeunes sont relativement matures, mobiles et autonomes au moment de la naissance ou de l'éclosion. En revanche, chez la plupart des espèces nidicoles, les systèmes auditifs et visuels sont peu développés à la naissance (Scheiber et al., 2017). Par conséquent, leurs capacités de perception et de réponse sont limitées et la maturation de ces systèmes se poursuit au cours de la période postnatale (Brittan-Powell & Dooling, 2000 ; Köppl & Nickel, 2007).



Figure 6. Oisillons d'une espèce nidicole (à gauche) et d'une espèce nidifuge (à droite).

2. Premières interactions vocales mère-jeune

Chez les espèces dont le système auditif est formé et fonctionnel avant la naissance, la mère est une source de stimulations auditives dès la période prénatale. Les jeunes mammifères, qui se développent *in utero*, peuvent percevoir les **vocalisations maternelles** transmises à la fois par vibrations internes et conduction aérienne (Querleu et al., 1988). Chez les oiseaux, les embryons sont également capables de percevoir, à travers la coquille de l'œuf, les vocalisations maternelles émises lors des phases de maintenance du nid, ou lors de comportements autocentrés (Rivera et al., 2018).

La perception des stimulations auditives maternelles peut se traduire par l'expression de **réponses neuronales, physiologiques** ou encore **comportementales**. Chez les mammifères, les capacités de perception ont été bien étudiées chez l'humain. Le fonctionnement du système auditif de l'embryon commencerait entre la 26^{ème} et la 28^{ème} semaine *in utero* (Ruben, 1992 ; Chelli & Chanoufi, 2008). À ce stade, l'exposition à des stimulations sonores peut induire une activation cérébrale (Moore et al., 2001) ou des mouvements réflexes (Ruben, 1992). Des réponses spécifiques aux vocalisations maternelles sont observées quelques semaines plus tard. Ainsi, à 38 semaines d'âge, l'embryon humain répond à la voix maternelle par une accélération de son rythme cardiaque (Kisilevsky et al., 2003). Il est également capable de discriminer la voix de sa mère d'une voix étrangère (Kisilevsky et al., 2003).

Chez les oiseaux, les embryons sont également capables de percevoir les vocalisations maternelles durant les derniers jours d'incubation. Chez le canard de pékin (*Anas platyrhynchos domesticus*), par exemple, les premiers potentiels auditifs évoqués apparaissent entre le 19^{ème} et le 20^{ème} jour d'incubation (Konishi, 1973). Les premières réponses aux cris maternels peuvent être observées dès le 22^{ème} jour d'incubation et se traduisent par une augmentation des mouvements et des claquements de bec (Rumpf & Tzschentke, 2014). Ce comportement a également été mis en évidence chez d'autres espèces telles que la poule domestique (Gottlieb, 1965), le canard domestique (*Anas platyrhynchos domesticus* : Gottlieb, 1965 ; Gottlieb, 1979) ou encore le colin de Virginie (Heaton & Galleher, 1981). Chez le mérion superbe (*Malurus cyaneus*), la diffusion du cri maternel induit une augmentation du rythme cardiaque des embryons (Colombelli-Négrel et al., 2014). Höchel et al., (2002) ont également rapporté des changements de fréquence cardiaque (huit jours avant l'éclosion) en réponse aux cris maternels chez le canard musqué (*Cairina moschata*).

Chez les oiseaux, et en particulier les espèces nidifuges, les embryons peuvent émettre des vocalisations dans l'œuf. Chez le canard domestique, les embryons commencent à vocaliser quatre jours avant l'éclosion (Gottlieb, 1979). Cette **production vocale prénatale** a également été rapportée chez la poule domestique (Kuo, 1932 ; Collias, 1952), la mouette atricille (*Leucophaeus atricilla* : Impekoven, 1973b), la caille japonaise (Freeman & Vince, 1974), la perdrix rouge (*Alectoris rufa* : Goodwin, 1953), le guillemot (*Uria aalge* : Tschanz, 1968) ou encore le canard de Pékin (Gottlieb, 1965). L'émission de vocalisations au cours des derniers jours d'incubation pourrait participer à la mise en place des premières interactions vocales entre le jeune et sa mère. Chez le canard colvert (*Anas platyrhynchos*), Gottlieb (1965) a montré une augmentation des vocalisations en réponse au cri maternel de l'espèce. Un résultat similaire a été rapporté chez la mouette rieuse par Impekoven & Gold (1973). Par ailleurs, pour un certain nombre d'espèces, il a été observé une augmentation de la production vocale de la mère au cours des derniers jours d'incubation (Orcutt & Orcutt, 1976 ; Tuculescu & Griswold, 1983), en corrélation avec les réponses motrices (Impekoven 1973b ; Tuculescu & Griswold, 1983) ou vocales des embryons (Hess, 1972). Ces échanges ont un rôle important sur la suite du développement et peuvent avoir des conséquences à plus long terme.

3. Fonctions des interactions vocales prénatales

Les vocalisations émises au stade embryonnaire peuvent influencer le comportement de la mère au cours de la période d'incubation.

La capacité des embryons à vocaliser à la fin de l'incubation joue un rôle important dans le **maintien d'une température adéquate** (Budgen & Evans, 1991 ; Evans et al., 1994 ; Brua et al., 1996 ; Berlin & Clark, 1998 ; Abraham & Evans, 1999). En effet, la production de vocalisations en réponse à un état d'hypothermie ou d'hyperthermie peut modifier le comportement du parent incubateur. Chez le grèbe à cou noir (*Podiceps nigricollis* : Brua et al., 1996) ou encore le pélican d'Amérique (*Pelecanus erythrorhynchos* : Evans, 1990 ; Evans, 1992), les embryons vocalisent lorsqu'ils sont exposés à un refroidissement, induisant le comportement de couvaision de la mère.

En plus d'influencer son comportement d'incubation, l'émission de vocalisations par les embryons stimule la mère à soulever et **retourner les œufs** (guillemot : Tschanz, 1968). Ce comportement est indispensable en fin d'incubation, la poche d'air à l'intérieur de l'œuf devant être orientée vers le haut afin d'éviter que l'embryon ne suffoque (Freeman & Vince, 1974).

4. Influences postnatales des expériences vocales prénatales

L'expérience auditive prénatale peut également affecter le développement sensoriel et comportemental de l'individu au cours des premiers jours de vie.

Elle pourrait notamment influencer les **préférences auditives postnatales**. Chez le nouveau-né, DeCasper & Fifer (1980) ont mis en évidence une augmentation des taux de suctions non-nutritives lors de la diffusion de la voix maternelle par rapport à une voix féminine inconnue. De plus, le nouveau-né manifeste des préférences pour certaines caractéristiques du langage perçues au cours de la période prénatale. Ainsi, le nouveau-né discrimine un discours prononcé dans sa langue maternelle d'un discours prononcé dans une langue étrangère et montre une préférence pour sa langue maternelle (Mehler et al., 1988). Il manifeste également une préférence pour une histoire entendue *in utero* (DeCasper &

Spence, 1986). Les jeunes nourrissons sont donc capables de discriminer et de manifester des préférences selon les stimulations perçues durant la période prénatale.

L'expérience auditive prénatale peut également influencer les préférences auditives postnatales chez les oiseaux, aussi bien au niveau individuel que spécifique. Tschanz (1968) fut le premier à mettre en évidence les effets des interactions entre le parent et les embryons sur les préférences auditives à l'éclosion, chez une espèce nidifuge : le guillemot de Troïl. Cet effet a également été rapporté chez le poussin domestique (Fält, 1981) ou encore chez le colin de Virginie (Carlsen & Lickliter, 1999). Chez cette dernière espèce, les expériences prénatale et périnatale peuvent également modifier les préférences pour le cri maternel spécifique. En effet, l'exposition au cri maternel hétérospécifique de la caille japonaise, 36 heures avant l'éclosion, induit une perte des préférences spécifiques. Lorsque l'exposition prénatale est associée à une exposition postnatale, les jeunes montrent une préférence pour le cri non spécifique (Harshaw & Lickliter, 2011).

Ainsi, les vocalisations émises pendant l'incubation peuvent participer à la **reconnaissance** de la mère par ses jeunes, et à l'établissement du lien mère-jeune après l'éclosion (Gottlieb, 1991 ; Bolhuis & Van Kampen, 1992). La reconnaissance du cri maternel après l'éclosion a été mise en évidence chez plusieurs espèces, telles que le colin de Virginie (Lickliter & Hellewell, 1992 ; Bertin et al., 2009b) ou encore le canard (Gottlieb, 1988). Chez certaines espèces d'oiseaux susceptibles d'être parasitées, la reconnaissance vocale des jeunes permettrait également un rejet sélectif d'espèces parasites comme le coucou de Horsfield (*Chalcites Basalis* : Colombelli-Négrel et al., 2012).

Une récente étude (Mariette & Buchanan, 2016) a montré que les interactions vocales prénatales pouvaient aussi orienter la **trajectoire développementale** des descendants. Chez le diamant mandarin, les parents produisent un cri d'incubation lorsque les températures dépassent les 26°C. Les jeunes exposés à ces cris *in ovo* présentent une trajectoire développementale altérée avec une croissance plus faible et montrent des préférences pour des nids plus chauds à l'âge adulte (Mariette & Buchanan, 2016). Ainsi, les parents, en signalant les conditions environnementales aux embryons, permettent aux jeunes un développement adapté aux contraintes écologiques.

C. Fonctions de la communication mère-jeune pendant la période de maternage

Après la naissance ou l'éclosion, les jeunes échangent des signaux vocaux avec leur mère dans de nombreux contextes.

1. Maintenir ou rétablir le contact

La communication vocale est particulièrement importante pour maintenir un contact étroit entre la mère et ses jeunes mais aussi pour faciliter leur réunion après une séparation.

L'existence de cris d'isolement ou de cris de détresse a été démontrée chez un grand nombre d'oiseaux (Collias, 1952 ; Andrew, 1964 ; Montevicchi et al., 1973 ; Evans, 1975) et de mammifères (mammifères marins : Charrier et al., 2002 ; Vergara et al., 2010 ; Ames et al., 2017 ; mammifères terrestres : Matsumura, 1979 ; Esser & Schmidt, 1989 ; Maestriperi & Call, 1996). Ces cris sont émis par le jeune lors d'un isolement, en vue de rétablir le contact avec la mère, et induisent généralement l'approche de cette dernière (McBride et al., 1969 ; Brown, 1976 ; Maestriperi & Call, 1996 ; voir Lingle et al., 2012 pour une revue de littérature).

De la même manière, la mère utilise des signaux acoustiques pour maintenir la proximité avec ses jeunes ou les rappeler près d'elle (Collias, 1952 ; Tembrock, 1963 ; Orcutt & Orcutt, 1976 ; Vergara et al., 2010).

Chez un certain nombre d'espèces, la réunion entre la mère et ses jeunes peut être facilitée par l'existence de signatures individuelles (manchot : Aubin & Jouventin, 2002 ; pinnipèdes : Insley, 2001 ; Insley et al., 2003b ; chiroptères : Matsumura, 1979 ; Esser & Schmidt, 1989 ; certains primates : Scheumann et al., 2017 ; ongulés : Vankova & Malek, 1997 ; Torriani et al., 2006). Ces signatures permettent également l'établissement d'une reconnaissance vocale entre la mère et ses jeunes.

2. La reconnaissance mère-jeune

La reconnaissance mère-jeune est un sujet qui a été abordé chez un grand nombre d'oiseaux et de mammifères. Sa complexité semble corrélée aux conditions écologiques de

chaque espèce, en particulier à leur **degré de colonialité** (Lefevre et al., 1998 ; Jouventin & Aubin, 2002). En effet, le processus de reconnaissance est d'autant plus développé que le risque de confusion est élevé. Ainsi, chez l'hirondelle à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*) et l'hirondelle de rivage (*Riparia riparia*), deux espèces coloniales, les jeunes produisent des vocalisations individuelles reconnaissables par la mère. En revanche, chez l'hirondelle rustique (*Hirundo rustica*) et l'hirondelle à ailes hérissées (*Stelgidopteryx ruficollis*), deux espèces non-coloniales, les parents ne semblent pas reconnaître les jeunes individuellement (Beecher, 1982 ; Medvin & Beecher, 1986).

La **reconnaissance vocale des jeunes** par la mère permet une exclusivité des soins et favoriserait l'investissement maternel. Parallèlement, la **reconnaissance vocale de la mère** par les jeunes permettrait de solliciter les soins maternels et d'éviter les interactions agressives avec d'autres femelles.

Pour la plupart des oiseaux et des mammifères la reconnaissance mère-jeune est **mutuelle**, comme chez le guillemot de Brünnich (*Uria lomvia* : Lefevre et al., 1998), le geai des pinnèdes (*Gymnorhinus cyanocephalus* : McArthur, 1982), le hibou grand-duc (*Bubo bubo* : Lengagne, 2001), l'otarie à fourrure du Nord (*Callorhinus ursinus* : Insley, 2001), le lion de mer australien (*Neophoca cinerea* : Charrier & Harcourt, 2006 ; Charrier et al., 2010 ; Pitcher et al., 2012) ou encore certaines chauve-souris (Matsumura, 1981). Mais dans certains cas, elle peut être **unidirectionnelle**. Chez certaines espèces, seuls les jeunes reconnaissent les cris de leurs parents. Par exemple, les jeunes daims (*Dama dama*) identifient leur mère d'après la structure de ses cris de contact (Torriani et al., 2006). Tandis que pour d'autres espèces, seule la mère peut reconnaître le cri de ses jeunes. C'est le cas de la plupart des chauves-souris (Bohn et al., 2007 ; Knörnschild & von Helversen, 2008 ; Knörnschild et al., 2013). Par exemple, chez la chauve-souris *Tadarida brasiliensis*, la mère donne naissance à un seul petit qui est élevé dans une crèche pouvant contenir 4000 jeunes par mètre carré. Lorsque la femelle revient nourrir son jeune elle se dirige directement vers celui-ci, guidée par les signaux auditifs (McCracken, 1993).

La reconnaissance vocale mère-jeune peut s'établir à différents moments au cours du développement. Bien souvent, elle devient effective lorsque le risque de confusion est le plus élevé. Chez les espèces nidicoles, le moment de l'envol s'accompagne d'une augmentation de la mobilité chez le jeune et donc d'un risque accru de confusion avec des jeunes non

apparentés (Lefevre et al., 1998 ; Insley et al., 2003a). Chez le geai des pinèdes, une reconnaissance vocale mutuelle se met en place juste avant l’envol, à l’âge de 21 jours (McArthur, 1982). Chez le guillemot de Brünnich, les jeunes discriminent les vocalisations de leurs parents dès l’âge de trois jours. En revanche, ces derniers ne reconnaissent leurs jeunes qu’au 14^{ème} jour, soit peu de temps avant l’envol (Lefevre et al., 1998). Ainsi, pour ces deux espèces, la reconnaissance vocale s’établit juste avant le départ de la colonie et permettrait de maintenir une cohésion lors des déplacements.

Pour d’autres espèces, la reconnaissance vocale se met en place de manière beaucoup plus précoce. Chez l’otarie à fourrure subantarctique (*Arctocephalus tropicalis*), les jeunes répondent spécifiquement aux cris de leur mère deux à cinq jours après la naissance (Charrier et al., 2001). Chez cette espèce, la mère s’absente régulièrement au cours de la période de lactation et le jeune se retrouve seul pendant de longues périodes. Il est donc indispensable que la reconnaissance mère-jeune soit établie avant le premier voyage alimentaire de la mère. Chez les moutons, la reconnaissance mère-jeune s’établit très rapidement après la naissance. Les jeunes agneaux sont capables de reconnaître les bêlements de leur mère 48 heures après la naissance et la mère reconnaît les vocalisations de son jeune dès 24 heures (Sèbe et al., 2007).

L’établissement d’une reconnaissance individuelle précoce pourrait participer à l’établissement d’un lien plus ou moins exclusif entre la mère et son jeune. Reconnaître la voix maternelle permettrait une orientation postnatale spontanée vers celle-ci, ce qui initierait la formation du **lien mère-jeune** (DeCasper & Fifer, 1980).

3. Émergence et régulation des soins maternels

En plus de renforcer la relation entre les jeunes et leur mère, la communication vocale mère-jeune pourrait réguler les soins maternels (Ehret & Bernecker, 1986 ; Maestriperieri & Call, 1996 ; Okabe et al., 2012).

a. Réchauffement

Au jeune âge, les petits peuvent dépendre de leur mère pour réguler leur température corporelle et peuvent solliciter les **comportements de réchauffement** par des émissions vocales. Ainsi, chez la poule domestique, l'émission de cris de sollicitation par les jeunes induit un arrêt des comportements exploratoires et un accroupissement de la mère, permettant aux jeunes de se blottir sous ses ailes (Guyomarc'h, 1974). Chez l'hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*), les oisillons modulent la production de leurs cris de quémante (augmentation de la fréquence maximale) pour signaler leur hypothermie aux parents (Leonard & Horn, 2001). De même, l'émission de cris par des ratons qui se retrouvent à l'écart de la portée et qui subissent un refroidissement accélère le retour au nid de la mère (Cohen-Salmon et al., 1985).

b. Recherche alimentaire

Le jeune peut émettre des signaux vocaux pour induire d'autres soins qu'un apport de chaleur. Il peut notamment **solliciter l'approvisionnement en nourriture** par une combinaison de mouvements et de vocalisations. Chez les oiseaux, la régulation du comportement de nourrissage suite à l'émission de cris de quémante a été mise en évidence chez plusieurs espèces telles que le carouge à épauettes (*Agelaius phoeniceus* : Burford et al., 1998), le goéland à aile grise (*Larus glaucescens* : Henderson, 1975) ou encore le pigeon de biset (*Columba livia* : Mondloch, 1995). L'émission de vocalisations par le jeune pour induire le nourrissage est également observée chez la plupart des mammifères. Chez le mouton, la production de cris par l'agneau est corrélée à l'allaitement et apparaît primordiale pour déclencher une réponse maternelle (Sèbe et al., 2008). Chez l'éléphant de mer du nord (*Mirounga angustirostri*), la mère répond aux sollicitations vocales de son petit en adoptant une position d'allaitement (Schusterman, 2008).

Dans un contexte d'approvisionnement alimentaire, la mère peut aussi émettre des vocalisations spécifiques, souvent désignées sous le terme de cris d'offrande alimentaire, pour **indiquer la présence de nourriture** à ses jeunes (Figure 7). Ce comportement a été particulièrement étudié chez les *Galliformes*. Lors des périodes d'alimentation, la production du cri d'offrande alimentaire par la mère varie selon que le jeune est présent ou non (Sherry,

1977 ; Wauters & Richard-Yris, 2002). Ces vocalisations permettraient d'attirer la couvée et de réduire les distances mère-jeunes. En effet, la femelle émet plus de vocalisations quand les poussins sont à distance mais à portée auditive, que lorsqu'ils sont à proximité (Wauters et al., 1999). Par ailleurs, elle ajuste sa production vocale au comportement de ses petits. La mère produit plus de cris d'offrande lorsque ses jeunes ne sont pas en activité de nourrissage (Wauters & Richard-Yris, 2002) ou lorsqu'ils picorent des items alimentaires de faible qualité ou potentiellement dangereux (Nicol & Pope, 1996).

Lors de ces interactions, la femelle servirait de **modèle d'apprentissage**. La réponse (approche et picorage) des jeunes à ces stimulations vocales nécessite plusieurs heures d'expérience active avec la mère, pendant lesquelles le jeune apprend à associer le cri d'offrande maternel au renforcement alimentaire (Guyomarc'h, 1974 ; Moffatt & Hogan, 1992). Si les jeunes sont soustraits à la mère après l'éclosion, la diminution de la latence de réponse (donc l'apprentissage) est retardée (Guyomarc'h, 1974). Ainsi, l'expérience sociale avec la mère joue un rôle important dans l'acquisition de la valeur sémantique du cri d'offrande. Chez le tamarin à crête blanche (*Saguinus oedipus*), les parents serviraient également de modèle d'apprentissage en associant l'émission de cris alimentaires au comportement de nourrissage des jeunes (Roush & Snowdon, 2001).

De plus, lors de ces échanges vocaux, la mère peut influencer les **préférences alimentaires** de ses jeunes. Chez la poule domestique, ou encore le lagopède à queue blanche (*Lagopus leucura*), la production vocale de la mère varie selon ses préférences alimentaires, qu'elle transmet ainsi à ses jeunes (Wauters & Richard-Yris, 2003 ; Clarke, 2010).



Figure 7. Comportement d'offrande alimentaire chez la poule. La mère émet le cri d'offrande alimentaire tout en pointant l'item alimentaire.

c. Défense contre les prédateurs

Pour un bon nombre d'espèces, la présence de prédateurs induit l'émission de vocalisations spécifiques, appelées cris d'alarme (Gill & Bierema, 2013). Chez les parents, ce

comportement peut être modifié en **présence de jeunes**. Par exemple, chez le mérion superbe, la présence des jeunes entraîne une émission accrue de cris d'alarme en présence d'un prédateur (Colombelli-Négrel et al., 2010). La femelle peut également moduler son comportement vocal en fonction du risque spécifique encouru par les petits. Ainsi, chez la poule, la mère ajuste l'émission des cris d'alarme tout au long du développement des jeunes. Elle diminue leur production à la vue de petits faucons au fur et à mesure que les jeunes grandissent, mais elle continue à émettre des cris à la vue de faucons de taille moyenne qui constituent toujours une menace (Palleroni et al., 2005).

L'émission de signaux d'alarme par la mère modifie le comportement de ses jeunes. Plusieurs études rapportent notamment une **inhibition du comportement vocal** suite à la perception des cris maternels. Cela a été mis en évidence à la fois chez des espèces nidicoles (séricorne à sourcils blancs, *Sericornis frontalis* : Magrath et al., 2006 ; hirondelle bicolore : McIntyre et al., 2014) et nidifuges (canard colvert : Blauch et al., 1989 ; bécasseau d'Alaska, *Calidris mauri* : Johnson et al., 2008). Par ailleurs, la réponse au cri d'alarme de la mère peut varier avec l'âge du jeune. Par exemple, chez le séricorne à sourcils blancs, le cri d'alarme aérien des parents inhibe la production vocale des juvéniles seulement après l'envol (Magrath et al., 2006).

Outre l'inhibition de la production vocale, l'émission de signaux d'alarme par les adultes peut également déclencher des **réponses d'évitements adaptées** à la stratégie de chasse du prédateur. En effet, l'identité de ce dernier peut être codée de manière efficace dans les vocalisations d'alarme (Colombelli-Négrel et al., 2010 ; Suzuki, 2011). Chez la mésange charbonnière (*Parus major*), les parents peuvent émettre deux cris d'alarme, le « *jar* » et le « *chicka* », émis respectivement en présence d'un serpent ou d'un corbeau (Suzuki, 2011). Les jeunes encore au nid répondent différemment à l'émission de ces deux vocalisations. Ils sautent en dehors du nid en réponse au « *jar* », alors qu'ils s'accroupissent à l'intérieur quand ils perçoivent le « *chicka* ». Cette communication référentielle entre les parents et leurs jeunes est donc particulièrement importante pour la survie de ces derniers.

Ainsi, les jeunes sont capables de discriminer les cris d'alarme des parents et d'y répondre de manière appropriée, et cela dès le stade précoce. Chez certaines espèces, les jeunes mettent néanmoins un certain temps à développer ces réponses. C'est le cas par exemple du spermophile de Belding (*Urocitellus beldingi*). L'absence de la mère à la sortie du terrier,

lorsque les jeunes se retrouvent confrontés à ces stimuli, diminue nettement leurs capacités de discrimination. La mère aurait donc une influence facilitatrice dans la **compréhension des signaux d’alarme** (Mateo & Holmes, 1997).

Les singes vervets (*Chlorocebus aethiops*) émettent des cris d’alarme différents à l’approche d’un serpent, d’un léopard ou d’un aigle et les adultes expriment une réponse spécifique à chacun de ces cris. En revanche, les jeunes vervets âgés de trois mois répondent aux différents cris d’alarme en courant se réfugier auprès de leur mère ou en exprimant d’autres comportements inappropriés. Plusieurs mois d’expérience sont nécessaires avant qu’ils n’expriment des réponses adaptées (Seyfarth et al., 1980 ; Seyfarth & Cheney, 1986). Les interactions avec les adultes, dont la mère, joueraient également un rôle dans **l’utilisation** de ces vocalisations par les jeunes.

Ainsi, pour conclure, les échanges vocaux interviennent dans de nombreux aspects des interactions mère-jeune et ce dès les stades précoces. Ces interactions sont primordiales pour la survie du jeune et participent à son développement comportemental. Une problématique particulièrement intéressante est de comprendre comment ces interactions pourraient influencer le développement vocal des jeunes.

III. INFLUENCES SOCIALES SUR LE DÉVELOPPEMENT VOCAL DU JEUNE

A. Historique des travaux sur le développement vocal chez les oiseaux

1. Travaux pionniers et concepts clés

Le comportement vocal des oiseaux a toujours suscité la curiosité et l’intérêt des naturalistes. Les premières observations scientifiques ont été rapportées dès le XVIII^{ème} siècle, par le baron Von Pernau (Stresemann, 1947) et le naturaliste Barrington (1773). Néanmoins, à cette époque, la technologie ne permettait pas de représenter le son et par conséquent de réaliser des mesures acoustiques. Ce n’est que dans les années 1950, avec l’apparition du

sonographe, que la représentation du son sous la forme de **sonagramme** est devenue possible. Ce développement technologique a ouvert la voie à de nombreux travaux sur l'ontogenèse des vocalisations, problématique qui connut un essor considérable et continue de nos jours à susciter un vif intérêt.

Thorpe (1958) et Nottebohm (1968) furent les premiers à étudier le développement vocal chez le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*). Leurs travaux ont démontré l'importance d'entendre un **modèle adulte** pour développer un chant normal. En effet, de jeunes pinsons prélevés au nid et privés de contact auditif avec un adulte développent par la suite un chant rudimentaire, ne présentant pas les éléments sonores typiques du chant de l'espèce (Figure 8). En revanche, l'exposition (repassse) à des chants adultes au cours de la première année de vie permet un développement normal. Des expériences plus drastiques ont également mis en évidence la nécessité d'un **retrocontrôle auditif** (écoute de ses propres vocalisations). Ainsi, un pinson assourdi au jeune âge développe un chant totalement déstructuré.

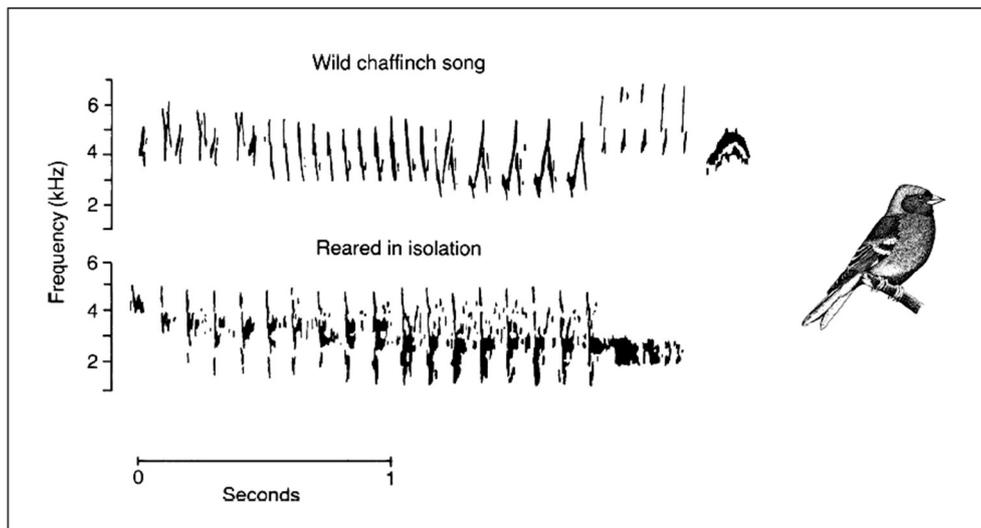


Figure 8. Sonagrammes du chant du pinson des arbres sauvage et d'un pinson élevé en isolement (Catchpole & Slater, 2008).

Dans les années 1970, Peter Marler reproduit ces travaux chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) et obtient les mêmes conclusions. De ses travaux vont également émerger deux concepts clés : a) les oiseaux doivent être exposés à un chant adulte pendant une **période sensible** pour apprendre à chanter et b) ils n'apprennent que les chants correspondant à un modèle auditif inné (ou **template**).

Les études menées par Marler, mais aussi d'autres chercheurs (Konishi, 1964 ; Konishi, 1965 ; Konishi & Nottebohm, 1969), ont conduit à développer un modèle général du développement du chant (***auditory template model***). Selon ce modèle, le développement se réalise en deux étapes. Une phase de mémorisation, au cours de laquelle le jeune mémorise les chants d'adultes qu'il entend, et une phase d'apprentissage moteur pendant laquelle il produit des sons tout en essayant de les faire correspondre au modèle mémorisé. Cette deuxième phase débute par la production de vocalisations immatures, qui se structurent progressivement au cours du développement, avant de se stabiliser et d'aboutir au chant mature ou « cristallisé ».

2. Découverte des influences sociales sur le développement vocal

La plupart des expériences sur lesquelles s'est construit le modèle théorique du développement du chant ont utilisé des paradigmes d'isolement social et d'exposition auditive via des haut-parleurs. Très rapidement, il est apparu que ces paradigmes expérimentaux avaient amené à négliger l'importance des interactions sociales sur l'ontogenèse des vocalisations.

Les travaux de Baptista et ses collaborateurs, notamment, ont grandement contribué à la découverte des **influences sociales** sur le développement vocal. Ces chercheurs ont montré qu'en présence d'un adulte le développement vocal de jeunes bruants à couronne blanche pouvait se poursuivre au-delà de la période sensible (environ 50 jours) décrite dans les expériences de repasse (Baptista & Petrinovich, 1984 ; Baptista & Petrinovich, 1986). Ils ont également mis en évidence que les jeunes pouvaient développer des chants hétérospécifiques en présence d'un adulte d'une autre espèce.

Chez certaines espèces, le contact social avec un adulte est indispensable au développement du chant (e.g. le grimpereau des jardins, *Certhia brachydactyla* : Thielcke, 1970 ; Thielcke, 1984 ; le troglodyte à bec court, *Cistothorus platensis* : Kroodsma & Verner, 1978 ; diamant mandarin : Derégnaucourt et al., 2013). Pour d'autres, au contraire, les interactions sociales ne sont pas nécessaires et une simple exposition auditive permet un développement normal (e.g. canari : Marler & Waser, 1977 ; passerin indigo, *Passerina cyanea* : Payne, 1981).

Ainsi, la part de l'expérience auditive et de l'expérience sociale sur l'ontogenèse des vocalisations semble être propre à chaque espèce.

3. L'apparition de la dichotomie apprenant vs. non-apprenant

Les **études comparatives** sur l'ontogenèse des vocalisations ont amené à penser que, si, comme nous venons de le voir, l'environnement auditif et social pouvait influencer le développement vocal de certains oiseaux, pour d'autres espèces l'histoire était tout autre.

En effet, chez la poule domestique, de jeunes poussins élevés en isolement développent des vocalisations normales (Schjelderup-Ebbe, 1923), suggérant que les interactions auditives et sociales avec des adultes ne sont pas nécessaires à la production du répertoire vocal de l'espèce. Chez cette espèce, le développement vocal ne semble pas non plus altéré par un assourdissement à l'éclosion (Konishi, 1963 ; Konishi & Nottebohm, 1969). Un développement normal suite à un assourdissement a également été observé chez la tourterelle domestique (*Streptopelia risoria* : Nottebohm & Nottebohm, 1971).

Par ailleurs, des expériences d'adoption croisée (Lade & Thorpe, 1964 ; Baker & Bailey, 1987) et d'hybridation interspécifique (Lade & Thorpe, 1964 ; Derégnaucourt et al., 2001) n'ont pas révélé d'influence de l'expérience acoustique sociale sur le développement vocal. Ainsi, des individus issus d'une hybridation de deux espèces de colombes produisent des vocalisations de structure intermédiaire, ou différentes des deux formes parentales (Lade & Thorpe, 1964). Des résultats similaires ont été obtenus chez la caille japonaise (Derégnaucourt et al., 2001). De ces études est apparu que dans la plupart des ordres d'oiseaux, l'ontogenèse vocale n'intègre probablement que peu les influences environnementales, de sorte que les facteurs génétiques prédominent.

Dès lors, les espèces ont été classifiées selon un **modèle dichotomique** opposant celles qui présentent un développement vocal plastique, sensible à l'expérience acoustique sociale (qualifiées d'apprenantes) et celles dont le développement est inflexible et présente un fort déterminisme génétique (qualifiées de non-apprenantes).

En 1972, Nottebohm écrivait : « L'ontogenèse vocale n'est pas un trait qui s'inscrit dans un continuum évident. Il est difficile de visualiser le passage d'une ontogénie vocale

indépendante de l'environnement auditif à une ontogénie vocale dépendante de l'auditif. La nature de l'ontogénèse vocale indépendante de l'auditif est vraisemblablement déterminée par des caractéristiques génétiques spécifiant le développement d'un ensemble particulier de modèles efférents ».

Par la suite, des chercheurs se sont intéressés aux **bases neurobiologiques** de la production vocale. À l'aide de techniques anatomiques et comportementales, ils vont mettre en évidence l'existence de noyaux cérébraux impliqués dans la production et l'apprentissage du chant chez les oiseaux chanteurs (e.g. Nottebohm et al., 1976 ; McCasland, 1987). Ce système neuronal, composé de quatre noyaux postérieurs (voie motrice) et de trois noyaux antérieurs (voie de l'apprentissage), semble spécifique aux oiseaux qualifiés d'apprenants. En effet, des études réalisées chez des oiseaux non-chanteurs ont révélé un système neuronal simplifié, impliqué dans la production de vocalisations qui présentent un fort déterminisme génétique (Bolhuis & Gahr, 2006 ; Jarvis, 2006).

Ces découvertes vont être interprétées comme un argument supplémentaire justifiant la classification des oiseaux en deux catégories distinctes.

B. L'ontogénèse vocale sous influences sociales

1. Influences sociales sur le développement vocal des espèces apprenantes

Depuis ces travaux pionniers, de nombreuses études se sont attachées à explorer le rôle de l'expérience sociale et auditive sur le développement vocal des jeunes.

L'engouement croissant pour cette problématique s'est accompagné d'un **développement technologique** considérable qui permet désormais d'étudier le développement vocal en continu (Derégnaucourt et al., 2005b ; Lipkind et al., 2013), et même au fil des générations (Fehér et al., 2009), mais aussi d'enregistrer des interactions vocales à l'aide de microphones portatifs miniaturisés (Anisimov et al., 2014 ; Gill et al., 2016).

L'ontogénèse des signaux acoustiques a été particulièrement étudiée chez les **oiseaux** et le rôle prépondérant de l'environnement social et auditif a depuis été démontré dans trois ordres : les passeriformes (oscines : Beecher, 2010 ; Beecher, 2017), les psittaciformes

(perroquets : Pepperberg, 1994 ; Pepperberg, 2010) et les trochiliformes (colibris : Baptista & Schuchmann, 1990).

En revanche, seules quelques études ont été rapportées chez les **mammifères non-humains**. En effet, on a longtemps considéré que les vocalisations des mammifères étaient déterminées génétiquement, ne présentant qu'une flexibilité anatomique limitée. Il existe maintenant des preuves croissantes que l'environnement auditif et social peut orienter la production vocale de certaines espèces (pinnipèdes : Schusterman, 2008 ; Reichmuth & Casey, 2014 ; chiroptères : Knörnschild, 2014 ; cétacés : Janik, 2014 ; éléphants : Poole et al., 2005 ; Stoeger & Manger, 2014 ; pour une revue de littérature voir Janik & Slater, 1997). Néanmoins, les influences sociales au cours de l'ontogenèse restent peu explorées chez les mammifères non-humains en comparaison aux oiseaux (Boughman & Moss, 2003).

Quel que soit son groupe phylogénétique, un individu est soumis à de **multiples influences sociales** au cours de son développement. Les parents, les congénères, ou encore la fratrie, sont autant de partenaires sociaux susceptibles d'orienter le développement vocal du jeune (Baptista & Gaunt, 1997). Par ailleurs, différentes expériences sociales, incluant des interactions vocales directes ou indirectes, mais aussi des interactions non vocales, peuvent orienter le développement d'un individu. Ces expériences sociales peuvent influencer trois aspects du développement vocal : la production, l'usage et la compréhension (Janik & Slater, 2000).

Dans cette partie, nous faisons un état des lieux de la bibliographie concernant l'influence des adultes (parents et non-parents) sur le développement vocal des jeunes. Nous focalisons notre analyse sur la production vocale, qui peut être définie comme la capacité à acquérir de nouveaux sons ou à modifier des signaux existants selon les expériences auditives et sociales (Janik & Slater, 1997 ; Boughman & Moss, 2003). Nous aborderons également le rôle des adultes sur l'apprentissage des règles d'interactions vocales (Pika et al., 2018).

a. Les oiseaux

Chez les oiseaux, les vocalisations sont classifiées selon deux catégories : les chants et les cris (Catchpole & Slater, 2008). Les chants sont des sons de longue durée, très structurés, composés de différentes unités sonores et leur fonction première est l'attraction d'un partenaire sexuel. Quant aux cris, ils sont généralement de courte durée, de structure simplifiée et sont émis dans des contextes spécifiques tels que la menace, la quémade alimentaire, ou encore l'envol.

Les influences sociales sur le développement du **chant** ont été particulièrement étudiées chez les oiseaux chanteurs. Pour la plupart d'entre eux, la possibilité d'entendre ou d'interagir avec un adulte est indispensable à l'ontogenèse du chant.

Chez plusieurs espèces, les jeunes mâles tendent à copier préférentiellement le chant de leur **père**, probablement guidés par les nombreuses interactions au cours des premières étapes de l'apprentissage (Mann & Slater, 1995). Chez le bouvreuil pivoine (*Pyrrhula pyrrhula*), par exemple, les jeunes élevés par des canaris développent le chant du père adoptif (Nicolai, 1959). Chez plusieurs espèces de pinsons, le père semble également être le tuteur principal (Grant, 1984 ; Millington & Price, 1985 ; Gibbs, 1990). L'influence du père a aussi été montrée chez les psittaciformes. Chez le perroquet de Meyer (*Poicephalus meyeri*), les jeunes copient davantage le chant de leur père que celui d'adultes non apparentés (Masin et al., 2004).

Le rôle des **mâles adultes**, autres que le père, sur le développement du chant a largement été décrit dans la littérature. Par exemple, Bell et al., (1998) ont montré que les jeunes mâles de bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) imitaient davantage le chant de voisins territoriaux que le chant paternel. Chez le troglodyte de Bewick (*Thyromanes bewickii*), les jeunes produisent des chants similaires à celui de leur père au moment d'établir leur territoire, puis modifient leur répertoire pour inclure les chants de leurs voisins (Kroodsma, 1974). Ainsi, selon les espèces, les jeunes peuvent apprendre le chant d'un ou de plusieurs tuteurs au cours de leur développement.

Jusqu'à présent, le rôle de la **mère** ou des **femelles adultes** sur le développement vocal a été peu exploré. Néanmoins, quelques études relatent de telles influences. Le vacher à tête brune (*Molothrus ater ater*) est une espèce parasite, les jeunes n'ont donc pas accès aux

chants adultes de leur espèce lors de la phase précoce. West & King (1988) ont mis en évidence que les femelles adultes influençaient à la fois la rapidité avec laquelle les jeunes apprenaient leur chant mais également sa qualité. Chez cette espèce, les femelles ne chantent pas mais guident activement l'apprentissage des jeunes mâles par des **comportements non-vocaux**. En effet, elles répondent sélectivement aux éléments du chant les plus matures par des signaux visuels d'un mouvement latéral rapide de l'aile. Les jeunes mâles incorporent préférentiellement dans leur chant final les éléments qui provoquent une réponse de la femelle. Par ailleurs, en présence de femelles conspécifiques, les mâles montrent davantage d'improvisation dans leur production vocale (King & West, 1989). De plus, dans une étude d'adoption croisée, les auteurs ont démontré l'influence des femelles sur la vitesse de développement du chant (Smith et al., 2000). Chez le diamant mandarin, le développement du chant peut également être modifié par les femelles. Comme chez le vacher à tête brune, les femelles expriment un comportement non-vocal, appelé le « *fluff-up* » (la femelle secoue ses plumes), en réponse aux chants matures des mâles. Dans une récente étude, Carouso-Peck & Goldstein (2019) ont diffusé des vidéos de femelle exprimant ce comportement de manière contingente aux chants immatures des mâles et ont démontré que ce retour visuel guidait le développement vers la forme vocale mature entendue précocement. Chez cette espèce, il a aussi été rapporté qu'en présence de femelles assourdies les mâles chantent plus fréquemment et développent des chants plus atypiques que ceux élevés par des femelles non-assourdies (Williams, 2004). Par ailleurs, des mâles rendus aveugles développent des chants plus précis lorsqu'ils sont élevés par des congénères femelles (Adret, 2004).

Pendant longtemps les études sur le développement vocal des oiseaux se sont focalisées sur les chants. Depuis, il a été démontré que la structure des **cris** pouvait également être modifiée par l'expérience sociale (Villain et al., 2015 ; voir Sewall et al., 2016 pour une revue de littérature). Par exemple, une expérience d'adoption croisée, réalisée chez le bec-croisé des sapins (*Loxia curvirostra*), a montré que les jeunes développaient des cris de contact de structure similaire à ceux de leurs parents adoptifs (Sewall, 2011). D'après Brittan-Powell et al., (1997), les jeunes perruches ondulées (*Melopsittacus undulatus*) imitent les cris de contact de leurs parents. Chez le troglodyte rayé (*Campylorhynchus nuchalis*), ou encore le mainate religieux (*Gracula religiosa*), les jeunes oiseaux apprennent uniquement les cris des adultes du même sexe (Price, 1998).

Des recherches sur le développement vocal du mérion superbe suggèrent que la mère pourrait influencer la structure des cris de ses jeunes dès la **période prénatale**. Comme nous l'avons déjà évoqué, les femelles produisent des vocalisations au cours des derniers jours d'incubation. À l'éclosion, les jeunes mérions produisent des cris de quémade contenant des particularités acoustiques inhérentes au cri d'incubation de la mère (Colombelli-Négrel et al., 2012). Chez le mérion à dos rouge (*Malurus melanocephalus*), les jeunes intègrent des éléments du cri d'incubation maternel dans leur cri de quémade (Colombelli-Négrel et al., 2016), ainsi que dans leur chant (Dowling et al., 2016). Une influence prénatale a aussi été observée chez le diamant mandarin. En effet, les jeunes exposés au cri d'incubation maternel intègrent davantage de syllabes non-paternelles dans leur chant (Katsis et al., 2018). Ainsi, l'expérience auditive précoce pourrait influencer le choix du tuteur au jeune âge.

La communication implique un certain nombre de **règles d'échanges** (Hausberger et al., 2008). Par exemple, lors d'interactions vocales, les individus répondent dans un intervalle de temps plus ou moins long selon les espèces. Ces latences de réponses permettent, notamment, d'éviter les chevauchements entre les vocalisations des différents individus impliqués dans l'interaction (e.g. bruant à couronne blanche : Wasserman, 1977 ; le troglodyte à ventre noir, *Pheugopedius fasciatoventris* : Logue et al., 2008 ; le troglodyte à queue plate, *Pheugopedius euophrys* : Fortune et al., 2011 ; étourneau européen : Henry et al., 2015). Chez certaines espèces d'oiseaux, les règles d'échanges sont apprises au jeune âge et les parents participent à cette acquisition. Chez l'étourneau européen, par exemple, les jeunes ont tendance à vocaliser en même temps et à superposer leurs vocalisations. L'évitement des chevauchements et l'alternance des vocalisations n'apparaissent que plus tard dans le développement (Hausberger et al., 2008). Par ailleurs, des jeunes privés d'interactions avec des adultes continuent à superposer leurs vocalisations à l'âge adulte. Des observations similaires ont été faites chez des jeunes élevés en paires mais exposés aux vocalisations d'adultes (Poirier et al., 2004). Chez le troglodyte des roseaux (*Cantorchilus zeledoni*), les jeunes acquièrent les règles de communication durant leur développement. Les interactions vocales avec les adultes leurs permettent d'acquérir le code des duos, mais également d'améliorer la précision temporelle de leurs vocalisations et ainsi la coordination des échanges (Rivera-Cáceres et al., 2018).

b. Les mammifères

Les chiroptères - Chez les chauves-souris, plusieurs études ont démontré le rôle des influences sociales sur l'ontogenèse des signaux acoustiques. La mère pourrait notamment orienter le développement de vocalisations impliquées dans la reconnaissance mère-jeune. En effet, chez le grand rhinolophe (*Rhinolophus ferrumequinum*), les jeunes produisent des cris d'écholocation de même fréquence que ceux de leur mère. Cette fréquence diminue avec l'âge des femelles, de sorte que les jeunes nés de femelles plus âgées émettent des cris plus graves en comparaison aux juvéniles élevés par des femelles plus jeunes (Jones & Ransome, 1993). L'influence de la mère sur le développement d'une autre vocalisation, le cri d'isolement, a été observée chez le phyllostome coloré (*Phyllostomus discolor*). Au cours de son développement, le jeune change progressivement la structure acoustique de son cri en fonction des caractéristiques du cri d'appel maternel (Esser & Schmidt, 1989). Chez cette espèce, une signature individuelle est codée dans la modulation de fréquence du cri d'appel de la mère, et servirait de modèle. Le rôle des interactions auditives avec d'autres femelles a également été rapporté chez la rousette d'Égypte (*Rousettus aegyptiacus* : Prat et al., 2015). Chez cette espèce, les jeunes élevés en isolement acoustique produisent des vocalisations sous-développées. Les mâles adultes pourraient également être une source d'influence sociale chez certaines espèces. Par exemple, les petits de la chauve-souris *Saccopteryx bilineata* apprennent leur chant territorial en imitant les mâles adultes (Knörnschild et al., 2010). Des précurseurs de ce chant sont observés dès les deux premières semaines de vie, puis, par convergence vocale, le jeune complexifie son chant jusqu'à sa forme adulte à l'âge de dix semaines. Les auteurs soulignent que l'expérience auditive avec les adultes façonne seule l'acquisition du chant au cours de l'ontogenèse.

Les pinnipèdes - Chez les éléphants de mer, les jeunes possèdent des vocalisations plastiques qui se structurent progressivement avec l'âge (Sanvito & Galimberti, 2000). Sanvito et ses collaborateurs (2007) ont montré que les changements de structures observés durant le développement vocal des jeunes mâles étaient influencés par les mâles adultes présents dans la colonie. En effet, leur étude longitudinale a révélé que les mâles imitaient les caractéristiques temporelles du cri territorial du mâle dominant présent durant la période subadulte.

Les cétacés - Chez les grands dauphins (*Tursiops truncatus*), les jeunes développent une vocalisation sifflée au cours des premières semaines de vie, le « *signature whistle* » (Caldwell & Caldwell, 1965 ; Janik & Sayigh, 2013). Plusieurs études ont révélé l'influence de l'environnement social précoce sur la structure de cette vocalisation. Fripp et al., (2005) ont montré que les delphineaux modulaient leur « *signature whistle* » en fonction de ceux produits par les membres de la communauté avec lesquels ils interagissaient le moins. Des résultats similaires ont été rapportés par Sayigh et al., (1992), les femelles non apparentées servant de modèle. Alors que ces études soulignent les influences sociales non-parentales sur le développement du « *signature whistle* » du jeune, d'autres recherches ont rapporté une influence de la mère. En comparant le développement vocal de jeunes mâles et de jeunes femelles, Sayigh et ses collaborateurs (1995) ont mis en évidence que les mâles étaient plus susceptibles de produire des sifflements similaires à ceux de leur mère que les jeunes femelles. L'organisation sociale chez cette espèce pourrait expliquer cette différence. En effet, les grands dauphins vivent généralement en groupes formés des femelles et des jeunes, alors que les mâles forment des associations aussi appelées « *alliances* » (Smolker & Pepper, 1999 ; Watwood, 2003). Il serait donc plus important pour les jeunes femelles de développer une signature distincte des dauphins présents dans le groupe natal. En captivité, lorsque le jeune est élevé seul avec sa mère ou une mère adoptive, il développe un sifflement similaire à celui de la mère quel que soit son sexe (Caldwell & Caldwell, 1979 ; Tyack & Sayigh, 1997). D'autres études ont également mis en évidence l'influence d'interactions auditives avec des adultes hétérospécifiques sur le développement vocal du jeune (Caldwell & Caldwell, 1979 ; Tyack & Sayigh, 1997). Une étude réalisée chez le béluga (*Delphinapterus leucas*) suggère que le développement vocal des jeunes pourrait aussi être influencé par les parents (Vergara & Barrett-Lennard, 2008). En effet, les auteurs ont observé qu'un jeune beluga développait progressivement un cri de contact similaire à celui de sa mère et qu'il ne commençait à produire le cri principal du père qu'après avoir été en contact avec celui-ci, vers l'âge de 18 mois. Chez les orques, Bowles et al., (1988) suggèrent que les jeunes acquièrent le répertoire vocal par convergence avec le répertoire maternel. Mais lorsque la mère donne naissance à un nouveau petit, le jeune commence à interagir avec les mâles adultes et adopte progressivement certaines caractéristiques de leurs cris.

2. Remise en cause de la dichotomie apprenant vs. non-apprenant

a. Les primates non-humains

Les nombreuses recherches sur le développement vocal des primates non-humains ont longtemps suggéré que la structure de leurs vocalisations se développait dans un cadre génétique relativement fermé (Hammerschmidt & Fischer, 2008). Par exemple, l'**assourdissement** à la naissance ne produit que des modifications mineures du développement vocal chez le singe écureuil (*Saimiri sciureus* : Talmage-Riggs et al., 1972 ; Winter et al., 1973 ; Newman & Symmes, 1974 ; Hammerschmidt et al., 2001). De plus, les primates non-humains élevés en **isolement social** (macaque rhésus : Hammerschmidt et al., 2000) ou avec une **mère adoptive** d'une espèce différente (macaques rhésus et macaque japonais : Owren et al., 1992 ; Owren et al., 1993) émettent des vocalisations caractéristiques de leur espèce.

Néanmoins, plusieurs études ont rapporté des modifications du répertoire vocal ou de la structure des vocalisations durant le développement de certaines espèces. Chez le ouistiti commun (*Callithrix jacchus*), Pistorio et al., (2006) ont décrit un phénomène de **babillage** qui se traduit par la production de longues séquences de cris de structures variées. Des changements vocaux à la fois quantitatifs et qualitatifs sont également observés tout au long du développement : les séquences de cris se raccourcissent, et la fréquence des cris proches ou identiques à ceux des adultes augmente. La plasticité vocale décrite chez le ouistiti commun a également été observée chez un groupe phylogénétiquement proche, le ouistiti pygmée (*Cebuella pygmaea* : Snowdon & Elowson, 2001).

Par ailleurs, de récentes études ont révélé l'importance des **influences sociales** sur l'ontogenèse vocale des primates non-humains. Chez le ouistiti commun, les interactions sociales avec les parents semblent essentielles au développement vocal de la progéniture. En effet, les jeunes élevés avec peu d'interactions parentales produisent des cris de structure différente en comparaison aux cris émis par des jeunes élevés normalement (Gultekin & Hage, 2017 ; Gultekin & Hage, 2018). De plus, les jeunes ouistitis ayant un contact parental limité continuent à produire des vocalisations immatures au stade subadulte (Gultekin & Hage, 2017 ; Gultekin & Hage, 2018). Par ailleurs, les jeunes qui reçoivent davantage de feedback vocal

des parents en contingence avec leurs cris développent des cris matures plus rapidement (Takahashi et al., 2017). Ces résultats suggèrent que les interactions parentales sont essentielles pour le comportement vocal de la progéniture (Gultekin & Hage, 2017).

Enfin, les interactions vocales parents-jeunes peuvent également orienter le développement vocal au stade subadulte. Par exemple, chez le gibbon agile (*Hylobates agilis agilis*), les duos vocaux entre la mère et la fille jouent un rôle important dans le développement vocal des jeunes femelles. Ces interactions favoriseraient la pratique vocale et faciliteraient ainsi le développement des vocalisations par un phénomène de **convergence acoustique** (Koda et al., 2013). Dans cette étude, les auteurs ont également montré que les mères modifient la structure de leurs vocalisations en présence des jeunes, laissant supposer que la mère pourrait servir de modèle (Koda et al., 2013). Des influences sociales sur la production vocale ont également été mises en évidence à l'âge adulte, chez des espèces comme le ouistiti pygmée (Snowdon & Hausberger, 1997) ou encore la mone de Campell (*Cercopithecus campbelli* : Lemasson et al., 2011b).

Les échanges vocaux peuvent être régis par des **règles de communication** (Hausberger et al., 2008), telles que l'alternance des émissions vocales (ou tours de parole). Cet aspect du développement vocal, qui se distingue de l'apprentissage sensori-moteur impliquant une modification de la structure des cris, pourrait également être influencé par les interactions sociales. Les tours de parole organisent les échanges vocaux de manière à minimiser les chevauchements entre deux interlocuteurs et à maintenir des intervalles inter-séquences de courtes durées. L'établissement d'une telle dynamique dans les échanges permettrait de renforcer les liens sociaux, mais faciliterait aussi le développement de vocalisations matures chez les jeunes. Le ouistiti commun, par exemple, possède un système de communication complexe à l'âge adulte. En effet, les individus respectent des latences de réponses afin d'éviter les chevauchements, ils vocalisent en alternance et synchronisent le rythme de leurs échanges (Takahashi et al., 2013). Chez cette espèce, il a également été mis en évidence un intervalle de réponse au-delà duquel l'individu cesse les interactions vocales (Miller et al., 2009). De récents travaux ont révélé que la capacité d'interagir en suivant de telles règles pouvait être acquise au cours du développement et pourrait être guidée par le comportement des parents. En effet, la probabilité de chevauchement diminue avec l'âge des jeunes (Chow et al., 2015 ; Takahashi et al., 2016) et le taux d'interruptions vocales varie selon que les

parents sont présents ou non (Chow et al., 2015). Chow et ses collaborateurs (2015) suggèrent que le feedback contingent fourni par les parents permettrait aux jeunes d'apprendre comment interagir durant les échanges vocaux. En effet, les parents répondent différemment aux cris des jeunes lorsque ceux-ci sont chevauchants ou non, les cris non-chevauchants induisant davantage de réponses parentales. Les vocalisations des parents serviraient de renforcement lorsque les jeunes produisent des cris non chevauchants. Par ailleurs, les parents interrompent davantage les jeunes lorsqu'ils produisent des cris non appropriés (Chow et al., 2015). Néanmoins, Takahashi et ses collaborateurs (2016) n'ont pas mis en évidence de relation entre le taux de réponses contingentes des parents et la vitesse d'établissement du tour de parole. Chez une autre espèce de primate non-humain, la mone de Campbell, les règles d'échange vocal se mettent également en place au cours du développement. En effet, les interruptions vocales sont douze fois plus fréquentes chez les jeunes que chez les adultes (Lemasson et al., 2011a). Par ailleurs, la règle des tours de parole ne semble être pertinente que pour les adultes, qui répondent différemment à la diffusion de repasse simulant des échanges respectant ou non l'alternance des vocalisations. À l'inverse, les juvéniles montrent des réponses comportementales similaires dans les deux situations, suggérant que les jeunes acquièrent les règles d'échanges au cours de leur développement (Lemasson et al., 2011a). Chez le gibbon agile, les interactions avec la mère permettraient aux jeunes femelles d'apprendre les patterns temporels caractéristiques des duos (Koda et al., 2013).

Ces recherches remettent en question l'idée que les vocalisations des primates non-humains sont innées et stéréotypées, et révèlent des influences sociales sur leur développement vocal (voir Ghazanfar et al., 2019 pour une revue de littérature).

b. Les oiseaux dits non-apprenants

À l'instar des primates, les vocalisations des oiseaux qualifiés de non-apprenants, tels que les *Galliformes* ou les *Colombiformes*, ont longtemps été considérées comme stéréotypées et présentant un fort déterminisme génétique. Néanmoins, des chercheurs se sont intéressés au développement de ces oiseaux et ont démontré l'existence d'une plasticité vocale. Leurs travaux ont révélé des changements d'amplitude, de fréquence ou encore de durée au cours

de l'ontogenèse (e.g. *Charadriiformes* : Riska, 1986 ; Adret, 2012 ; *Gruiformes* : Budde, 2001 ; Klenova et al., 2007 ; *Colombiformes* : Ballintijn & Ten Cate, 1997 ; *Galliformes* : Derégnaucourt et al., 2009). Ces modifications sont probablement liées à la maturation du tractus vocal et pourraient également impliquer des changements neuronaux.

Des changements de structures acoustiques ont aussi été observés à l'âge adulte. Chez le plongeon huard (*Gavia immer*), les mâles modifient la structure spectrale et temporelle de leur cri territorial (« le *yodel* ») suite à un changement de territoire (Walcott et al., 2006). Les perdrix grises (*Perdrix perdrix*) montrent quant à elles des variations temporelles et fréquentielles du « *kee-uck call* » entre les saisons (Rotella & Ratti, 1988).

Chez plusieurs espèces, la structure des cris peut être modifiée expérimentalement suite à l'administration de testostérone (perdrix grise : Fusani et al., 1994 ; Beani et al., 1995 ; caille japonaise : Beani et al., 2000 ; poule domestique : Gyger & Marler, 1988 ; mouette rieuse : Groothuis & Meeuwissen, 1992). Par ailleurs, des chercheurs ont induit artificiellement (par l'administration de testostérone) la production du « *crow* », une vocalisation émise après la maturité sexuelle, chez des jeunes tout juste éclos (poule domestique : Hamilton, 1938 ; Makler et al., 1962 ; caille japonaise : Schleidt & Shalter, 1973). Cette vocalisation à fonction analogue aux chants des oscines n'apparaît normalement que chez les mâles adultes sexuellement matures (Makler et al., 1962).

Enfin, une étude chez le coq domestique a également montré des variations spectrales suite à un assourdissement (Grassi et al., 1990), suggérant que le rétrocontrôle auditif pourrait jouer un rôle dans le développement vocal des individus.

Ainsi, le développement vocal des espèces classées comme non-apprenantes présente une plasticité qui a longtemps été négligée. Certains chercheurs soulignent que le rôle de l'environnement social sur le développement vocal de ces espèces pourrait avoir été sous-estimé (Janik & Slater, 2000).

IV. PRÉSENTATION DE LA THÈSE

A. Problématique de recherche

Comme nous venons de le voir, le développement comportemental d'un individu peut être modulé par son environnement social. Chez les oiseaux et les mammifères, notamment, les jeunes sont particulièrement sensibles aux interactions avec les adultes. La présence, mais aussi le comportement de ces derniers, participent à la mise en place de nombreux comportements, dont la capacité à communiquer.

Si les influences sociales sur le développement vocal ont été particulièrement étudiées chez les oscines, des études comparatives chez des espèces non-apprenantes sont nécessaires. En effet, le rôle des influences sociales sur l'ontogenèse des vocalisations chez ces oiseaux a reçu peu d'attention jusqu'à ce jour. Les recherches réalisées se sont principalement attachées à décrire leur répertoire vocal (Guyomarc'h, 1974), sans explorer les effets de l'environnement auditif et social.

Néanmoins, la découverte des influences sociales sur le développement vocal de primates non-humains, considérés jusqu'à récemment comme insensibles aux effets de l'expérience, et les preuves d'une certaine plasticité chez plusieurs espèces d'oiseaux classées comme non-apprenantes, suggèrent que les influences sociales pourraient avoir été sous-estimées chez ces espèces.

Ainsi, au cours de ce projet de thèse nous avons cherché à savoir si le développement vocal d'une espèce d'oiseau considérée comme non-apprenante, pouvait être influencé par son environnement social. Pour cela, nous avons exploré le rôle des influences sociales, et plus particulièrement le rôle de la mère, sur le développement vocal des jeunes chez un *Galliforme*, la caille japonaise.

B. Choix du modèle biologique

Afin d'étudier les influences maternelles sur le développement vocal d'un oiseau non-apprenant, nous avons choisi pour modèle d'étude un petit *Galliforme*, la caille japonaise. Sa

facilité d'élevage et de maintenance en font un modèle privilégié dans de nombreux domaines de recherches, de la génétique à la neurobiologie en passant par l'éthologie (Padgett & Ivey, 1959 ; Mills et al., 1997). Dans le cadre de ce travail, la rapidité de son développement (17 jours d'incubation et 11 jours de maternage) est particulièrement appropriée à des études longitudinales. Par ailleurs, il s'agit d'un oiseau nidifuge, les jeunes sont donc relativement matures à l'éclosion et peuvent être facilement élevés en l'absence de mère. Il est également possible de réaliser des expériences d'adoption afin de se soustraire aux influences génétiques. En effet, le comportement maternel peut être induit expérimentalement grâce à une procédure bien établie (Richard-Yris, 1994). De plus, le comportement de la caille japonaise est bien documenté (Baer et al., 2015) et l'influence de la mère a déjà été mise en évidence sur de nombreux comportements (e.g. Bertin & Richard-Yris, 2005 ; Guibert et al., 2010 ; Pittet et al., 2013b). Enfin, une description fine du répertoire vocal de la caille japonaise, riche de 24 vocalisations (Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996) constituait une base solide pour notre travail.

C. Objectifs de l'étude

Le projet de thèse s'est articulé autour des trois axes suivants :

Dans un premier temps, nous avons voulu explorer l'influence d'une privation maternelle sur le développement vocal des jeunes. En effet, des études antérieures ont montré qu'une privation maternelle au stade précoce pouvait affecter le phénotype comportemental des jeunes chez la caille japonaise. Ainsi, nous avons étudié **l'influence d'une privation maternelle au cours des premiers jours de vie** sur le développement vocal des jeunes (voir chapitre 3, expérience POST).

Par ailleurs, plusieurs études ayant rapporté une émission accrue des vocalisations émises par la femelle au cours des derniers jours d'incubation, nous nous sommes intéressés par la suite aux influences maternelles prénatales. Puisque qu'en conditions naturelles, les **influences maternelles prénatales et postnatales** modulent ensemble le comportement de l'individu, nous avons décidé de prendre en compte leur interaction afin de déterminer la part de leurs influences respectives sur le développement vocal des jeunes (voir chapitre 4, expérience PRÉ-POST).

Enfin, pour pouvoir communiquer de manière efficace, les individus doivent être capables d'utiliser leurs vocalisations dans un contexte approprié et même, pour certaines espèces, de respecter un certain nombre de règles ou de principes dans les échanges vocaux. Les interactions sociales pouvant grandement contribuer à l'acquisition de ces compétences, nous nous sommes demandé si de telles règles de communication pouvaient exister chez un oiseau non-apprenant. Pour cela, nous avons cherché à caractériser les **interactions vocales mère-jeune** au cours de la période de maternage (voir chapitre 5, expérience MÈRE-JEUNE).

CHAPITRE 2

Méthodologie générale

CHAPITRE 2 – Méthodologie générale

I. LE MODÈLE BIOLOGIQUE : LA CAILLE JAPONAISE

A. Biologie et écologie

1. Statut phylogénétique

La caille japonaise appartient à l'ordre des *Galliformes* (300 espèces) et à la famille des Phasianidés (184 espèces) où l'on retrouve notamment les poules, les paons (sous-famille des Phasianinés), les perdrix et les cailles (sous-famille des Perdicinés). Au sein de cette famille, la caille japonaise appartient au genre *Coturnix*, qui regroupe sept espèces ou sous-espèces, dont la caille des blés *Coturnix coturnix coturnix* et la caille japonaise *Coturnix coturnix japonica*. La nomenclature *Coturnix coturnix japonica* désigne la caille japonaise comme une sous-espèce de la caille des blés (Reese et al., 1962). En effet, l'hybridation de ces deux espèces produit une descendance viable et fertile en captivité (Guyomarc'h et al., 1998 ; Derégnaucourt, 2000). Toutefois, leur relation phylogénétique est confuse et certains auteurs utilisent la nomenclature *Coturnix japonica*, considérant la caille japonaise comme une espèce distincte de la caille des blés (Mills et al., 1997).

2. Description morphologique

La caille japonaise est un petit oiseau terrestre mesurant environ 17 cm de long. À l'éclosion, les cailleaux pèsent entre 6 et 8 g et sont recouverts d'un duvet marron clair (Figure 12) (Baer et al., 2015). Trois à quatre semaines après l'éclosion, un dimorphisme sexuel apparaît au niveau du plumage. Les femelles présentent un plastron beige tacheté de noir, tandis que les mâles arborent un plastron uni de couleur rousse (Figure 9). Le dimorphisme s'observe également au niveau de la



Figure 9. Dimorphisme sexuel de la caille japonaise, le mâle est à gauche et la femelle à droite.

corpulence, la femelle étant légèrement plus lourde que le mâle (en milieu naturel : 100 g et 90 g, pour les femelles et les mâles respectivement, Cheng et al., 2010 ; Baer et al., 2015). Cette espèce présente une maturation rapide, les individus pouvant atteindre la maturité sexuelle entre 6 et 8 semaines de vie (Baer et al., 2015).

3. Répartition géographique et milieu de vie

L'habitat naturel de cet oiseau diurne est constitué de prairies, de terres cultivées et de steppes herbeuses (Baer et al., 2015). Quant à son régime alimentaire, il est essentiellement composé de graines, de baies et de jeunes pousses, mais également de petits invertébrés terrestres (Wetherbee, 1961).

La caille japonaise est originaire de l'est de l'Asie. Son aire de répartition s'étend de l'est de la Russie au nord de la Thaïlande. Elle niche principalement au sud-est de la Russie, au nord de la Mongolie et de la Chine, ainsi qu'au Japon, et hiverne dans le sud de la Chine, jusqu'au nord du Laos (Baer et al., 2015 ; UICN 2019). L'espèce est également présente à Hawaï (Wetherbee, 1961 ; Baer et al., 2015) et en Italie où elle a été introduite par l'homme au XX^{ème} siècle (Schwartz & Schwartz, 1949). Néanmoins, son aire de répartition est difficile à estimer et il n'existe pas d'estimation fiable de la population. D'après l'UICN (l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature), l'espèce est classée comme « quasi menacée » (UICN 2019) et subirait un déclin démographique, conséquence de la chasse (Okuyama, 2004) et des modifications des pratiques agricoles (UICN 2019).

B. Domestication

À l'origine, la caille japonaise aurait été domestiquée en Chine (Chang et al., 2005), puis amenée au Japon au XII^{ème} siècle où elle a été élevée pour son chant dans un premier temps (Yamashima 1961 ; Mills et al., 1997), puis plus récemment pour sa chair et ses œufs (XX^{ème} siècle). La plupart des lignées de chant et alimentaires ont disparu avec la Seconde Guerre mondiale. Les lignées domestiques actuelles proviendraient des populations restantes de l'après-guerre, de quelques lignées domestiques de Corée, de Chine et de Taïwan, ainsi que d'individus de souche sauvage (Yamashima 1961 ; Cheng et al., 2010).

La domestication de la caille japonaise s'est accompagnée de modifications à la fois physiologiques et comportementales (Chang et al., 2009). Les cailles domestiques présentent un poids plus élevé, à l'éclosion mais aussi à l'âge adulte, que les cailles sauvages. De plus, les individus issus de souches domestiques ont une capacité de ponte supérieure, les femelles pouvant pondre tout au long de l'année sans interruption (Wetherbee, 1961 ; Chang et al., 2009). La domestication a également altéré certains comportements, tels que les aptitudes migratoires (Derégnaucourt et al., 2005a) ou encore les comportements de construction du nid et de couvaison. Néanmoins, l'altération de ces comportements est peu significative et n'a pas empêché l'implantation des populations férales à Hawaï. Les comportements de soins aux jeunes, quant-à-eux, ne semblent pas impactés, et le comportement maternel peut être induit expérimentalement (Richard-Yris, 1994).

Depuis les années 1950, la caille japonaise est devenue un modèle biologique privilégié pour la recherche scientifique (Padgett & Ivey, 1959) dans des domaines variés tels que la physiologie, la génétique ou encore l'éthologie.

C. Comportement reproducteur

1. Comportement sexuel

Système de reproduction - Le système socio-sexuel de la caille en milieu naturel a été peu documenté, ces oiseaux étant difficiles à observer dans leur habitat naturel. Néanmoins, quelques observations suggèrent que son système de reproduction serait basé sur des monogamies successives avec des accouplements extra-paires opportunistes (Wetherbee, 1961 ; Kovach, 1974 ; Cheng et al., 2010).

Formation du couple - Les mâles sont les premiers à arriver sur les zones de reproduction et y établissent des territoires de chants (Kovach, 1974). Les femelles, qui arrivent sur ces zones, répondent aux cris sexuels (*crows*) des mâles par des cris d'appel (*rally calls*). À la vue de la femelle, le mâle initie alors des comportements de parades sexuelles, tournant autour d'elle en gonflant les plumes son plastron. La femelle exprime également des comportements spécifiques, bien que plus discrets tels que le passage sous la poitrine du mâle accompagné

de légers coups de bec (Wetherbee, 1961 ; Farris, 1967 ; Guyomarc'h, 1974 ; Kovach, 1974). Des vocalisations (par exemple le grondement de parade, le cri d'offrande alimentaire ou encore le cri de copulation) peuvent être associées aux différentes postures et comportements sexuels du mâle et de la femelle (Guyomarc'h, 1974). Une fois le couple formé, le mâle parade exclusivement devant la femelle avec laquelle il s'est apparié et cette dernière répond exclusivement aux sollicitations vocales de son partenaire (Orcutt & Orcutt, 1976). Les deux membres du couple restent à proximité l'un de l'autre durant toute la période de reproduction et jusqu'à l'éclosion des jeunes.

2. Comportement parental

Construction du nid - La femelle s'occupe seule de la construction du nid (Orcutt & Orcutt, 1976). Il est constitué d'herbes séchées, de feuilles et de tiges placées autour d'une dépression peu profonde dans le sol (Figure 10). Sa construction se fait progressivement par ajout d'éléments végétaux tout au long de la phase de ponte (Stevens, 1961 ; Orcutt & Orcutt, 1976 ; Mills et al., 1997).



Figure 10. Nid de caille japonaise.



Figure 11. Couple de caille japonaise à proximité du nid.

Ponte et incubation - La couvée est généralement constituée de 8 à 12 œufs (Figure 10 ; Stevens, 1961 ; Orcutt & Orcutt, 1976) qui présentent un pattern de couleur et de tâches très similaires (Kilner, 2006 ; Pike, 2011). L'incubation débute à la fin de la ponte et est entièrement effectuée par la femelle (Orcutt & Orcutt, 1976). Durant cette période, le mâle reste à

proximité, inactif (Figure 11), et se joint à elle lors des périodes d'alimentation et d'entretien. Les derniers jours d'incubation, la femelle devient de plus en plus active sur le nid, elle pique les œufs, les retourne et vocalise jusqu'à l'éclosion des jeunes le 17^{ème} jour (Orcutt & Orcutt, 1976). C'est également à cette période que la femelle devient de moins en moins tolérante envers le mâle, qu'elle finira par chasser dès les premières éclosions (Orcutt & Orcutt, 1976).

Interaction mère-jeune - Les jeunes quittent le nid quelques heures seulement après l'éclosion. En effet, la caille est une espèce nidifuge, les jeunes sont donc capables de se déplacer et de s'alimenter tout seuls dès les premières heures de vie. En revanche, le mécanisme de thermorégulation n'est pas complètement développé à l'éclosion, c'est la femelle qui apporte la chaleur nécessaire à leur survie. Pour cela, elle adopte une posture caractéristique recouvrant les jeunes sous ses plumes des ailes et du plastron. Ce comportement de réchauffement constitue la principale composante du soin maternel (Pittet et al., 2012). Il peut être initié à la fois par le jeune, à l'aide de coups de bec dirigés vers le plastron et les ailes de la mère, mais aussi par cette dernière en adoptant une posture accroupie accompagnée de roucoulements.

Durant les quatre premiers jours du maternage, mère et jeunes sont en relation étroite (Orcutt & Orcutt, 1976). Durant toute la période du maternage, la mère communique avec ses jeunes, pour maintenir la cohésion de la couvée, alerter ses jeunes d'un danger ou leur présenter différents items alimentaires. Les jeunes s'émancipent ensuite progressivement et se dispersent à partir du 11^{ème} jour de vie (Orcutt & Orcutt, 1976). La femelle pourrait faciliter cette dispersion en exprimant des comportements de rejet (Pittet et al., 2012 ; Aigueperse et al., 2019).



Figure 12. Cailleteau âgé de 4 jours.

D. Origine des oiseaux

Les femelles adultes et les œufs fécondés utilisés dans ce travail sont issus d'une souche de chair et ont été fournis par un élevage industriel breton (Les cailles de Chanteloup, Corps-Nuds, Ille-et-Villaine). Lors de leur arrivée au laboratoire à l'âge de trois semaines, les femelles étaient immédiatement identifiées à l'aide d'une bague alaire numérotée.

II. CONDITIONS D'HÉBERGEMENT DES OISEAUX

En dehors des expérimentations - Que ce soit à leur arrivée au laboratoire ou à la fin des expériences, les femelles ont été logées dans des box (2 x 2 x 2.9 m) par groupes d'une dizaine d'individus. Les mâles, quant à eux, ont été maintenus dans des logettes individuelles en batteries (25 x 35 x 18 cm).

Pendant les expérimentations - Lors des expérimentations, nous avons utilisé une salle expérimentale, la salle de maternage (7.5 x 2.8 x 2.9 m), constituée de 44 cages métalliques (52 x 40 x 35 cm) alignées sur trois étages. Les cages étaient constituées d'un sol et d'une porte grillagés, et de parois latérales opaques empêchant tout contact visuel ou tactile entre les individus de cages voisines. Des vitres sans tain coulissantes étaient positionnées devant les cages et permettaient d'observer les oiseaux. Toutes les cages étaient équipées d'une mangeoire et d'un abreuvoir à pipette.

Alimentation - Les cailles ont été nourries avec un aliment industriel (aliment complet destiné à des perdrix, faisans et dindons) sous forme de granulés pour les adultes et de semoule (aliment complet pour cailles) pour les cailleteaux. L'eau et l'alimentation étaient fournies *ad libitum*.

Photopériode et température - L'éclairage était artificiel et reproduisait des conditions photopériodiques de 10 heures de jour et 14 heures d'obscurité (LD 10:14). La température était maintenue à $18 \pm 1^\circ\text{C}$ pour les adultes seuls et à $24 \pm 1^\circ\text{C}$ en présence des jeunes.

III. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

A. Production des jeunes

Incubation - Les œufs fécondés ont été incubés artificiellement au laboratoire (Couveuse Ova-Easy Advance 380, Brinsea ©). Les 14 premiers jours d'incubation, la température était maintenue à 37.5°C, l'humidité à 45 % et les œufs étaient soumis à une rotation de 45° toutes les heures. Puis, les œufs ont été transférés dans des paniers à éclosion pour les trois derniers jours d'incubation. La rotation a alors été stoppée afin de permettre aux embryons de s'orienter vers la poche d'air, l'humidité augmentée à 60 % et la température légèrement diminuée à 37.2°C. Lors du passage en éclosoir, chaque œuf a été miré afin de vérifier l'avancée du développement embryonnaire.

Stimulation auditive prénatale - Durant la phase d'incubation, les embryons pouvaient percevoir les vocalisations provenant des œufs à proximité. Ces stimulations auditives durant les derniers jours d'incubation favorisent la synchronisation des éclosions (Freeman & Vince, 1974). Seuls les embryons de l'expérience PRÉ-POST ont été exposés à des roucoulements maternels durant les derniers jours d'incubation (voir chapitre 4).

Éclosion - Le jour de l'éclosion, les cailleteaux ont été identifiés à l'aide de bagues colorées positionnées autour de chaque patte immédiatement après leur sortie de l'éclosoir (Figure 13). Les cailleteaux étaient ensuite placés dans la salle d'éclosion (2 x 2 x 2.8 m) où ils étaient maintenus par groupes de 20-30 individus dans des cages en plastique (94 x 46 x 30 cm) munies d'une mangeoire, d'un abreuvoir et de deux chaufferettes (37 ± 1°C) (Figure 14). L'hébergement en salle d'éclosion ne durait que quelques heures, les cailleteaux étant déplacés dans la salle de maternage le soir de leur éclosion (voir partie « Induction du comportement maternel »).

À chaque expérience, le nombre d'œufs non fécondés (œufs clairs) et le nombre d'œufs éclos ont été relevés afin de calculer :

- Le pourcentage de fécondation = $\frac{\text{nombre d'œufs fécondés} \times 100}{\text{nombre d'œufs en incubation}}$
- Le pourcentage d'éclosion = $\frac{\text{nombre d'œufs éclos} \times 100}{\text{nombre d'œufs fécondés}}$



Figure 13. Cailleteaux dans le panier à éclosion.



Figure 14. Cage de maintenance des cailleteaux après l'éclosion.

B. Induction du comportement maternel

L'expression du comportement maternel a été induite expérimentalement suivant une procédure décrite à l'origine chez la poule domestique (Richard-Yris, 1987), puis appliquée avec succès chez la caille japonaise (Richard-Yris, 1994).

Les femelles adultes ont été placées dans les cages de la salle de maternage trois semaines avant l'arrivée des cailleteaux, leur permettant ainsi de se familiariser avec leur nouvel environnement. La dernière semaine d'habituation, une restriction alimentaire a été appliquée afin d'interrompre le comportement de ponte et de placer les futures mères dans un état physiologique proche d'une femelle en fin de couvaision. Les femelles ont été limitées à des prises alimentaires de 10 minutes pendant les cinq jours précédents l'induction (5, 4, 3, 2 et 2 fois par jour) et l'accès à l'eau a été restreint les deux jours précédant l'induction (10 minutes deux fois par jour). Le jour de l'induction, la nourriture et l'eau ont été fournies *ad libitum*.

Le soir de l'éclosion (à 18h00), les femelles ont été enfermées individuellement dans une boîte d'induction (19 x 19 x 19 cm) préalablement placée à l'intérieur de leur cage. Une heure après l'extinction des lumières, deux cailleteaux ont été délicatement introduits dans chaque boîte. Les stimulations tactiles et vocales avec les jeunes durant la nuit favorisent l'émergence du comportement maternel (Richard-Yris, 1994).

Le lendemain matin, les boîtes d'induction ont été réouvertes dans l'obscurité. Le comportement des femelles a ensuite été observé durant toute la matinée. Nous avons vérifié que les mères exprimaient des réponses maternelles appropriées, notamment si elles réchauffaient les jeunes, comportement indispensable à leur survie. Les femelles qui exprimaient des comportements inadaptés (postures de réchauffement non couvrantes) ou de rejets (agressions, piétinements) étaient exclues des expériences et les cailleteaux ramenés dans la salle d'éclosion.

La mère et les deux jeunes ont été maintenus ensemble jusqu'au 11^{ème} jour post-éclosion (Figure 15), puis les mères ont été retirées des cages et placées en box. Les jeunes sont restés par paire jusqu'à la fin de chaque expérience.

Dans le cadre de nos expérimentations, nous avons été amenés à élever des jeunes sans mère (cailleteaux non maternés). Dans ce cas, une procédure similaire a été appliquée. Le soir de l'éclosion, les jeunes ont été placés par paire dans une boîte d'induction préalablement placée sous une lampe chauffante ($37 \pm 1^\circ\text{C}$). Les boîtes n'ont été réouvertes que le lendemain matin et le comportement des jeunes a été observé afin de détecter d'éventuels signes d'hypothermie. Les lampes chauffantes ont été retirées des cages le 11^{ème} jour de vie, en même temps que les mères des cailleteaux maternés.



Figure 15. Deux cailleteaux et leur mère adoptive.

C. Suivi des interactions mère-jeunes

Bien que la caractérisation du développement vocal des jeunes soit au centre de notre travail, des observations comportementales ont également été réalisées durant la période de maternage, notamment afin de décrire les relations mère-jeunes.

1. Méthodes d'observation

Le comportement des oiseaux a été relevé suivant deux méthodes classiques d'observation (Altmann, 1974) :

L'instantaneous scan sampling (scan) : cette méthode consiste à noter le comportement ou la position de l'individu à un instant t et permet d'établir un budget-temps des activités ou des distances interindividuelles. Chaque jour d'observation (J3, J5, J7, J9 et J11), le comportement de la mère et des jeunes a été observé lors de deux sessions de 20 scans (le matin et le soir), avec un pas de temps de sept minutes.

Le focal animal sampling (focus) : cette méthode consiste à relever la séquence comportementale d'un individu sur une période donnée. Elle permet notamment d'observer des comportements ponctuels (e.g. rupture de contact). Lors de ces observations (J2, J4, J6, J8, J10), le comportement de la mère a été observé en continu pendant deux minutes, deux fois par jour (le matin et le soir).

2. Répertoire comportemental de la caille japonaise

Lors des observations, différents comportements ont été relevés tels que ceux associés à la locomotion, l'exploration, l'observation, la maintenance ou encore la peur, et exprimés aussi bien par les jeunes que par les mères. Les comportements impliqués dans les interactions mère-jeunes ont également été relevés et les distances interindividuelles ont été estimées (voir Tableau 1).

Tableau 1. Description des comportements relevés lors des observations.

Comportements communs aux jeunes et à la mère		
Locomotion	<i>Marche</i>	Au moins trois pas consécutifs
	<i>Course</i>	Déplacement rapide
	<i>Saut</i>	Accompagné ou non de battements d'ailes
Exploration	<i>Picorage</i>	Picore le sol, les parois
Observation	<i>Basse</i>	Tête penchée vers l'avant, cou parallèle au sol
	<i>Moyenne</i>	Posture normale d'observation
	<i>Haute</i>	Dressée sur les tarses, cou tendu
Maintenance	<i>Alimentation</i>	Mange, boit
	<i>Bain de poussière</i>	Gratte et s'ébroue sur le sol
	<i>Repos</i>	En posture basse ou couché, immobile, yeux fermés ou ouverts
	<i>Toilettage</i>	Se lisse les plumes, s'étire, s'ébroue
Peur	<i>Freezing</i>	Immobile, plumes gonflées
	<i>Vigilance</i>	Dressé sur les tarses en posture figée
	<i>Pacing</i>	Allers-retours stéréotypés le long d'une paroi
Comportements impliqués dans les interactions mère-jeune et jeune-jeune		
Réchauffement	<i>Postures couvrantes</i>	Couchée, basse ou moyenne
	<i>Postures non-couvrantes</i>	Couchée latérale, haute
	<i>Réchauffement mutuel</i>	Cailleteaux blottis l'un contre l'autre
Agression	<i>Attaque</i>	Coup de bec en direction du jeune
	<i>Poursuite</i>	Court après le jeune
Négligence	<i>Piétinement</i>	Marche ou prend appui sur le jeune
Distance interindividuelle	<i>Contact</i>	Contact physique
	<i>Proche</i>	Inférieure à un cailleteau
	<i>Rapproché</i>	Comprise entre un cailleteau et une demi cage
	<i>Eloigné</i>	À plus d'une demi cage
	<i>Loin</i>	À l'opposé de la cage



Repos



Freezing



Réchauffement mutuel

D. Caractérisation du développement des jeunes

1. Comportement vocal

a. Répertoire vocal de la caille japonaise

Le répertoire vocal de la caille japonaise est composé de 24 vocalisations utilisées lors des interactions sexuelles, sociales ou parentales (Guyomarc'h, 1974 ; Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996). L'ontogenèse vocale est très rapide, les premières vocalisations sont émises quelques heures avant l'éclosion et l'intégralité du répertoire est exprimé entre la 6^{ème} et la 7^{ème} semaine de vie (Guyomarc'h, 1974).

Le répertoire vocal ayant été décrit en détail par Guyomarc'h (Guyomarc'h, 1974 ; Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996) nous présentons ici les deux principaux cris que nous avons étudié : le cri d'appel et le cri de contact.

- Le **cri d'appel** est émis dès l'ouverture de la coquille. Sa forme précoce, aussi désignée sous le terme de « cri juvénile d'isolement », se présente sous la forme d'un cri sifflé de hauteur uniforme (Figure 16A). Au cours de l'ontogenèse, le cri se segmente en doublet, parfois même en triolet, et une modulation de fréquence apparaît. Le cri atteint sa forme définitive entre la 5^{ème} et la 6^{ème} semaine de vie. Il est alors émis sous la forme d'un doublet trillé (Figure 16A). Le cri d'appel est souvent produit en série rythmique d'intensité croissante dans une posture érigée. Son émission est liée à la perte d'informations visuelles familières provenant soit de l'environnement abiotique, soit d'un partenaire social (Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996). Au jeune âge, il se manifeste en réponse à un isolement social ou à un refroidissement. À l'âge adulte, le cri d'appel est émis principalement par les femelles, pour appeler leur partenaire sexuel pendant la reproduction et les jeunes durant la période de maternage.

- Le **cri de contact** est émis dès les premiers jours de vie des cailleteaux. Il peut être décrit comme un gazouillis aigu et présente une structure en forme de chevron (Figure 16B). Au cours des premières semaines de vie, le cri de contact se segmente en deux syllabes (a et

b). Une troisième syllabe (c) apparaît peu de temps après. Cette troisième syllabe se présente tout d’abord comme une émission isolée, pour ensuite s’associer avec les deux premières. La forme définitive (abc) n’apparaît qu’après la mue vocale (Guyomarc’h, 1974). Le cri de contact est émis principalement lorsque les individus sont en contact visuel ou auditif (Guyomarc’h & Guyomarc’h, 1996), aussi bien par les adultes que les jeunes.

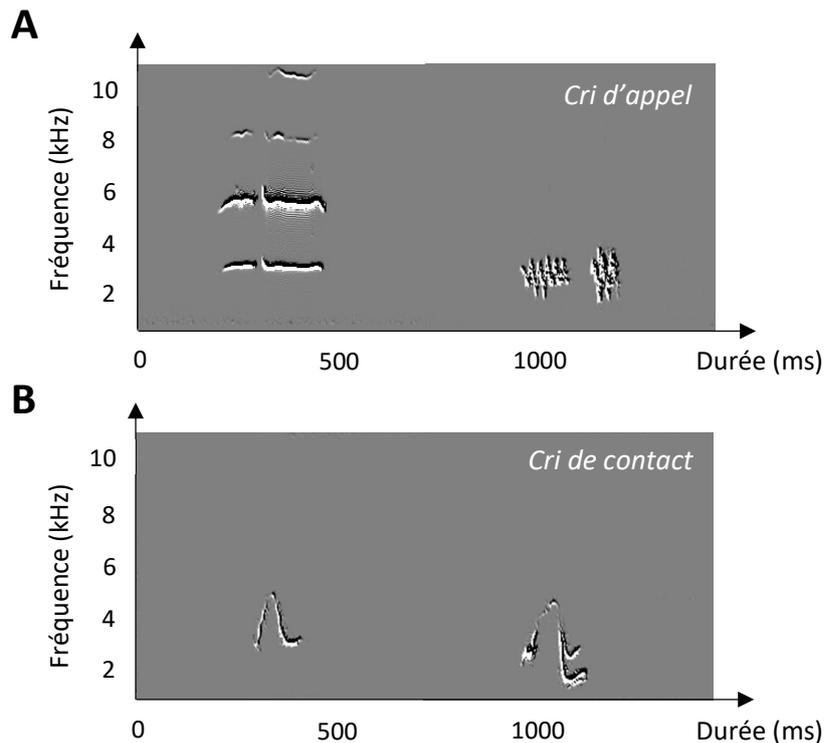


Figure 16. Forme juvénile (à gauche) et adulte (à droite), A) du cri d’appel et B) du cri de contact (voir Annexe 1).

b. Procédure d’enregistrement des vocalisations

Protocole - Des enregistrements quotidiens ont été réalisés durant la période de maternage et après l’émancipation. Chaque jour d’enregistrement, les oiseaux étaient retirés calmement de leur cage de vie et transportés jusqu’à la salle d’enregistrement (190 x 93 x 243 cm) avant d’être placés individuellement dans une cage en bois insonorisée (82 x 61 x 36 cm). Les cailleteaux ont été enregistrés dans cinq contextes expérimentaux différents selon les expérimentations (voir Figure 17).

Lors du chapitre 4, nous avons été amenés à changer la procédure d'enregistrement afin de nous soustraire aux effets des interactions sociales (difficultés d'identification des individus, chevauchements) constatés dans le chapitre 3. Ainsi, nous avons choisi d'exposer les cailleteaux à un miroir, plutôt qu'au cailleteau pair, le reflet du miroir étant perçu comme un congénère chez plusieurs espèces d'oiseaux (Henry et al., 2008).

Le calendrier et la durée des enregistrements, propres à chaque expérimentation, sont détaillés dans les différents chapitres.



Figure 17. Présentation des différents contextes expérimentaux dans lesquels ont été enregistrés les cailleteaux.

Matériel - Les vocalisations des cailles ont été enregistrées à l'aide de microphones omnidirectionnels (AKG C417PP ; réponse fréquentielle 30 Hz à 20 kHz \pm 5 dB) connectés à une interface AudioBox PreSonus 1818VSL (fréquence d'échantillonnage : 44.1 kHz). L'ensemble des enregistrements ont été réalisés avec le logiciel Sound Analysis Pro (SAP) (Tchernichovski et al., 2004).

c. Analyses acoustiques

Sélection et identification des cris - Les vocalisations ont été échantillonnées manuellement en sélectionnant le début et la fin de chaque cri à l'aide du logiciel SAP (Tchernichovski et al., 2004). Les cris ont été classifiés sur la base du répertoire vocal établi par Guyomarc'h (1974), après leur écoute et inspection visuelle des sonagrammes.

Structure acoustique des cris - Après identification des cris échantillonnés, nous avons focalisé nos analyses sur deux vocalisations, les cris d'appel et les cris de contact.

Pour les cris d'appel, le logiciel SAP nous a permis d'extraire automatiquement plusieurs paramètres acoustiques (Tchernichovski et al., 2000) :

- **La durée (ms)** : différence entre le moment de fin et de début du cri ;
- **La modulation de fréquence** : changement de fréquence au cours du temps ;
- **La fréquence moyenne (Hz)** : fréquence moyenne du son ;
- **L'entropie de Wiener** : estimation de la pureté tonale dans le son, mesurée sur une échelle logarithmique de zéro (bruit blanc) à moins l'infini (son pur).

Pour les cris de contact, en plus de la durée obtenue avec SAP, trois paramètres ont été mesurés manuellement sur les sonagrammes :

- **La fréquence maximale (Hz)** : fréquence la plus élevée dans le cri ;
- **La fréquence minimale (Hz)** : fréquence la plus basse dans le cri ;
- **La gamme de fréquence (Hz)** : différence entre la fréquence maximale et la fréquence minimale.

Similarité acoustique des cris de contact - Des indices de similarité intra- et inter-individuels ont été calculés à l'aide du logiciel ANA (Richard, 1991). Ces indices ont été utilisés avec succès chez d'autres espèces (oiseaux : Adret-Hausberger, 1983 ; cétacés : Miller & Bain, 2000 ; primates : Lemasson et al., 2003).

Pour chaque comparaison, le programme compare les sonagrammes de deux cris et recherche automatiquement le meilleur chevauchement basé à la fois sur la fréquence et sur l'amplitude.

Pour une meilleure comparaison, les sonagrammes peuvent être décalés le long de l'axe des temps, de sorte que les points les plus similaires entre les deux vocalisations se trouvent dans la même position. Un score de similarité est ensuite obtenu (Figure 18).

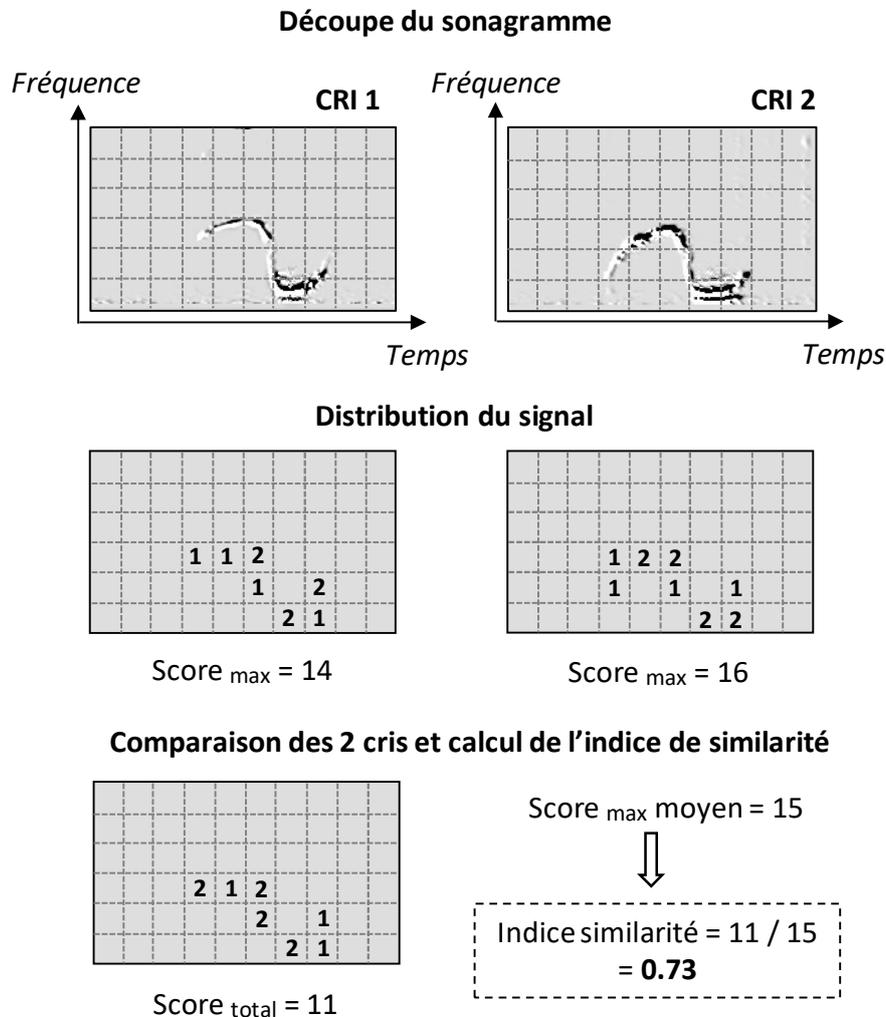


Figure 18. Calcul de l'indice de similarité acoustique. Afin de comparer les cris 1 et 2 (qui correspondent ici à des cris de contact), un quadrillage est tout d'abord superposé sur les sonagrammes. Pour chaque case, va être attribué un score selon la distribution et l'intensité du signal : 2 si le signal occupe plus de 50 % de la case, 1 si le signal occupe moins de 50 % de la case et \emptyset en l'absence de signal. La distribution des deux sonagrammes est ensuite comparée case par case : une valeur de 2 est attribuée lorsque deux cases homologues présentent un même score, une valeur de 1 lorsque les deux scores sont différents et \emptyset en l'absence de recouvrement. Le score total correspond à la somme des points obtenus. Enfin, l'indice de similarité est calculé en divisant le score total par la moyenne des scores maximaux (le score_{max} correspond à une comparaison du cri à lui-même, c'est-à-dire au nombre de cases pour lesquelles un signal a été détecté multiplié par 2). Cette normalisation permet de prendre en compte la durée des cris.

2. Caractérisation des profils émotionnels

Au cours de ce travail, nous avons été amenés à caractériser le profil comportemental des jeunes, et plus particulièrement leur réactivité émotionnelle, afin de tester l'existence d'une relation entre le degré d'émotivité d'un individu et la structure acoustique de ses cris. La réactivité émotionnelle peut être définie comme la prédisposition des individus à manifester des réponses de peur (Jones, 1996) et peut être évaluée à l'aide de plusieurs tests comportementaux. Les tests que nous avons réalisés ont été validés dans de nombreuses études (Forkman et al., 2007) et sont couramment utilisés chez la caille japonaise (e.g. Le Bot et al., 2014 ; Aigueperse et al., 2018).

Immobilité tonique - L'immobilité tonique est un comportement anti-prédateur qui se caractérise par une posture catatonique (Gallup, 1977 ; Jones, 1986) dont la durée est positivement corrélée à l'émotivité de l'individu (Jones, 1986 ; Mills & Faure, 1991). Ce comportement peut être induit en condition expérimentale en maintenant l'oiseau sur le dos dans un support en V, tête penchée vers le sol (Figure 19). L'oiseau était maintenu dans cette position pendant 10 secondes dans une semi-obscurité (Jones, 1986 ; Mills & Faure, 1991). L'induction était réussie si l'oiseau maintenait la position pendant au minimum 10 secondes avant de se relever. Dans le cas contraire, la procédure était répétée, le nombre maximal de tentatives d'induction étant fixé à cinq. Pour chaque oiseau, ont été relevés le nombre d'inductions pour obtenir une immobilité tonique supérieure à 10 secondes et la durée totale de l'immobilité tonique, avec un score maximal de 300 secondes.



Figure 19. Caille en immobilité tonique.

Émergence - Le test d'émergence permet d'évaluer la capacité d'un individu à quitter un environnement restreint et sombre pour rejoindre un environnement plus vaste, lumineux et inconnu. La latence d'émergence est un bon indicateur de la réactivité émotionnelle, les individus les plus peureux ou les plus « timides » ayant des latences plus élevées (Archer, 1973). Ce test implique également une séparation sociale avec les congénères, les comportements exprimés peuvent donc refléter une dimension sociale et/ou émotive.

Le dispositif était constitué d'une petite boîte opaque (19 x 19 x 19 cm) positionnée à l'entrée d'une grande cage en bois (82 x 61 x 36 cm) possédant une paroi vitrée (permettant les observations) et dont le sol avait été recouvert de copeaux de bois. La cage était éclairée par deux spots lumineux, le reste de la pièce était plongée dans l'obscurité.

L'oiseau a d'abord été placé dans la petite boîte pendant une minute, au cours de laquelle la latence du premier cri d'appel ainsi que le nombre total de cris d'appel ont été relevés. La boîte a ensuite été ouverte délicatement et l'individu a alors été libre de rejoindre la grande cage (Figure 20). Les latences d'émergences de la tête et du corps entier ont été relevées, avec une latence maximale de trois minutes à l'issue de laquelle la boîte était refermée et un score de 180 secondes attribué.

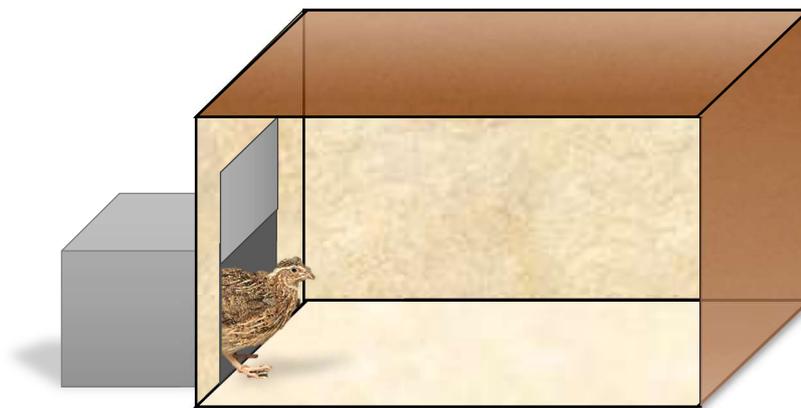


Figure 20. Représentation schématique du dispositif utilisé pour le test de l'émergence. La caille émerge de la boîte de transport pour rejoindre une cage plus vaste. Son comportement peut être observé à travers la paroi vitrée.

Openfield - Le test de l'openfield a d'abord été mis en place pour évaluer la réactivité émotionnelle chez les rongeurs (Archer, 1973 ; Walsh & Cummins, 1976) avant d'être adapté aux oiseaux (Jones, 1977 ; Jones et al., 1982). Il consiste à retirer l'individu de son milieu familial et à l'exposer de manière soudaine à un environnement non familial ouvert. Tout comme le test d'émergence, l'expression des comportements peut refléter une dimension sociale ou émotive (Gallup & Suarez, 1980).

Dans notre étude, l'openfield était une arène octogonale délimitée par des parois blanches (100 cm de diamètre, 60 cm de hauteur, Figure 21). L'oiseau était placé au centre de l'arène maintenue dans l'obscurité. La lumière était ensuite allumée et l'oiseau observé durant cinq minutes. L'ensemble des comportements de locomotion, exploration, maintenance, observation et peur ont été relevés (voir Tableau 1). Les individus avec de faibles niveaux d'activité sont considérés comme les plus émotifs (Faure & Morozeau, 1975 ; Jones, 1977 ; Jones et al., 1982 ; Jones, 1983).

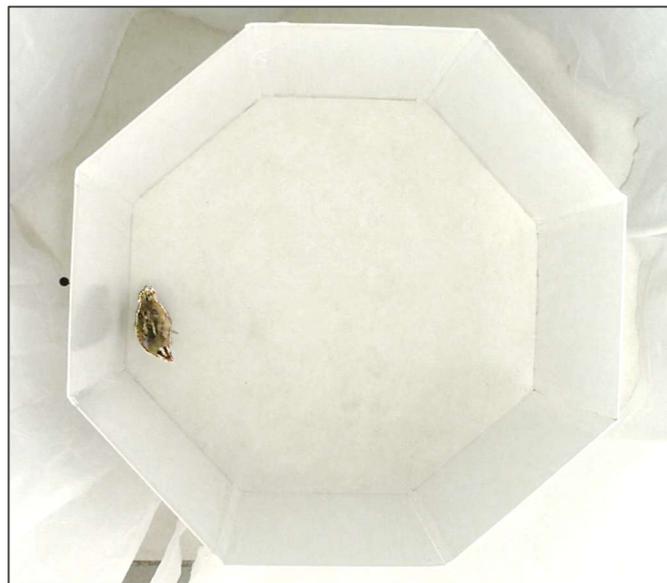


Figure 21. Dispositif de l'openfield (vu du dessus).

3. Suivi morpho-physiologique

Suivi de croissance - Le poids des oiseaux a été mesuré régulièrement tout au long des expérimentations (balance Precia Molen, d = 0.1 g). Les jeunes ont été pesés dès leur sortie de l'œuf puis de manière régulière jusqu'à l'âge de 1 mois.

Sex-ratio - Le sexe des jeunes ne pouvant être déterminé à l'éclosion, les paires de cailleaux ont été constituées aléatoirement. Le sex-ratio a été calculé aux alentours de la 4^{ème} semaine de vie après apparition du dimorphisme sexuel au niveau du plumage.

IV. PARADIGME EXPÉRIMENTAL

Au cours de ce projet nous avons réalisé trois expérimentations :

- **Chapitre 3 - Influence de l'expérience sociale précoce avec la mère :** comparaison du développement vocal de jeunes maternés et non maternés durant les premiers jours de vie.
- **Chapitre 4 - Influences maternelles périnatales :** comparaison du développement vocal de jeunes exposés ou non au roucoulement maternel durant les derniers jours d'incubation, et élevés en présence ou non d'une mère adoptive durant les premiers jours de vie.
- **Chapitre 5 - Interactions vocales mère-jeune :** caractérisation des échanges vocaux mère-jeune durant la période du maternage, en présence d'une mère expérimentée ou non-expérimentée.

Chaque expérience a suivi trois étapes clés : 1) l'incubation et l'éclosion des jeunes, 2) l'induction du comportement maternel et 3) l'étude du développement vocal. Des observations comportementales, des tests éthologiques et des mesures physiologiques ont également été réalisés selon les expériences. Les lots, les effectifs des jeunes ainsi que la procédure appliquée sont présentés dans le Tableau 2.

Tableau 2. Présentation des expériences réalisées au cours du projet de thèse. La problématique, les lots, les effectifs des jeunes et les procédures y sont détaillés.

Chapitre	Expérience	Problématique	Lot	Effectif	Procédure
3	POST	Présence de la mère au jeune âge	M	30	
			NM	30	
4	PRÉ-POST	Exposition prénatale au roucoulement maternel et présence maternelle au jeune âge	M-S	16	 
			NM-S	22	
			M-NS	14	
			NM-NS	20	
5	MÈRE-JEUNE	Caractérisation des interactions vocales mère-jeune	Exp	18	 
			NExp	10	

 Enregistrements des vocalisations ;  Tests d'émotivité ;  Observations comportementales
M : Materné ; **NM** : Non-materné ; **S** : Stimulé ; **NS** : Non-stimulé ; **Exp** : Expérimenté ; **NExp** : Non-expérimenté.

CHAPITRE 3

Influence de la présence maternelle au jeune âge

Synthèse du chapitre 3



La présence de la mère durant les premiers jours de vie peut-elle influencer le développement vocal des jeunes ?

CONTEXTE

Chez la caille japonaise, l'influence de la mère au cours des premiers jours de vie a déjà été rapportée sur de nombreux traits comportementaux, tels que l'émotivité, la motivation sociale ou encore la mise en place des rythmes biologiques. Dans cette étude, nous avons exploré l'influence de la mère sur le développement vocal des jeunes.

MÉTHODE

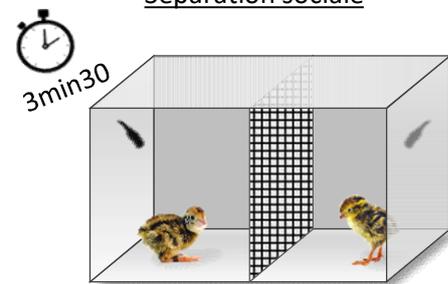
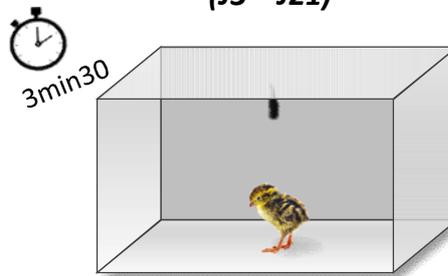
1 Conditions de vie postnatales



vs.



2 Enregistrement vocal (J3 – J21)



3 Analyses acoustiques



Cri d'appel
($n = 27\ 464$)



Cri de contact
($n = 1\ 336$)

RÉSULTATS

- L'expérience sociale précoce avec la mère influence le développement vocal des cailleaux.
- La structure acoustique des cris d'appel et des cris de contact diffère entre les jeunes maternés et les jeunes non-maternés.
- Ces différences s'observent durant la période de maternage, mais aussi durant la semaine d'émancipation.
- La similarité acoustique est plus élevée au sein des paires de cailleaux d'une même cage qu'entre cailleaux de cages différentes, et ceci de manière indépendante aux conditions de vie postnatales.

CONCLUSION

Notre étude démontre l'existence d'une influence sociale sur le développement vocal d'une espèce qualifiée de non-apprenante. Les différences de structures vocales observées entre les deux groupes pourraient résulter des influences maternelles sur le phénotype comportemental des jeunes (croissance, émotivité). Les interactions vocales entre la mère et ses jeunes pourraient également orienter leur développement vocal via des processus d'imitation ou de feedback vocal.

Chapitre 3

Maternal presence influences vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*)

Lucie DESMEDT¹, Isabelle GEORGE¹, Aïcha MOHAMED BENKADA¹, Maxime HERVÉ², Thierry AUBIN³, Sébastien DERÉGNAUCOURT^{4,5}, Sophie LUMINEAU¹

¹ Université Rennes, Université Normandie, CNRS, Laboratoire d'Éthologie Animale et Humaine - UMR 6552, Rennes, France

² Université Rennes, INRA, Institut de Génétique, Environnement et Protection des Plantes - UMR-A 1349, Rennes, France

³ Université Paris Sud, Institut des Neurosciences Paris-Saclay - UMR 9197, Orsay, France

⁴ Université Paris Lumières, Université Paris Nanterre, Laboratoire Éthologie Cognition Développement - EA 3456, Nanterre, France

⁵ Institut Universitaire de France, Paris, France

ABSTRACT

Social influences on vocal development of young birds have been widely studied in oscine songbirds who learn to sing by vocal imitation of conspecifics, mainly male adults. In contrast, vocal development of non-vocal learners such as *Galliformes* is considered as being under strong genetic influence and independent of the social environment. In this study, we investigated the role of the mother on the vocal development of young Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). We compared the vocal development of mothered and non-mothered chicks during the first 21 days of life. We analysed the structural changes of two vocalisations: a) the rally call, emitted during long distance communication and in stressful situations, b) the contact call, emitted during short distance communication when chicks are in visual and/or auditory contact with congeners. We showed that temporal and spectral structures of the two types of calls changed during development and differed between mothered and non-mothered chicks. These results demonstrate that maternal presence influences the vocal development of the young in the Japanese quail. Even if the adaptive value of such changes is difficult to assess, these results highlight that plasticity of vocalisations in species considered as non-vocal learners has been underestimated.

Keywords: mother, vocal learning, vocalisations, precocial bird

INTRODUCTION

Vocal learning is the ability to imitate sounds from the acoustic environment. This prerequisite to language development in humans is a rare trait in the animal kingdom. In birds, it has been described in oscine songbirds, parrots and hummingbirds (Baptista & Petrinovich, 1984; Thorpe, 1958). For example, in several species of oscine songbirds, young individuals learn to sing by imitating conspecifics, mainly adults. An absence of auditory models leads to the production of impoverished or abnormal songs (*Passeriformes*: Marler, Mundinger, Waser, & Lutjen, 1972; Price, 1979; *Psittaciformes*: Brittan-Powell, Dooling, & Farabaugh, 1997; *Apodiformes*: Jarvis, 2004).

In the so-called non-vocal learner bird species, experiments of auditory deprivation showed little or no effects on the ontogeny of vocalisations (*Galliformes*: Konishi, 1963; *Columbiformes*: Nottebohm & Nottebohm, 1971; *Passeriformes*: Kroodsma & Konishi, 1991). This led to the conclusion that vocalisations of non-vocal learners are under strong genetic influence.

However, several studies have reported vocal changes in both juvenile and adult birds of non-vocal learner species. In adults, temporal and spectral variations in calls' structure has been observed in the male loons *Gavia immer* after a change of territory (*Gaviiformes*: Walcott, Mager, & Piper, 2006), and across seasons in the Gray Partridge *Perdix perdix* (*Galliformes*: Rotella & Ratti, 1988). Vocal changes during vocal development have also been described in the Pied avocet *Recurvirostra avosetta* (*Charadriiformes*: Adret, 2012), the Japanese quail *Coturnix coturnix japonica* (*Galliformes*: Derégnaucourt, Saar, & Gahr, 2009; Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996), the Collared dove *Streptopelia Decaocto* (*Columbiformes*: Ballintijn & Ten Cate, 1997) and the Grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps* (*Gruiformes*: Budde, 2001). To our knowledge, no study has explored the social influences on vocal development in young birds of a non-vocal learner species. However, it has recently demonstrated that the vocalisations of marmoset infants (*Callithrix jacchus*), non-human primates traditionally considered as non-vocal learner species, are sensitive to parental feedback (Takahashi et al., 2015).

Many studies based on a maternal deprivation paradigm in quails have already highlighted the non-genetic role of the mother on the young's social motivation (Bertin & Richard-Yris, 2005), emotivity (Pittet, Le Bot, Houdelier, Richard-Yris, & Lumineau, 2013), spatial skills (de Margerie et al., 2013) and rhythmicity (Formanek, Richard-Yris, Houdelier, & Lumineau, 2009). In our study, we did not examine vocal similarity between mother and chicks, but we aim to explore the maternal influences on vocal development in chicks of the Japanese quail, a species traditionally considered as a non-vocal learner. In this species, parental care after laying is exclusively carried out by the mother over a relatively short period of time (Orcutt & Orcutt, 1976). Maternal behaviour can be easily induced via an adoption procedure, avoiding genetic influences (Richard-Yris, Michel, & Bertin, 2005). Given the behavioural plasticity of chicks, we thus expected to find maternal influences on vocal development too. We also tested the possible existence of a horizontal transmission of vocalizations between chicks raised in a same pair. Indeed, young could influence each other regardless of the presence or the absence of the mother. In order to test this hypothesis, we explored chicks' acoustic similarity.

MATERIALS & METHODS

Ethical note

All experiments were approved by the departmental direction of veterinary services (Ille-et-Vilaine, France, permit number 005283) and were performed in accordance with the European Communities Council Directive of 22th September 2010 (2010/63/EU). The breeding procedure was approved by the regional ethics committee (agreement number: R-2011-SLU-02).

Subjects and maintenance condition

The birds (adults and chicks) used in this study were Japanese quail (*Coturnix c. japonica*) of a broiler line. They were provided by an industrial farm (Les cailles de Chanteloup, Corps-Nuds, France).

Three weeks before the start of the experiment, 20 adult females (4.5 months old) were placed in individual metal cages (52 x 40 x 35 cm) equipped with a feeder and a drinking trough. Opaque walls prevented any visual contact between individuals.

The chicks came from eggs artificially incubated (Brinsea, OVA-Easy Advance Series II) in the laboratory during 17 days. After hatching, chicks were weighed and identified with a coloured and numbered ring on each leg. Then, groups of 20 individuals were placed in large cages (94 x 46 x 30 cm) equipped with a heater ($37 \pm 1^\circ\text{C}$), a feeder and a drinking trough. On the evening of the hatching day (D1), chicks were moved in a mothering room and randomly assigned to an experimental group: mothered (M-group) or non-mothered (NM-group). The mothered chicks (20 pairs) were raised by an adoptive mother, while the non-mothered chicks (15 pairs) were kept with a heating lamp. The chicks within each pair were not genetically related.

All the birds were in the same room, but pairs of chicks could not see each other. Food and water were provided *ad libitum* throughout the duration of the experiment. The mothering room was kept at $22 \pm 1^\circ\text{C}$, with LD 10:14 cycle.

As quail chicks cannot be sexed by visual inspection before they are four weeks old (Baer, Lansford, & Cheng, 2015), chicks were randomly attributed to one of each group without knowing their sex. Sex was determined after the end of the experiment when the birds were 4 weeks old. However, the sex ratio did not differ between the mothered (10 females and 20 males) and the non-mothered (17 females and 13 males) group (Chi-square test: $X^2 = 2.42$, $df = 1$, $P = 0.12$).

The mothered and the non-mothered chicks' growth (body mass) differed during development (LMM Wald test, *groups x days*: $X^2 = 6.0146$, $df = 1$, $P = 0.01419$), with faster growth for the non-mothered chicks (Means and standard errors are presented in Table. S1). This result is in agreement with previous studies (Pittet et al., 2013).

Experimental procedure

Maternal induction

The procedure used in this study was previously described and has demonstrated that tactile and vocal stimulations between the female and the young at night favour the emergence of maternal behaviour (Richard-Yris et al., 2005).

Three days before the induction of the maternal behaviour, a rearing box (19 × 19 × 19 cm) was introduced in every cage of the mothering room. On the day of hatching, each female was locked in the rearing box one hour before the end of the photoperiod. Two one-day old chicks were then placed with each female and stayed there overnight. The chicks of the non-mothered group were also placed in pairs in a rearing box equipped with a heating lamp.

The boxes were opened the next morning to check the expression of maternal behaviour by females. Mothers with rejection or aggressive behaviours toward the chicks ($n = 5$) were excluded from the study. After exclusion, mothered and non-mothered groups were both composed of 30 chicks.

Mothers and heating lamps were removed from the cages on the evening of the 11th day, at the age at which the chicks disperse in the wild (Mills, Crawford, Domjan, & Faure, 1997; Orcutt & Orcutt, 1976). Pairs of chicks stayed in their respective cages until the end of the experiment (D21).

Recording of vocalisations

The vocalisations of the chicks were recorded every day between D3 and D21 of life. Due to a technical problem, the vocalisations of D9 were not recorded.

Each day of recording, 2 chicks of the same pair were removed carefully from their life cage, transported together to the recording room, and placed individually in a wooden cage (82 x 61 x 36 cm). The cages were placed in 2 sound-attenuating rooms (190 x 93 x 243 cm).

After 3.5 min of recording in social isolation, the two chicks were brought together in a third empty cage (90 x 48 x 53 cm), also placed in a sound-attenuating room. The two chicks were placed on opposite side of the cage. Two wire separations (43 x 27 cm, separated by 17

cm) prevented tactile contacts between them, while allowing visual and vocal interactions. This separation allowed us to then distinguish the calls emitted by the 2 chicks. The vocal interactions during this stage were recorded for 3.5 minutes. The chicks were then brought back together in their life cage. These two experimental situations made it possible to record two types of vocalisations, rally calls and contacts calls. The order in which every pair of chicks was recorded was randomised each day.

Vocalisations were recorded using the Sound Analysis Pro (SAP) software (Tchernichovski, Lints, Derégnaucourt, Cimenser, & Mitra, 2004). The program was run on a PC equipped with an AudioBox PreSonus 1818VSL interface (sampling frequency: 44.1 kHz) connected with omnidirectional microphones (AKG C417PP, frequency response 30 Hz – 20 kHz \pm 5dB). One microphone was positioned in the centre of the cage used for the social isolation phase (at 30 cm from the floor) and two microphones were positioned on each side of the cage used for the reunion phase (at 16 cm from the floor).

Sound analysis

Acoustic analyses were made with SAP signal processing software (Tchernichovski et al., 2004), and the similarity analyses with the ANA software (Richard, 1991).

Calls structure

Good quality calls (no overlapping with noise due to the bird movements in the cage or with calls from the other chick during the reunion phase) were selected by visual inspection of spectrograms.

During the isolation phase, we sampled the first thirty vocalisations emitted by each individual for each day of recording. After an auditory and visual inspection of the spectrogram, each vocalisation was classified according to already published descriptions of the vocal repertoire of the Japanese quail (Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996). We focused our analysis on the rally calls (Fig. 1A), which are vocalisations of strong social value and further emitted by chicks when losing visual contacts with conspecifics. Rally calls represented 90 % of the sampled calls (sampled calls, $n = 30,276$; rally calls, $n = 27,464$).

For the reunion phase, we focused our analysis on contact calls, one of the main vocalisations expressed during social interactions (Fig. 1B). Calls from the microphone on the left side of the cage ($n = 1\,336$ calls) were manually selected from a visual inspection of the spectrogram to define the beginning to the end of each call. A routine on Matlab was then used to automatically sample the same calls in the recordings coming from the microphone placed on the right side of the cage. By comparing the amplitude of the sampled calls on the two channels, each vocalisation could be attributed to one of the individual chicks.

We used the SAP software to extract automatically the duration, the mean frequency, the Wiener entropy and the frequency modulation (FM) of the rally calls. For the contact calls, the maximal frequency and the minimal frequency were measured by clicking on the sonogram using SAP. These values were used to measure the frequency bandwidth (see Table. 1 for parameters detail).

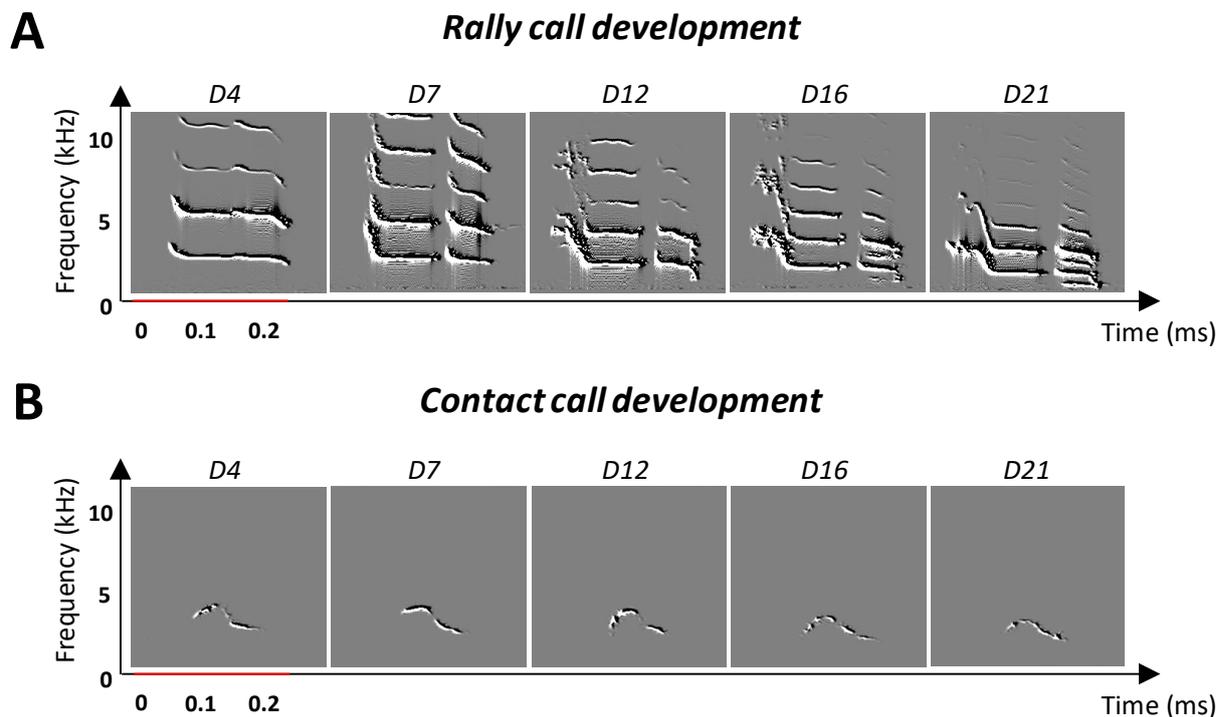


Figure 1. Vocal development on different days of the rally call (A) and the contact call (B) of a mothered chick.

Table 1. Description of the acoustic parameters used to compare the vocal development of mothered and non-mothered chicks.

Acoustic parameters	Description	Rally calls	Contact calls
Duration (ms)	Time from the beginning to the end of the call	✓	✓
Frequency modulation	Mean slope of the call frequency	✓	
Mean frequency (Hz)	Center of power distribution	✓	
Wiener entropy	Spectral flatness based on the ratio of geometric mean to arithmetic mean of the spectrum	✓	
Maximum frequency (Hz)	The highest frequency value in the call		✓
Frequency bandwidth (Hz)	Difference between the maximum and the minimum frequency		✓

Similarity analyses

In order to explore the influence of maternal deprivation on the intra-pair (chicks raised in the same life cage) and inter-pair (chicks raised in different life cage, but of the same group M or NM) acoustic similarity, one contact call was selected randomly for each chick and each day from D3 to D21. A total of 381 contact calls were used for this analysis. Nevertheless, for some individuals we have not always been able to select a call per day because no contact calls were emitted during the recording.

We used a similarity index that has been used successfully in other species (birds: Adret-Hausberger, 1983; cetaceans: Miller & Bain, 2000; primates: Lemasson, Gautier, & Hausberger, 2003), using ANA software (Richard, 1991). For each pairwise comparison, the program compared the frequency contour of the sonograms and automatically looked for the best superposition along the frequency and duration axes providing a ratio of “overlap” between both contours.

Thus, for each day of development and each chicks, we calculated an intra-pair similarity index and an inter-pair similarity index. Inter-pair similarity index corresponded to the average of inter-pair values obtained between individuals of the same sex and raised in the same pair composition (pair of same-sex chicks or not). For example, for a mothered male raised in a mixed pair (with a female), we calculated the average of similarity index obtained between

this male and all the other mothered males raised in a mixed pair. This approach made it possible to obtain inter-pair similarity indices independent of sex effects.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the software R v.3.5.1 (R Core Team, 2016).

To test the influence of mothering on the acoustic parameters of chicks' calls we used Wald tests applied on a linear mixed model (functions *lmer* from package *lme4* Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2014 and *Anova()* from package *car* Fox & Weisberg, 2010). When the residuals did not respect the conditions of application of the model, data were transformed with the square root function. The fixed factors were the experimental group (mothered or non-mothered), the day of recording (from D3 to D21; with scale function of R) and the sex of the individual. The random factors were birds and pairs identity, and the pair composition.

We analysed the similarity scores using Wald tests applied on a generalised linear mixed model with a logit link and a binomial distribution (functions *glmmPQL* from package *MASS* Ripley et al., 2018 and *Anova()* as above). Fixed effects included experimental groups (mothered or non-mothered), the day of recording (from D3 to D21), the sex of the individual and the comparison level (intra- or inter-pair). Bird's identity and the pair composition were included as random factors.

All models included second-order interaction terms. The model estimates are presented in Table. S2, and the slopes estimates in Table. S3. The threshold of significance was 0.05.

RESULTS

Developmental changes of rally calls

Both temporal and frequency parameters of rally calls changed significantly during development. We observed a decrease of call duration and mean frequency with time, and an increase of frequency modulation and Wiener entropy, for both mothered and non-mothered chicks (Fig. 2; Table. 2, LMM: *postnatal day*).

We observed significant developmental differences between mothered and non-mothered chicks for the four acoustic parameters (Table. 2, LMM: *group*postnatal day*). Overall, the development of the rally calls was faster in the mothered chicks than in the non-mothered ones (Table. S3, steeper slopes for the 4 acoustic parameters; Table. 2, LMM: *group*postnatal day*). The differences between rally calls' structure of mothered and non-mothered chicks were not the same during and after the mothering period. During the mothering period (first eleven days of life), the mothered chicks produced higher-pitched calls with a lower Wiener entropy (Fig. 2C and 2D). After mothering ended, differences in mean frequency disappeared but mothered chicks emitted shorter calls, with a higher FM and Wiener entropy (Fig. 2A, 2B and 2D).

We also observed differences between females and males (Fig. S1; Table. 2, LMM: *sex*postnatal day* and *sex*), independently of the experimental group (Table. 2, LMM: *group*sex*). Females produced rally calls with a higher FM and a higher mean frequency than males' calls. Moreover, whereas the call duration of females increased along development, the duration of males' calls decreased. Females' calls also showed a slower decrease for the mean frequency (Table. S3).

Developmental changes of contact calls

The acoustic structure of contact calls also changed significantly during development, with an overall decrease in duration, in maximum frequency and in frequency bandwidth (Table. 2, LMM: *postnatal day*).

We observed significant developmental differences between mothered and non-mothered chicks (Table. 2, LMM: *group*postnatal day*). During the mothering period, the two groups differed in frequency bandwidth and maximum frequency (Fig. 3B and 3C). Mothered chicks produced contact calls with a lower maximal frequency and a narrower frequency bandwidth than the non-mothered chicks (Table. 2, LMM: *group*postnatal day*). After separation (D12), only the duration differed between the two groups, with shorter contact calls in mothered chicks (Fig. 3A).

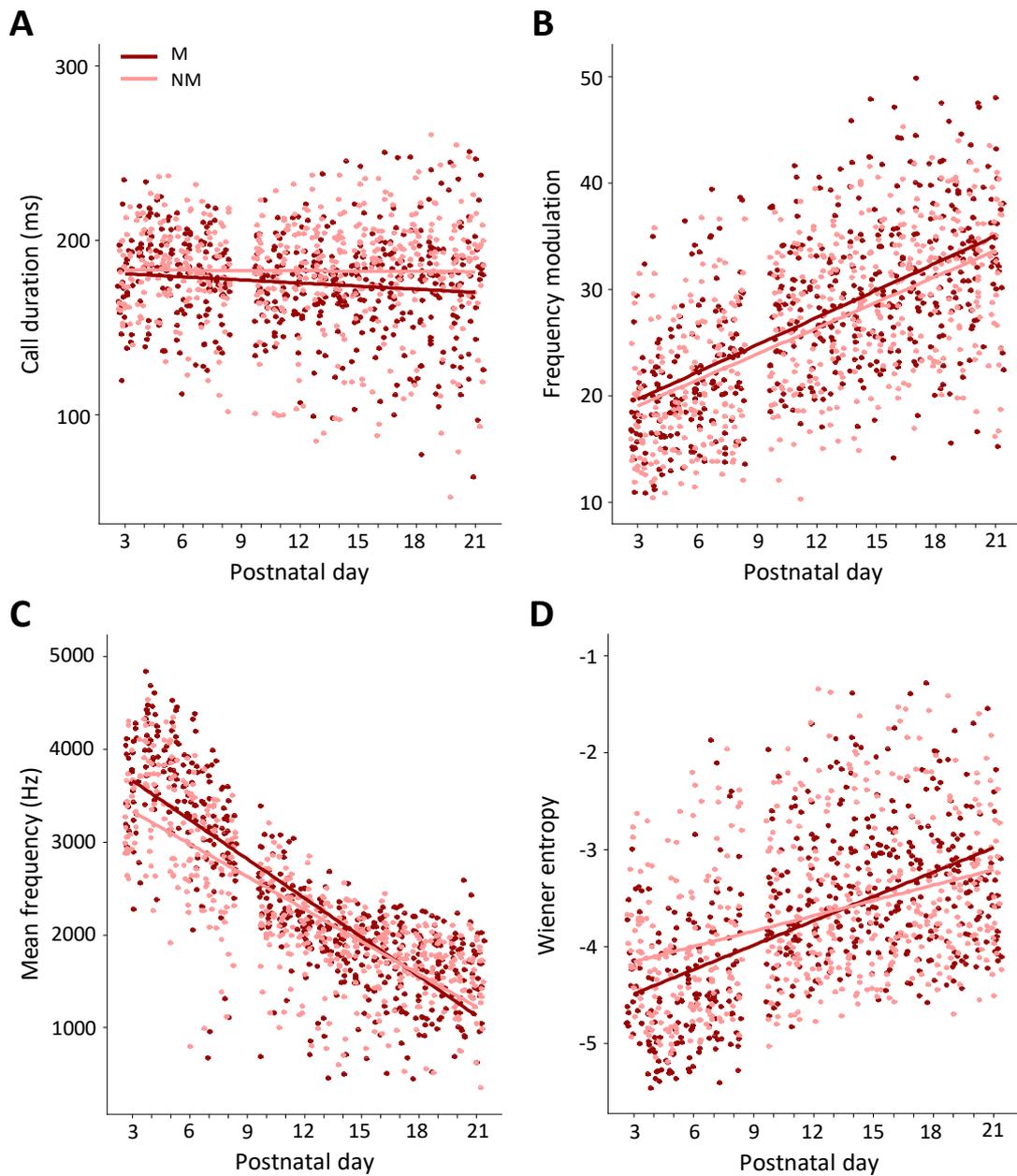


Figure 2. (A-D) Acoustic changes of rally calls along the development of mothered (M) and non-mothered (NM) chicks, from postnatal day 3 to postnatal day 21. (A) Call duration (ms); (B) Frequency Modulation; (C) Mean frequency (Hz); (D) Wiener Entropy. Dots represent individual means for each day. Trend curves are linear regressions.

Overall, mothered chicks' calls showed a faster development of the temporal parameters (Table. S3, steeper slope) and a slower development of frequency parameters (Table. S3, lower slope) than non-mothered chicks' calls (Table. 2, LMM: *group*postnatal day*).

We found differences in the development of females' and males' contact calls (Fig. S2; Table. 2, LMM: *sex*postnatal day*), independently of the experimental group (Table. 2, LMM: *group*sex*). Frequency parameters and call duration decreased slower in females than in males (Table. S3).

Acoustic similarity between contact calls of chicks' pairs

There was no interaction between the experimental group and the age (Table. 2, GLMM: *group*postnatal day*) and between the experimental group and the comparison level (inter- and intra-similarity; Table. 2, GLMM: *group*comparison level*). We did not find any effect of mothering on vocal similarity (Table. 2, GLMM: *group*).

However, there was a significant difference between inter- and intra- pair similarity with the stage of development (Table. 2, GLMM: *comparison level*postnatal day*). Intra-pair similarity was always greater than inter-pair similarity but it decreased along development whereas inter-pair similarity remained stable (Fig. 3D; Table. S3).

The sex of the chicks also had an influence on the changes in the similarity index with development (Fig. S2; Table. 2, GLMM: *sex*postnatal day*). There was a decrease in the similarity index of the males while the similarity index of females remained stable (Table. S3). Sex did not interact with the experimental group (Table. 2, GLMM: *group*sex*), nor with the comparison level (Table. 2, GLMM: *comparison level*sex*).

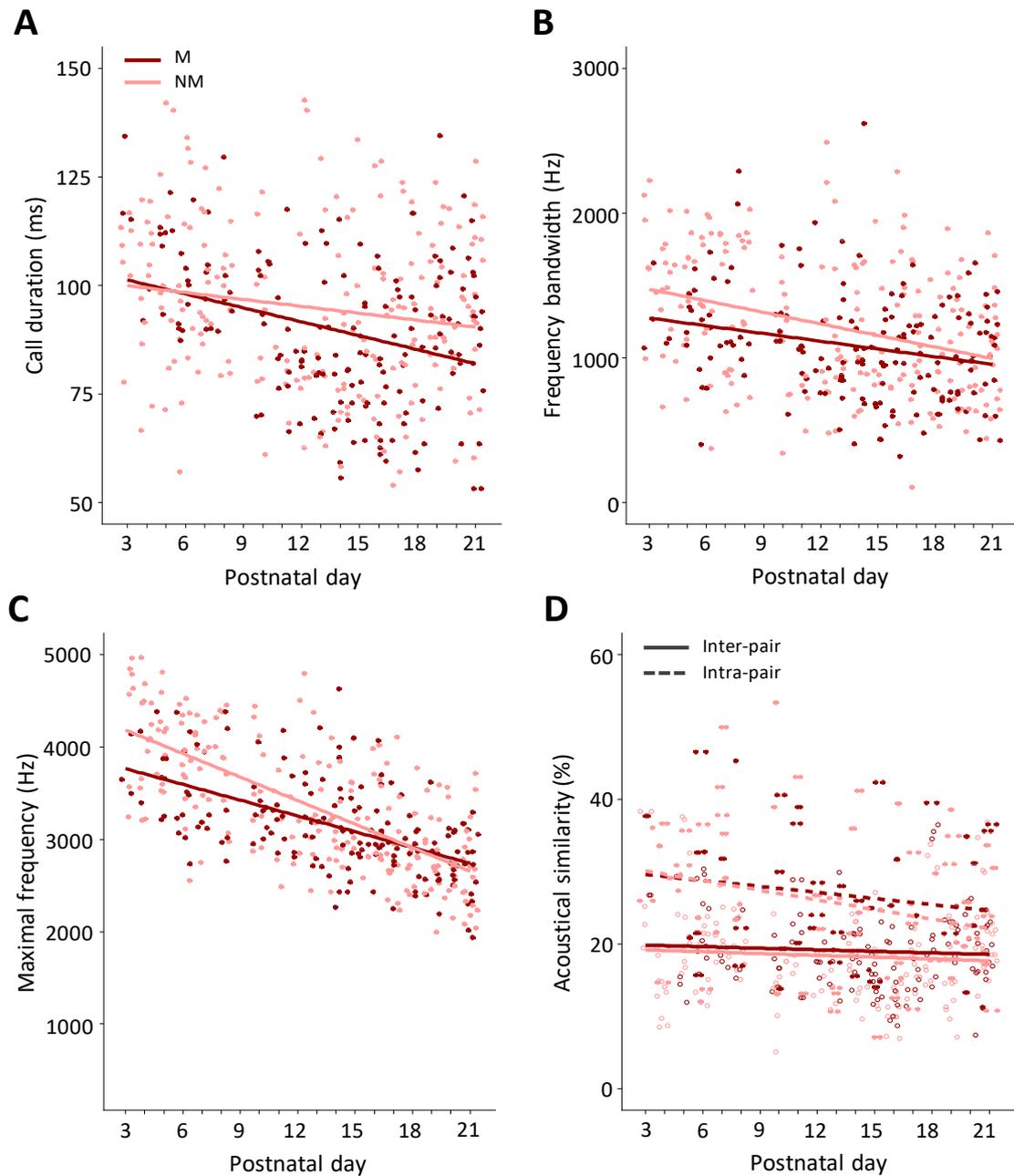


Figure 3. (A-C) Acoustic changes of contact calls during the development of mothered (M) and non-mothered (NM) chicks, from postnatal day 3 to postnatal day 21. (A) Call duration (ms); (B) Frequency bandwidth (Hz); (C) Maximal frequency (Hz). Dots represent individual means for each day. (D) Developmental changes of the percentage of intra- (dotted lines, filled dots) and inter-pair (full lines, open dots) acoustical similarity. Trend curves are linear regressions.

Table 2. Statistical analysis of developmental changes for rally calls and contact calls.

Rally calls												
Explanatory variables	Call duration			Frequency modulation			Mean frequency			Wiener entropy		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Group	2.37	1	0.12	2.06	1	0.15	2.46	1	0.12	0.37	1	0.54
Sex	0.67	1	0.41	5.82	1	0.02	5.75	1	0.02	1.40	1	0.24
Postnatal day	23.65	1	< 0.0001	10835.47	1	< 0.0001	28658.25	1	< 0.0001	4035.48	1	< 0.0001
Group*Postnatal day	27.68	1	< 0.0001	20.04	1	< 0.0001	88.24	1	< 0.0001	159.55	1	< 0.0001
Sex*Postnatal day	93.84	1	< 0.0001	0.14	1	0.71	72.75	1	< 0.0001	3.07	1	0.08
Group*Sex	0.07	1	0.79	0.14	1	0.71	0.05	1	0.82	0.04	1	0.83
Contact calls												
Explanatory variables	Call duration			Frequency bandwidth			Maximal frequency			Acoustical similarity		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Group	1.27	1	0.26	2.15	1	0.14	0.24	1	0.62	2.03	1	0.15
Sex	2.85	1	0.09	3.28	1	0.07	0.08	1	0.77	1.35	1	0.24
Postnatal day	23.28	1	< 0.0001	51.42	1	< 0.0001	956.45	1	< 0.0001	14.92	1	0.0001
Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	114.11	1	< 0.0001
Group*Postnatal day	12.53	1	0.0004	5.86	1	0.02	14.27	1	0.0002	1.91	1	0.17
Sex*Postnatal day	4.47	1	0.04	15.67	1	< 0.0001	6.72	1	0.01	7.47	1	0.006
Group*Sex	0.31	1	0.58	0.40	1	0.52	1.17	1	0.28	0.45	1	0.50
Comparison level*Postnatal day	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.79	1	0.02
Group*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.20	1	0.65
Sex*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.37	1	0.54

Significant results (linear models, $p < 0.05$) are in bold. (-) for factors not included in the statistical model.

DISCUSSION

Our results highlight the role of social interactions on the vocal development of Japanese quails. The differences in acoustic structures observed between mothered and non-mothered chicks demonstrate that the presence of the mother influences the vocal development of its young. This finding challenges the idea that in birds traditionally classified as non-vocal learners, vocal development of young is independent of the auditory and social environments.

It is very likely that the mother induced vocal changes through both short and long-term influences on the behavioural phenotype of her young. In Japanese quail, mothered birds are more sensitive to social separation at young age (Bertin & Richard-Yris, 2005) and adulthood (Pittet et al., 2013). Thus, the context of social isolation in our study may have led to an increased level of stress in mothered chicks. Since stressful situations have been shown to be accompanied by spectral changes in calls of many mammals (Briefer, 2012; Zhang & Ghazanfar, 2016) and more recently in a bird species (Perez et al., 2012), an increased level of stress may explain the production of rally calls higher in frequency and with a lower Wiener Entropy in mothered chicks during the mothering period. In *Galliform* species, social isolation is accompanied by the production of rally calls (Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996) but our study is the first one to explore the existence of structural variations in these calls in response to a stressful situation. Vocal changes related to emotional states may be due to physiological changes or the release of hormones such as glucocorticoids (Perez et al., 2016; Riters, 2012). Other hormones such as testosterone have also been shown to influence the vocalisation pattern in *Galliformes* (Beani, Lupo, Dessi-Fulgheri, Briganti, & Campanella, 2000; Marler, Kreith, & Willis, 1962).

The emotional and motivational state of the birds during the reunion phase is more complex to explain. Indeed, the impossibility of any physical contact between the two chicks might have induced a state of frustration or emotional confusion. Previous studies have shown that motherless chicks are less socially motivated and more aggressive (Bertin & Richard-Yris, 2005). Thus, in our study, production of high-frequency calls by non-mothered chicks could be associated with a higher emotional state (higher level of stress) following in the same way the structural motivational code conceptualised by Morton (Morton, 1982) for bird vocalisations. Indeed, if, for the non-mothered chicks, the reunion was complete (because they met their

unique life partner), for the mothered chicks it was partial only because they met their same-age congener but not their mother. Maybe in the case of a complete reunion, mothered chicks would produce high-frequency calls. Moreover, in addition to the acute context-related stress during recordings, maternal deprivation may have created a chronic stress that influenced the developmental trajectory of non-mothered chicks' vocalisations. Additional experiments including video recordings and physiological measurements would be required to document the influence of the emotional state on the acoustic structure of quail's vocalisations.

The mother, by her presence, could also influence the growth of her chicks, and thus the maturation of their vocal apparatus. Several studies have demonstrated a negative correlation between body size and vocal frequency (e.g. Chabert et al., 2015; Patel, Mulder, & Cardoso, 2010). In our study, we found that the mothered chicks had slower growth than the non-mothered chicks. These results could explain the production of higher-frequency calls at the beginning of the development in the mothered chicks. However, since the mothered chicks produced lower-frequency contact calls, the contact calls' structure does not seem to support this hypothesis. A thorough monitoring of the growth during chick development would be necessary to test whether some vocal changes could correlate with differences in body mass or size.

Vocal differences observed in our study, between mothered and non-mothered chicks, may have a functional aspect. Vocalisations can transmit information about the needs of young (Klenova, 2015; Leonard & Horn, 2001) and they can affect maternal responses accordingly (Chabert et al., 2015; Perez et al., 2016). Vocalisations of the mothered chicks are likely to be better adapted to the mother-young interactions than those of the non-mothered chicks but playback experiments would be required to validate this hypothesis.

The mother could also influence the vocal development of her young through imitation like in songbirds. Young oscines learn their songs by memorising and imitating those produced by conspecific adults (Brainard & Doupe, 2002). Social isolation leads to the production of abnormal songs in several oscine species (Chaiken, Gentner, & Hulse, 1997; Price, 1979). A comparative analysis of the maternal and the juvenile vocalisations could be made to test this hypothesis.

Our results also suggest that a potential imitation could occur horizontally between the two chicks, in both the mothered and the non-mothered groups. Indeed, the acoustic similarity index showed a greater intra-pair similarity compared to the inter-pair similarity, regardless of the presence or absence of the mother. Chicks from the same pair may have stimulated and imitated each other. In songbirds like European starlings and zebra finches, young influence each other either in the absence or in presence of a conspecific adult (Chaiken et al., 1997; Derégnaucourt & Gahr, 2013; Poirier et al., 2004; Volman & Khanna, 1995). The decrease in intra-pair acoustical similarity during development may reflect an individualisation of contact calls after separation from the mother.

In conclusion, our study shows, for the first time, non-genetic maternal influences on vocal development in the Japanese quail, a bird species with a vocal repertoire composed of different calls whose structure has been considered for a long time to be insensitive to social influences. In line with recent research on vocal development in non-human primates (Lemasson, Ouattara, Petit, & Zuberbühler, 2011; Takahashi et al., 2015), our study is a strong invitation to revisit the traditional dichotomy between vocal learners and non-vocal learners species.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Emmanuel De Margerie for his contribution in writing the Matlab routine and we would like to thank Céline Nicolle for the animal care.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Data related to this paper are available from the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.8241326.v1>.

REFERENCES

- Adret, P.** (2012). Call development in captive-reared Pied Avocets, *Recurvirostra avosetta*. *Journal of Ornithology*, 153(2), 535–546. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0774-2>
- Adret-Hausberger, M.** (1983). Variations dialectales des sifflements de l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) sédentaire en Bretagne. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 62(1), 55–71. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1983.tb02141.x>
- Baer, J., Lansford, R., & Cheng, K.** (2015). Chapter 22 - Japanese Quail as a Laboratory Animal Model. In *Laboratory Animal Medicine: Third Edition* (pp. 1087–1108). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409527-4.00022-5>
- Ballintijn, M. R., & Ten Cate, C.** (1997). Vocal Development and Its Differentiation in a Non-Songbird: the Collared Dove (*Streptopelia Decaocto*). *Behaviour*, 134(7), 595–621. <https://doi.org/10.1163/156853997X00548>
- Baptista, L. F., & Petrinovich, L.** (1984). Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, 32(1), 172–181. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80335-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80335-8)
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S.** (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. Retrieved from <http://arxiv.org/abs/1406.5823>
- Beani, L., Lupo, C., Dessi-Fulgheri, F., Briganti, F., & Campanella, G.** (2000). Effect of androgens on structure and rate of crowing in the Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Behaviour*, 137, 417–435. <https://doi.org/10.1163/156853900502150>
- Bertin, A., & Richard-Yris, M. A.** (2005). Mothering during early development influences subsequent emotional and social behaviour in Japanese quail. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 303(9), 792–801. <https://doi.org/10.1002/jez.a.202>
- Brainard, M. S., & Doupe, A. J.** (2002). What songbirds teach us about learning. *Nature*, 417(6886), 351–358. <https://doi.org/10.1038/417351a>
- Briefer, E. F.** (2012). Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production

and evidence. *Journal of Zoology*, 288(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00920.x>

Brittan-Powell, E. F., Dooling, R. J., & Farabaugh, S. M. (1997). Vocal development in Budgerigars. *Journal of Comparative Psychology*, 111(3), 226–241. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.3.226>

Budde, C. (2001). Ontogeny of calls of a nonpasserine species: The grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps*. *African Journal of Ecology*, 39(1), 33–37. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2001.00267.x>

Chabert, T., Colin, A., Aubin, T., Shacks, V., Bourquin, S. L., Elsey, R. M., ... Mathevon, N. (2015). Size does matter: crocodile mothers react more to the voice of smaller offspring. *Scientific Reports*, 5, 15547. <https://doi.org/10.1038/srep15547>

Chaiken, M. L., Gentner, T. Q., & Hulse, S. H. (1997). Effects of Social Interaction on the Development of Starling Song and the Perception of These Effects by Conspecifics. *Journal of Comparative Psychology*, 111(4), 379–392. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.4.379>

de Margerie, E., Peris, A., Pittet, F., Houdelier, C., Lumineau, S., & Richard-Yris, M. A. (2013). Effect of mothering on the spatial exploratory behavior of quail chicks. *Developmental Psychobiology*, 55(3), 256–264. <https://doi.org/10.1002/dev.21019>

Derégnaucourt, S., & Gahr, M. (2013). Horizontal transmission of the father's song in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Biology Letters*, 9(4). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0247>

Derégnaucourt, S., Saar, S., & Gahr, M. (2009). Dynamics of crowing development in the domestic Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1665), 2153–2162. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0016>

Formanek, L., Richard-Yris, M., Houdelier, C., & Lumineau, S. (2009). Epigenetic Maternal Effects on Endogenous Rhythms in Precocial Birds. *Chronobiology International*, 26(3), 396–414. <https://doi.org/10.1080/07420520902892433>

Fox, J., & Weisberg, S. (2010). *An R Companion to Applied Regression (Google eBook)*.

Retrieved from <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=uPNrDwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP1&dq=An+%7BR%7D+Companion+to+Applied+Regression&ots=MvJ6al9w45&sig=4GepwYEBr13dSCa1BX8OKWHPgB8>

- Guyomarc'h, J. C., & Guyomarc'h, C.** (1996). Vocal communication in European quail, comparison with Japanese quail. *Comptes Rendus de l'Academie Des Sciences Série 3 Sciences de La Vie*, 319, 827–834. Retrieved from <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01370124/>
- Jarvis, E. D.** (2004). Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016, 749–777. Wiley/Blackwell (10.1111). <https://doi.org/10.1196/annals.1298.038>
- Klenova, A. V.** (2015). Chick Begging Calls Reflect Degree of Hunger in Three Auk Species (Charadriiformes: Alcidae). *PLoS one*, 10(11), e0140151. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140151>
- Konishi, M.** (1963). The Role of Auditory Feedback in the Vocal Behavior of the Domestic Fowl. *Ethology*, 20(3), 349–367. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0310.1963.TB01156.X>
- Kroodsma, D. E., & Konishi, M.** (1991). A suboscine bird (eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. *Animal Behaviour*, 42(3), 477–487. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80047-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80047-8)
- Lemasson, A., Gautier, J.-P., & Hausberger, M.** (2003). Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*). *Comptes Rendus Biologies*, 326(12), 1185–1193. <https://doi.org/10.1016/J.CRVI.2003.10.005>
- Lemasson, A., Ouattara, K., Petit, E. J., & Zuberbühler, K.** (2011). Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evolutionary Biology*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-362>
- Leonard, M. L., & Horn, A. G.** (2001). Acoustic signalling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. *Animal Behaviour*, 61(1), 87–93. <https://doi.org/10.1006/ANBE.2000.1575>
- Marler, P., Kreith, M., & Willis, E.** (1962). An analysis of testosterone-induced crowing in

young domestic cockerels. *Animal Behaviour*, 10(1–2), 48–54. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(62\)90130-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(62)90130-6)

Marler, P., Mundinger, P., Waser, M. S., & Lutjen, A. (1972). Effects of acoustical stimulation and deprivation on song development in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour*, 20(3), 586–606. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80024-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80024-1)

Miller, P. J. O., & Bain, D. E. (2000). Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, *Orcinus orca*. *Animal Behaviour*, 60(5), 617–628. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1503>

Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M., & Faure, J. M. (1997). The Behavior of the Japanese or Domestic Quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21(3), 261–281. <https://doi.org/10.1525/auk.2009.07187>

Morton, E. S. (1982). Grading, discreteness, redundancy, and motivation-structural rules. *Elsevier*, 183–212.

Nottebohm, F., & Nottebohm, M. E. (1971). Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened ring doves (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour*, 19(2), 313–327. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(71\)80012-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(71)80012-X)

Orcutt, F. S. J., & Orcutt, A. (1976). Nesting and Parental Behavior in Domestic Common Quail. *The Auk*, 93(1), 135–141. Retrieved from <https://www.jstor.org/stable/4084840>

Patel, R., Mulder, R. A., & Cardoso, G. C. (2010). What makes vocalisation frequency an unreliable signal of body size in birds? A study on black swans. *Ethology*, 116(6), 554–563. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01769.x>

Perez, E. C., Elie, J. E., Soulage, C. O., Soula, H. A., Mathevon, N., & Vignal, C. (2012). The acoustic expression of stress in a songbird: Does corticosterone drive isolation-induced modifications of zebra finch calls? *Hormones and Behavior*, 61(4), 573–581. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.02.004>

Perez, E. C., Mariette, M. M., Cochard, P., Soulage, C. O., Griffith, S. C., & Vignal, C. (2016). Corticosterone triggers high-pitched nestlings' begging calls and affects parental behavior in the wild zebra finch. *Behavioral Ecology*, 27(6), arw069.

<https://doi.org/10.1093/beheco/arw069>

- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M. A., & Lumineau, S.** (2013). Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more fearful and less socially motivated offspring. *Developmental Psychobiology*, 56(4), 622–634. <https://doi.org/10.1002/dev.21129>
- Poirier, C., Henry, L., Mathelier, M., Lumineau, S., Cousillas, H., & Hausberger, M.** (2004). Direct social contacts override auditory information in the song-learning process in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 179–193. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.118.2.179>
- Price, P. H.** (1979). Developmental Determinants of Structure in Zebra Finch Song. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 93(2), 260–277. <https://doi.org/10.1037/h0077553>
- R Core Team.** (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*, 1(2.11.1), 409. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74686-7>
- Richard, J. P.** (1991). Sound analysis and synthesis using an amiga micro-computer. *Bioacoustics*, 3(1), 45–60. <https://doi.org/10.1080/09524622.1991.9753156>
- Richard-Yris, M. A., Michel, N., & Bertin, A.** (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Developmental Psychobiology*, 46(1), 1–12. <https://doi.org/10.1002/dev.20040>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., & Firth, D.** (2018). Package “MASS.” *CRAN R-Project*. <https://doi.org/ISBN 0-387-95457-0>
- Riters, L. V.** (2012). The role of motivation and reward neural systems in vocal communication in songbirds. *Frontiers in Neuroendocrinology*. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2012.04.002>
- Rotella, J. J., & Ratti, J. T.** (1988). Seasonal Variation in Gray Partridge Vocal Behavior. *The Condor*, 90(2), 304–310. <https://doi.org/10.2307/1368558>
- Takahashi, D. Y., Fenley, A. R., Teramoto, Y., Narayanan, D. Z., Borjon, J. I., Holmes, P., & Ghazanfar, A. A.** (2015). The developmental dynamics of marmoset monkey vocal

production. *Science*, 349(6249), 734–738. <https://doi.org/10.1126/science.aab1058>

- Tchernichovski, O., Lints, T. J., Derégnaucourt, S., Cimenser, A., & Mitra, P. P.** (2004). Studying the song development process: Rationale and methods. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 348–363. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1196/annals.1298.031>
- Thorpe, W. H.** (1958). The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla Coelebs*. *Ibis*, 100(4), 535–570. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1958.tb07960.x>
- Volman, S. F., & Khanna, H.** (1995). Convergence of untutored song in group-reared zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(3), 211–221. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.3.211>
- Walcott, C., Mager, J. N., & Piper, W.** (2006). Changing territories, changing tunes: Male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Animal Behaviour*, 71(3), 673–683. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.07.011>
- Zhang, Y. S., & Ghazanfar, A. A.** (2016). Perinatally Influenced Autonomic System Fluctuations Drive Infant Vocal Sequences. *Current Biology*, 26(10), 1249–1260. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2016.03.023>

SUPPLEMENTARY METHOD

Table. S1. Body weights (mean \pm standard error) of mothered and non-mothered chicks from D1 to D25.

	Mothered	Non-mothered
Postnatal days		
D1	10.44 \pm 0.1273	10.10 \pm 0.1194
D11	54.86 \pm 2.1350	63.40 \pm 1.5140
D18	108.87 \pm 3.2251	120.07 \pm 2.1490
D25	176.70 \pm 4.3211	187.04 \pm 2.9004

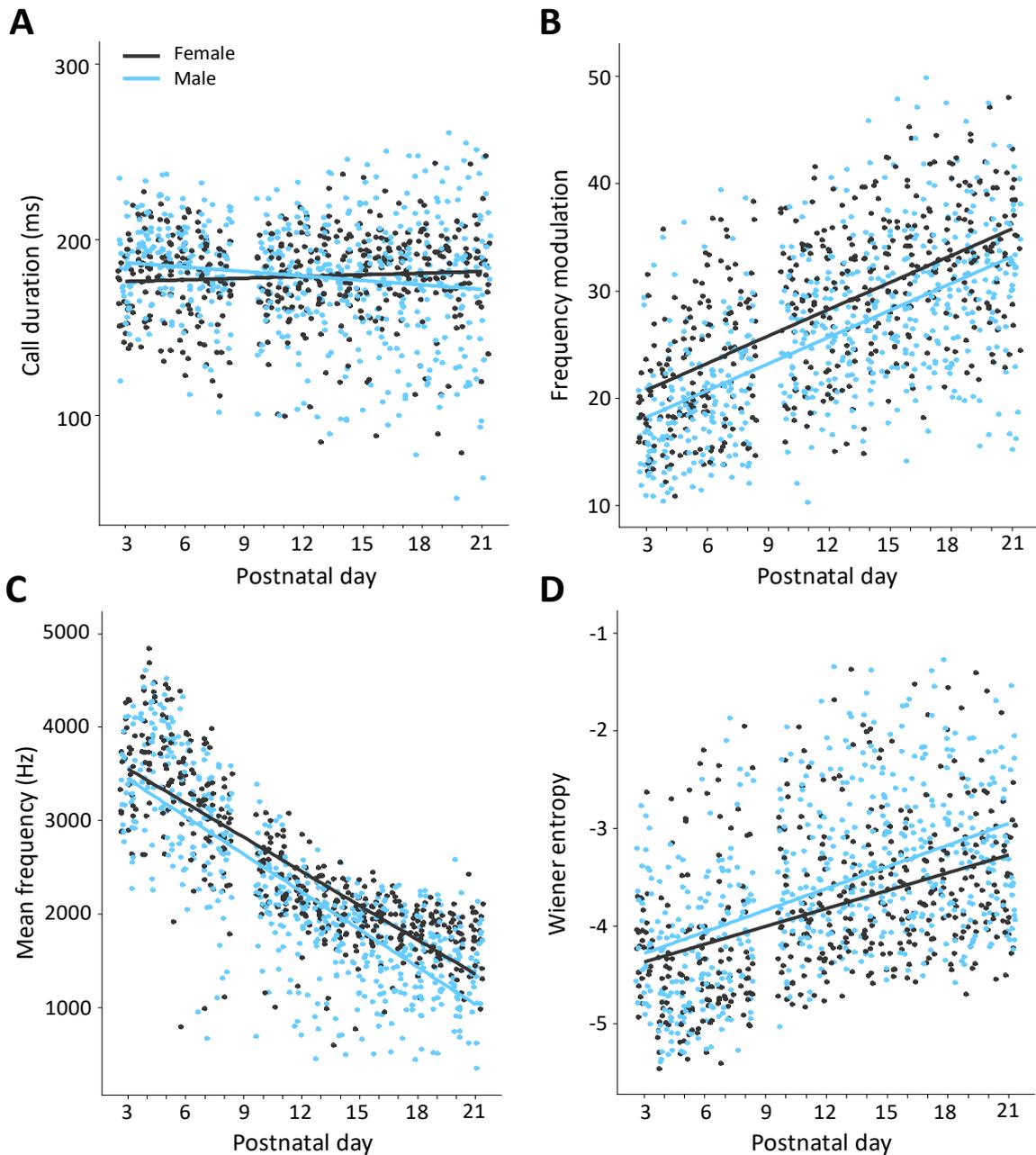


Figure. S1. (A-C) Sex effects on the acoustical changes of rally calls during development, from postnatal day 3 to postnatal day 21. (A) Call duration (ms); (B) Frequency Modulation; (C) Mean frequency (Hz); (D) Wiener entropy. Dots represent individual means for each day. Trend curves are linear regressions.

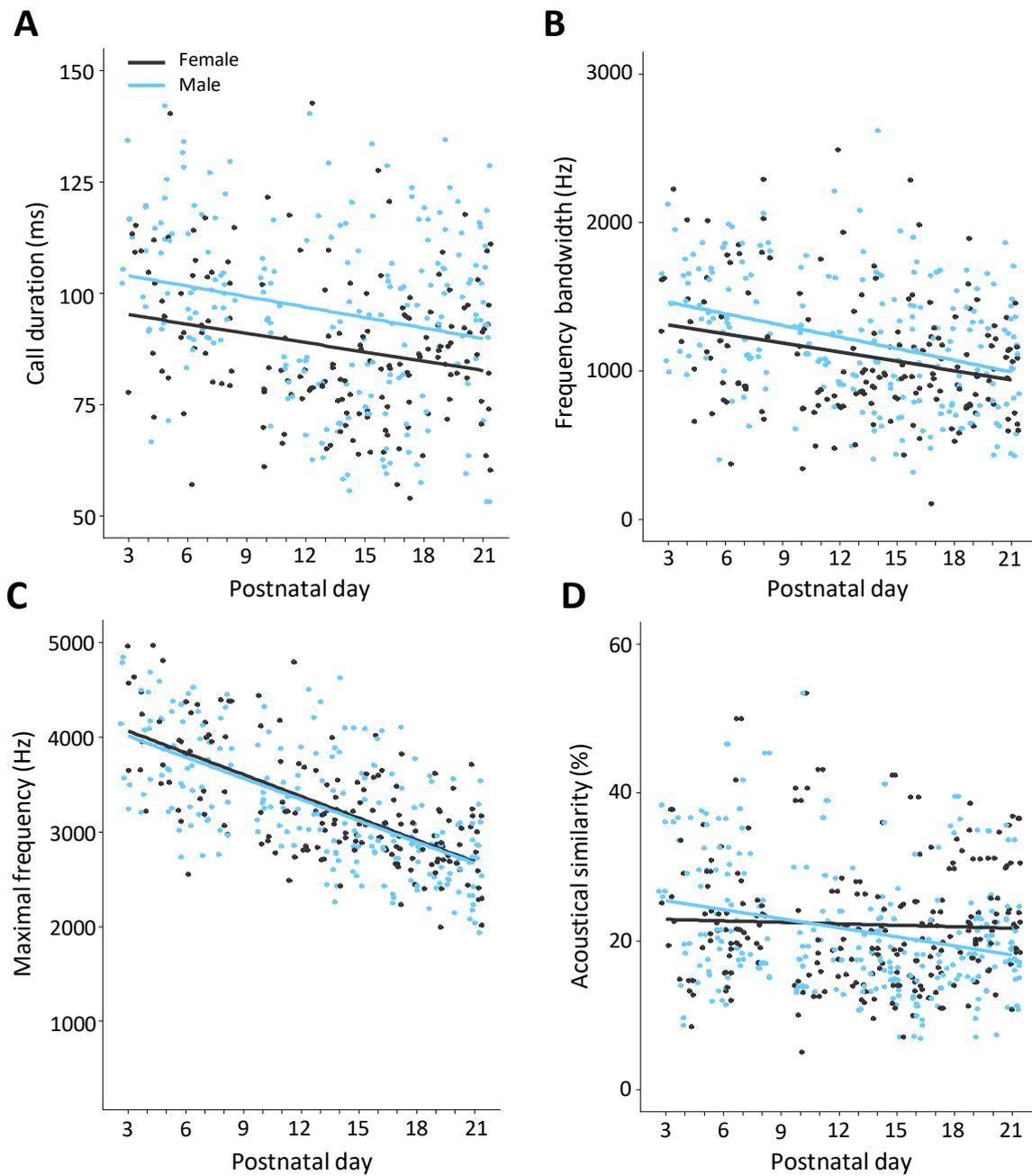


Figure. S2. (A-C) Sex effects on the acoustical changes of contact calls during development, from postnatal day 3 to postnatal day 21. (A) Call duration (ms); (B) Frequency bandwidth (Hz); (C) Maximal frequency (Hz). Dots represent individual means for each day. (D) Developmental changes of the percentage of intra- (dotted lines) and inter-pair (full lines) acoustical similarity. Trend curves are linear regressions.

Table. S2. Influence of the mothering on the acoustical changes of the rally calls and the contact calls during chicks' vocal development.

Acoustical parameter ~ Group+ Sex+ Postnatal day+ Postnatal day:Group+ Postnatal day:Sex+ Group:Sex+ (1 Bird ID)+ (1 Pair ID)+ (1 Pair composition)												
Rally calls	Call duration			Frequency modulation			Mean frequency (sqrt)			Wiener entropy		
Fixed Effects	Estimate	Std.Error	t-value	Estimate	Std.Error	t-value	Estimate	Std.Error	t-value	Estimate	Std.Error	t-value
(Intercept)	175.13	6.52	26.87	29.04	1.51	19.24	49.97	1.38	36.29	-3.85	0.17	-22.11
Group - NM	6.88	8.21	0.84	-1.28	1.86	-0.69	-2.16	1.75	-1.24	0.06	0.22	0.27
Sex - male	2.78	7.98	0.35	-2.51	1.81	-1.38	-3.01	1.64	-1.83	0.13	0.2	0.67
Postnatal day	0.04	0.45	0.1	4.94	0.09	54.06	-7.36	0.09	-84.68	0.45	0.01	37.48
Group - NM*Postnatal day	2.44	0.47	5.26	-0.42	0.09	-4.48	0.84	0.09	9.39	-0.16	0.01	-12.63
Sex - male*Postnatal day	-4.51	0.47	-9.69	0.04	0.1	0.37	-0.77	0.09	-8.53	0.02	0.01	1.75
Group - NM*Sex-male	2.97	11.02	0.27	-0.92	2.5	-0.37	0.52	2.26	0.23	0.06	0.28	0.21

Acoustical parameter ~ Group+ Sex+ Postnatal day+ Postnatal day:Group+ Postnatal day:Sex+ Group:Sex+ (1 Bird ID)+ (1 Pair ID)+ (1 Brood type)												
Acoustical similarity ~ Group+ Sex+ Postnatal day+ Comparison level+ Postnatal day:Group+ Postnatal day:Sex+ Group:Sex+ Comparison level:Postnatal day+ Group:Comparison level+ Sex:Comparison level+ (1 Bird ID)+ (1 Pair ID)+ (1 Pair composition)												
Contact calls	Call duration			Frequency bandwidth			Maximal frequency			Acoustical similarity		
Fixed Effects	Estimate	Std.Error	t-value	Estimate	Std.Error	t-value	Estimate	Std.Error	t-value	Estimate	Std.Error	t-value
(Intercept)	86.99	4.14	21.03	978.58	107.03	9.14	3083.08	150.51	20.48	-1.61	0.16	-10.2
Group - NM	2.4	5.35	0.45	100.3	123.19	0.81	166.03	151.99	1.09	0.13	0.14	0.95
Sex - male	2.96	4.2	0.71	76.29	101.44	0.75	66.54	102.45	0.65	0.27	0.14	2.002
Postnatal day	-3.5	1.01	-3.46	11.75	24.62	0.48	-260.38	24.64	-10.57	0.01	0.009	1.44
Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.69	0.13	5.24
Group - NM*Postnatal day	3.59	1.01	3.54	-59.58	24.62	-2.42	-93.29	24.69	-3.78	-0.01	0.008	-1.37
Sex - male*Postnatal day	-2.04	0.97	-2.11	-93.09	23.5	-3.96	-60.98	23.52	-2.59	-0.01	0.007	-2.71
Group - NM*Sex-male	3.12	5.57	0.56	85.68	134.64	0.64	-146.47	135.21	-1.08	-0.06	0.09	-0.66
Comparison level - intra*Postnatal day	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.02	0.007	-2.38
Group*Comparison level - intra pairs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.04	0.08	-0.44
Sex*Comparison level - intra pairs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.05	0.08	-0.6

Linear mixed models were applied on acoustical parameters of both rally calls and contact calls (lmer function from lme4 R package). A generalized mixed model was applied on the similarity index of the contact calls (glmmPQL function from MASS R package). Results were obtained with the summary function of R. (-) for factors not included in the statistical model.

Table. S3. Influence of the mothering on the acoustical changes of the rally calls and the contact calls during chicks' vocal development. Slopes estimates for group, sex and comparison level's effects.

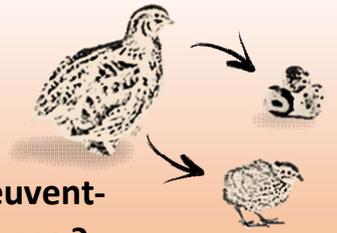
	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>df</i>	<i>lower.CL</i>	<i>upper.CL</i>	<i>t.ratio</i>	<i>p-value</i>
Rally calls							
Call duration							
M	-0.4	0.06	27409.59	-0.52	-0.28	-6.63	< 0.0001
NM	0.04	0.06	27417.59	-0.07	0.16	0.75	0.45
Female	0.23	0.06	27412.76	0.11	0.35	3.76	0.0002
Male	-0.59	0.06	27414.62	-0.7	-0.48	-10.46	< 0.0001
Frequency modulation							
M	0.9	0.01	27408.1	0.88	0.93	73.16	< 0.0001
NM	0.83	0.01	27414.74	0.8	0.85	71.31	< 0.0001
Female	0.86	0.01	27410.71	0.84	0.89	69.11	< 0.0001
Male	0.87	0.01	27412.26	0.85	0.89	75.63	< 0.0001
Mean frequency (sqrt)							
M	-1.41	0.01	27408.45	-1.44	-1.39	-120.14	< 0.0001
NM	-1.26	0.01	27415.19	-1.28	-1.24	-114.06	< 0.0001
Female	-1.27	0.01	27411.34	-1.29	-1.24	-106.61	< 0.0001
Male	-1.41	0.01	27412.92	-1.43	-1.38	-128.61	< 0.0001
Wiener entropy							
M	0.09	0.002	27410.52	0.08	0.09	51.77	< 0.0001
NM	0.06	0.002	27418.42	0.05	0.06	36.41	< 0.0001
Female	0.07	0.002	27414.16	0.07	0.07	41.35	< 0.0001
Male	0.07	0.003	37416.03	0.07	0.08	47.54	< 0.0001
Contact calls							
Call duration							
M	-0.85	0.16	1328.01	-1.16	-0.54	-5.4	< 0.0001
NM	-0.18	0.11	1324.01	-0.39	0.04	-1.58	0.11
Female	-0.32	0.14	1318.21	-0.6	-0.04	-2.22	0.03
Male	-0.7	0.12	1328.49	-0.94	-0.47	-5.82	< 0.0001
Frequency bandwidth							
M	-6.53	3.82	1326.54	-14.01	0.96	-1.71	0.09
NM	-17.7	2.69	1325.59	-22.98	-12.43	-6.59	< 0.0001
Female	-3.38	3.51	1323.25	-10.26	3.49	-0.97	0.34
Male	-20.85	2.93	1327.58	-26.6	-15.09	-7.11	< 0.0001
Maximal frequency							
M	-54.56	3.83	1325.55	-62.07	-47.05	-14.26	< 0.0001
NM	-72.06	2.69	1318.85	-77.34	-66.78	-26.79	< 0.0001
Female	-57.59	3.5	1316.29	-64.46	-50.72	-16.45	< 0.0001
Male	-69.03	2.94	1324.89	-74.8	-63.26	-23.47	< 0.0001
Acoustical similarity							
M	-0.006	0.006	457	-0.02	0.006	-0.98	0.33
NM	-0.02	0.005	457	-0.03	-0.008	-3.66	0.0003
Female	-0.001	0.006	457	-0.01	0.01	-0.21	0.83
Male	-0.02	0.005	457	-0.03	-0.01	-4.37	< 0.0001
Inter-pair	-0.003	0.005	457	-0.01	0.008	-0.5	0.62
Intra-pair	-0.02	0.005	457	-0.03	-0.009	-3.74	0.0002

Linear mixed models were applied on acoustical parameters of both rally calls and contact calls (lmer function from lme4 R package). A generalized mixed model was applied on the similarity index of the contact calls (glmmPQL function from MASS R package). Results were obtained with the emtrends function of R (from emmeans package). Significant results ($p \leq 0.05$) are in bold.

CHAPITRE 4

Influences maternelles pré- et postnatales

Synthèse du chapitre 4



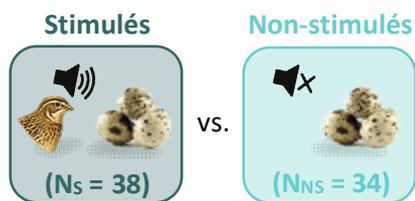
Les influences maternelles prénatales et postnatales peuvent-elles interagir pour moduler le développement vocal des jeunes ?

CONTEXTE

Chez la plupart des espèces la mère constitue le principal partenaire social au cours des premiers jours de vie, mais ses influences ne se limitent pas à la période postnatale et commencent bien avant l'éclosion. Pourtant, ces deux phases de développement sont souvent étudiées séparément. Dans cette étude, nous avons testé l'existence d'interactions entre les influences maternelles pré- et postnatales sur le développement vocal des jeunes chez la caille japonaise.

MÉTHODE

1 Groupes expérimentaux

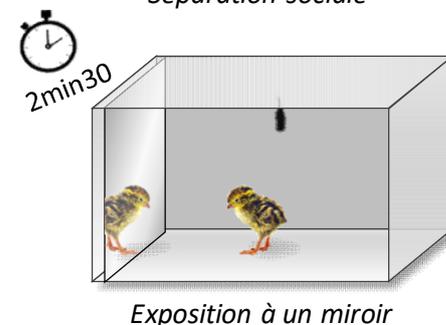
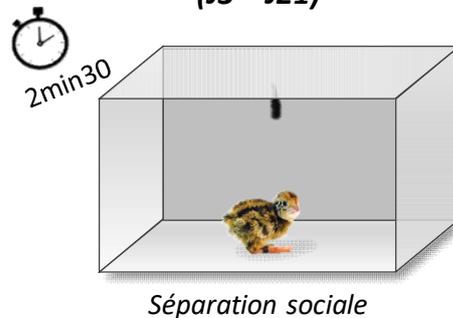


Exposition au roucoulement maternel de J14 à J15



Maternage durant 11 jours

2 Enregistrement vocal (J3 – J21)



3 Analyses acoustiques



Cri d'appel
(n = 24 262)



Cri de contact
(n = 1 806)

RÉSULTATS

- Les influences maternelles pré- et postnatales ne semblent pas interagir pour moduler le développement vocal au jeune âge.
- Néanmoins, nous montrons une influence de la stimulation auditive prénatale et de la présence de la mère au cours des premiers jours de vie sur l'ontogenèse du cri d'appel et du cri de contact.
- Les cailleaux mâles et femelles montrent des trajectoires développementales différentes.
- Les cailleaux maternés sont moins émotifs et ont une croissance plus lente que les non-maternés.

CONCLUSION

L'exposition aux vocalisations maternelles pendant l'incubation et la possibilité d'interagir avec la mère au jeune âge modulent l'ontogenèse des vocalisations. Ainsi, ce travail met en avant les influences maternelles durant la période périnatale sur le développement vocal de la caille japonaise et invite à revisiter la notion de « non-vocal learner » traditionnellement utilisée pour les Galliformes.

Chapitre 4

Perinatal maternal environment affects vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*)

Lucie DESMEDT¹, Isabelle GEORGE¹, Sébastien DERÉGNAUCOURT^{2,3}, Sophie LUMINEAU¹

¹ Université Rennes, Université Normandie, CNRS, Laboratoire d'Éthologie Animale et Humaine - UMR 6552, Rennes, France

² Université Paris Lumières, Université Paris Nanterre, Laboratoire Éthologie Cognition Développement - EA 3456, Nanterre, France

³ Institut Universitaire de France, Paris, France

ABSTRACT

In many animal species, the mother constitutes the most salient agent in the social environment of the young and shape their behavioural phenotype from the embryonic stage, to young age. Several experiments have shown that prenatal stimulations can affect the postnatal behaviour. After birth/hatching, parent's influences have been evidenced in particular through studies of social deprivation. In *Galliformes*, the parents, and more particularly the mother, influence several behavioural traits of their young, such as emotivity or social motivation. However, unlike oscine songbirds, vocal development of *Galliformes* is considered as independent of social influences with a high heritability. Here we tested whether both prenatal exposure to maternal vocalisations and maternal presence during the first days of life interact to influence the vocal development of young Japanese quail. During the last days of incubation, embryos were either exposed (S group) or unexposed (NS group) to the maternal cooing call. After hatching, chicks from each prenatal treatment were reared either with (M group) or without (NM group) an adoptive mother. Although we found no interaction between prenatal and postnatal maternal effects, we show that vocalisations are influenced by both prenatal auditory stimulation and the presence of the mother at early age. Our results confirm the existence of vocal plasticity in the Japanese quail and demonstrate maternal influences on the vocal development in a species traditionally classified as a non-vocal learner.

Key words: prenatal stimulation, maternal deprivation, vocal ontogeny, *Galliformes*

INTRODUCTION

Perinatal environment has a major influence on the phenotypic development of young individuals. During this period, many factors related to the abiotic and biotic environment are likely to modulate the behavioural development of individuals. Parents, in particular, due to their genetic and non-genetic influences, have a great impact on the development of their offspring (Edgar et al., 2016). Their influence on the development of young starts from the embryonic stage and continues into the postnatal stage. In birds, during the prenatal stage, pre-lay environment and phenotype of the mother can influence egg characteristics. The size/weight of the eggs may vary for example depending on the age of the female (Gross, 2005) or stressful events experienced during the incubation period (Guibert et al., 2011). These variations in egg size are correlated with the hatchlings' size (Christians, 2002) and can therefore have long-term effects on their fitness. The female can also influence the composition of the eggs, such as the proportion of albumen (Guibert et al., 2011; Vieira and Moran, 1998), or the hormonal concentration in the yolk (see Groothuis et al., 2005 for a review). Notably, exposures to androgens (Guibert et al., 2013; Müller et al., 2002; Tanvez et al., 2008) or glucocorticoids such as corticosterone (Hayward et al., 2005) can influence the behavioral development of young after hatching. The mother is also a source of multi-sensory stimulation (vestibular, visual, olfactory or auditory) during incubation. These sensory stimulations can guide the behavioural trajectory of the young after hatching. For example, several studies have shown that prenatal visual stimulation leads to lateralisation of certain behaviours (for review see Rogers, 2012). Moreover, the olfactory environment of the embryos can also influence certain aspects of postnatal behaviour, such as olfactory preferences (Aigueperse et al., 2013). In addition, the embryo is exposed to an environment rich in sound stimulation.

In several bird species, the parents vocalise at the end of the incubation period (Colombelli-Négrel et al., 2012; Colombelli-Négrel et al., 2016; Mariette and Buchanan, 2016), sometimes with a temporal correlation with the movements or vocalisations of the embryo (Tuculescu and Griswold, 1983). These vocalisations can be perceived by the developed embryos (Colombelli-Négrel et al., 2014; Colombelli-Négrel and Kleindorfer, 2017), which respond to them by beak clapping (Gottlieb, 1965; Heaton, 1972) or sometimes by vocalising

(Gottlieb, 1965; Tuculescu and Griswold, 1983). In addition, several studies have highlighted the effects of prenatal auditory stimulation on hatching time (Tong et al., 2015; Woolf et al., 1976) and early hearing preferences (Fält, 1981; Reynolds and Lickliter, 2004). The parents can also modify their behaviour during incubation according to environmental conditions and thereby can influence the developmental trajectory of their offspring. In the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) for example, parents modulate their production of incubation calls when the ambient temperature increase (Mariette and Buchanan, 2016). Young birds that are exposed to these calls have an altered post-hatching developmental trajectory and vocalise more during begging than chicks that have not been exposed to maternal vocalisations (Mariette and Buchanan, 2016).

It has also been shown that the prenatal acoustic environment can influence vocal production and song learning after hatching. In two related fairy-wrens taxa (*Malurus cyaneus* and *Malurus melanocephalus*), the embryos learn *in ovo* vocal elements of the mother's incubation call, which are further used as a vocal password during begging (Colombelli-Négrel et al., 2012; Colombelli-Négrel et al., 2016). In this species, it has also been demonstrated that embryos with a better prenatal sound discrimination produce more complex song in adulthood (Kleindorfer et al., 2018). In the zebra finch, prenatal exposure to incubation calls increases learning of non-paternal song syllables (Katsis et al., 2018).

After hatching, parents may also influence young's behavioural development by their presence, their behaviour and their characteristics. In birds, maternal influences have been highlighted on endogenous rhythm (Formanek et al., 2009), emotionality (Perré et al., 2002), social motivation (Bertin and Richard-Yris, 2005; Roden and Wechsler, 1998) and vocal behaviour (Wauters and Richard-Yris, 2002) of chicks.

The role of parents in the vocal development of young after hatching has been the subject of many studies and has been for a long time evidenced in species which are able of vocal production learning (Baptista and Petrinovich, 1984). In vocal learners, young learn and memorise their song by imitating that of an adult tutor. Individuals raised without a suitable model produce an abnormal song (Chaiken et al., 1997; Price, 1979).

In the so-called non-vocal learners, parents-young vocal interactions may promote learning of calls semantics (Wauters and Richard-Yris, 2002), but no study so far has found

evidence that parents influence the vocal development of their offspring (Konishi, 1963; Nottebohm and Nottebohm, 1971). Although, vocal development has long been considered to be under a strong genetic determinism, several studies have highlighted vocal plasticity in non-vocal learners (Adret, 2012; Derégnaucourt et al., 2009; Rotella and Ratti, 1988; Walcott et al., 2006), without demonstrating social influences on this plasticity.

These last years, most studies are focusing on behavioural development during the pre- and postnatal phase separately, even though that in natural conditions, both phases are important to modulate the behavioural development of the individuals. In this study, we explore both pre- and postnatal maternal influences on the vocal development of chicks in a non-vocal learner species, the domestic Japanese quail, (*Coturnix c. Japonica*). In this species, incubation and parent care are exclusively done by the mother (Orcutt and Orcutt, 1976). Moreover, maternal behaviour can be induced in the laboratory through a well-established procedure (Richard-Yris et al., 2005). To analyse the perinatal influences of the mother, embryos were first exposed or not to maternal vocalisations during the last days of incubation. After hatching, the young of both prenatal groups were paired, and reared with or without an adoptive mother. The vocalisations of these chicks were recorded in a situation of social isolation and during a mirror exposure, in order to study the development of two calls: the rally call, which is a call typically produced when the chicks are isolated, and the contact call, which is a call usually produced when the chicks are reunited with conspecifics (Guyomarc'h and Guyomarc'h, 1996). Previous works have highlighted the existence of a certain vocal plasticity during the vocal development of the crow (mating or advertisement call) in the Japanese quail (Derégnaucourt et al., 2009), but to date social influences on vocal development in this species have never been investigated.

MATERIALS & METHODS

Ethical note

This experiment was carried out with the agreement of the regional ethics committee (approval number: 1296-2017120723168782) in accordance with the European Communities Council Directive (2010/63/EU).

Subjects and breeding condition

We used domestic Japanese quails (females and eggs), *Coturnix c. japonica*, issued from a broiler line provided by an industrial farm (Les cailles de Chanteloup, Corps-Nuds, France). Three weeks before the start of the experiment, 23 adult females (3 months old) were placed individually in metal cages (52 x 40 x 35 cm) equipped with a drinking trough and a feeder. All the birds were in the same room but opaque walls prevented any visual contact between them. Water and food were provided *ad libitum* throughout the experiment. The temperature in the room was 22 ± 1 °C, with a LD 10:14 cycle.

Experimental procedure

Prenatal stimulation

The eggs were artificially incubated (Brinsea, OVA Easy Advance Series II) in the laboratory over a period of 17 days. On the 14th day, the fertilised eggs were randomly distributed in 2 incubators, each placed in a sound-attenuating room. Half of the eggs were exposed to maternal cooing calls (stimulated group - S). The other half received no auditory stimulation (non-stimulated group - NS). Cooing call is a vocalisation associated with maternal behaviour (Guyomarc'h and Guyomarc'h, 1996) that is emitted during the last hours of incubation and the first days of a chick's life.

The eggs of the stimulated group were exposed to 26 cooing calls per hour, over a period of 35 hours between day 14 and day 15. Five cooing calls from 5 different females were played back randomly using a routine on Processing (Reas and Fry, 2015). The playback was broadcasted with a loudspeaker (Philips, No.5BAI700 / 00) placed inside the incubator and connected to a computer. The stimuli were broadcasted at a natural sound pressure level: 68 ± 2 dB, measured with a sound level meter (IEC61672-1 Class2).

On the day of hatching, chicks were identified by a numbered ring on each leg and placed in groups of 20 individuals in large cages (94 × 46 × 30 cm) equipped with a heater (37 ± 1 °C), a drinking trough and a feeder.

Induction of maternal behaviour

After three weeks of habituation to the cages, females' maternal behaviour was induced according to a procedure described by Richard-Yris et al., 2005.

The evening of the hatching day, the females were locked in an opaque box (19 x 19 x 19 cm), one hour before lights off. One hour later, the chicks of the S and of the NS groups were paired and randomly assigned to a mothered (M group) or a non-mothered group (NM group). The chicks of the M group were gently introduced with a female, whereas the chicks of the NM group were placed in an induction box equipped with a heating lamp. The boxes were opened in the next morning and mothers' behaviour was observed during the whole day. Eight females showing signs of rejection or aggressive behaviour toward chicks were excluded from the experiment. After exclusion, the groups' composition was 8 MS pairs, 7 MNS pairs, 11 NMS pairs and 10 NMNS pairs.

The mothering period lasted 11 days (Mills et al., 1997; Orcutt and Orcutt, 1976). At the end of this period, we removed mothers and heating lamps from the cages. Chicks were kept in pairs until the age of 21 days.

As the sex of the chicks cannot be determined by visual inspection until the age of 4 weeks (Baer et al., 2015), chicks were randomly assigned to the different experimental groups. However, we did not observe any difference in sex ratio between groups (Chi2: $X^2 = 0.96$, $df = 3$, $p = 0.81$).

Vocalisation recording

We recorded chicks' vocalisations daily between D3 and D13, and every other day between D15 and D21. The order of pairs recording was randomised every day. Due to a technical problem the vocalisations of day 6 were not recorded.

Paired chicks were transported together to the recording room, and placed individually in two wooden cages (82 x 61 x 36 cm) each placed in a sound-attenuating room (190 x 93 x 243 cm). In order to explore maternal influences on the different types of calls, chicks were recorded in social isolation (2.5 min) and then in a mirror situation (2.5 min) by exposure to a mirror (30 x 30 cm). The use of the mirror as a social substitute has been demonstrated in

other species such as the domestic chicken (Montevicchi and Noel, 1978) and the European starling (Henry et al., 2008). At the end of the recording session, the chicks were brought back together in their life cage.

Recordings were made with Sound Analysis Pro (SAP) software (Tchernichovski et al., 2004). Two omnidirectional microphones (AKG C417PP, frequency response 30 Hz – 20 kHz \pm 5dB) were positioned in the centre of the cages (30 cm from the floor) and connected to an AudioBox Presonus 1818VSL interface (sampling frequency 44.1 kHz). Different settings of the input gain allowed each microphone to record the vocalisations of high or low amplitude.

Acoustic analysis

Calls structure

All vocalisations were manually selected on spectrograms to define the beginning and the end of each call. Only good quality calls (no noise overlap) were selected.

For every individual and every day of recording, we sampled the first 30 vocalisations emitted during the isolation phase. After classification of the calls according to the vocal repertoire of Guyomarc'h and Guyomarc'h, (1996), only rally calls were included in the analysis. This vocalisation is emitted during a loss of contact with conspecifics, and it represented 83% of the sampled calls (sampled calls, $n = 27,450$; rally calls, $n = 24,262$).

Regarding the mirror phase, we sampled all the contact calls that were recorded ($n = 1,806$). This vocalisation is typically emitted during social interactions (Guyomarc'h and Guyomarc'h, 1996).

We used SAP software to extract automatically the duration, the frequency modulation, the mean frequency, and the Wiener entropy of rally calls. The maximal and minimal frequencies of the contact calls were measured manually by clicking on the spectrograms. These measures allowed us to calculate the frequency bandwidth of the calls (maximal frequency - minimal frequency).

Similarity index

For each chick and each day of recording (from D3 to D21), a contact call was randomly sampled (n = 441) to explore maternal influences on intra-pair (chicks raised in the same life cage) and inter-pair (chicks raised in different life cage, but of the same group MS, NMS, MNS, NMNS) acoustic similarity. We could not obtain a contact call for every chick and every day.

The ANA software (Richard, 1991) was then used to compute one index of intra-pair similarity and one index of inter-pair similarity by chick and by day of development. The inter-pair similarity index is the average of inter-pair values obtained between individuals of the same sex and raised in pairs with the same pair composition (pairs with individuals of the same sex or not). For example, for a MS female raised in a mixed pair (with a male), we calculated the average of the similarity index between this female and all other MS females raised in a mixed pair.

This similarity index has already been used in other species of birds (Adret-Hausberger, 1983) and even in primates (Lemasson et al., 2003) and cetaceans (Miller and Bain, 2000).

Growth monitoring

We used body weight as a proxy for overall growth. Weight was measured on D1, D4, D8, D11, D15, D19 and D22), after the recording phases.

Behavioural tests

In order to characterise the behavioural profile of the chicks, and more particularly their levels of emotivity and sociality, several ethological tests have been carried out.

The test of tonic immobility (TI)

The TI is a catatonic response expressed in many species following a short physical restriction. This behaviour can be induced in the laboratory by placing the bird on its back, the head backwards (Jones, 1986). A U-shaped support is generally used to maintain the bird in this position for 10 seconds. TI was induced if the bird kept this position for at least 10 seconds

after the contention. The duration of the TI, as well as the number of inductions necessary to induce a TI were recorded. The maximum duration of the TI was fixed at 5 minutes beyond which a maximal score of 300 seconds was allocated. The maximum number of induction attempts was 5. It is generally assumed that the state of emotivity of the individual is positively correlated with the duration of the TI, and negatively correlated with the number of inductions (Jones, 1986; Mills and Faure, 1991).

The test of emergence

This test assesses an individual's ability to leave a small, dark environment to reach a large and bright environment (Jones et al., 1991). The tested bird was placed in an opaque box (18 x 18 x 18 cm) for 1 minute, during which the latency of the first rally call was recorded as well as the total number of calls. The box was then opened allowing the bird to access a large cage (83 x 60 x 35 cm). The emergence latencies of the head and the body of the bird were noted, with a maximum latency of 3 minutes.

The test of the open-field

This test makes it possible to evaluate the behavioural responses of individuals to an unfamiliar and open environment (Bertin and Richard-Yris, 2005). The tested bird was placed in the center of an orthogonal arena (diameter = 100 cm) kept in the dark. The light was then turned on and the behaviour of the individual was observed during 5 minutes with the focal sampling method. The latency of the first step, the frequency of locomotion behaviours, environmental exploration, observations, and fear behaviours (jumping, freezing, etc.) were also noted.

Statistical analysis

The statistics were done with the R v.3.5.1 software (R Core Team, 2016).

The maternal influences on the calls' structure were analysed by a linear model with Wald test (lmer function of the package *lme4* Bates et al., 2014 and Anova () of the package *car* Fox and Weisberg, 2011). When the residuals did not respect the conditions of application of the

model, data were transformed with the square root function. The prenatal (S or NS) and postnatal (M or NM) group, the day of recording (D3 to D21), and the sex of the individuals were included as fixed factors. The identity of the bird and its pair, as well as the composition of the pair (same sex or not) were included as random factors.

The similarity index of the contact calls was analysed by a Wald test applied to a generalised linear model with a logit link and a binomial distribution (*glmmPQL* function of the package *MASS* Ripley et al., 2019 and *Anova* () of the package *car*). Fixed effects included the prenatal (S or NS) and postnatal (M or NM) group, the day of recording (D3 to D21), the sex of the individuals, and the level of call comparison (intra- or inter-pair). Random effects included the identity of the bird and its pair, as well as the composition of the pair.

In order to compare the growth of the chicks of the different experimental groups, we used a Wald test applied on a linear mixed effects model using the same fixed and random factors as in the models applied to the acoustic parameters.

The behavioural data were analysed with a PCA (package *FactoMineR* in R) after selecting the least correlated variables (Spearman test, see Table S3 for details of the main behavioural measures). We selected the first components with eigenvalues greater than 1 and analysed them separately with a linear mixed model including pre- and postnatal group and sex as fixed factors, and the pair's identity and composition as random factors.

All the models include second-order interaction terms. Three-order interaction terms were included for the similarity index analyses only. The threshold of significance was 0.05.

RESULTS

As no significant interaction was found between prenatal and postnatal influences for all the analyses (Table 1, LMM: *postnatal group*prenatal group*), the results of these two treatments are presented separately. The slopes and estimates of the different models are presented as supplementary information (see Table S1 and Table S2).

Developmental changes of rally calls

Prenatal influence

Exposure of maternal vocalisations during the last days of incubation influenced the development of rally calls' structure (Figure 1; Table 1, LMM: *prenatal group*age*). Stimulated chicks emitted longer calls and showed a faster decrease in call duration and in mean frequency compared with NS chicks (Figure 1A, 1C; Table S2a for slopes). After separation with the mother or the heating lamp, the S chicks produced rally calls with a lower frequency modulation and a higher Wiener entropy than NS chicks' calls (Figure 1B, 1D). We also observed an interaction between the prenatal group and the sex for frequency modulation (Figure S1, Table 1, *prenatal group*sex*). Stimulated females produced rally calls with a lower frequency modulation than S males, whereas no difference was found between NS females and NS males (LMM, post hoc, female vs. male, for *stimulated*: $p = 0.05$ and *non-stimulated*: $p = 0.13$).

Postnatal influence

For the four acoustic parameters studied in rally calls, we observed significant developmental differences between M and NM chicks (Table 1, LMM: *postnatal group*age*). Mothered chicks showed a faster rally call development than NM ones, except for frequency modulation for which the NM chicks showed a faster development than the M chicks (Table S2a, slopes). At the beginning of development, the M chicks emitted longer calls with higher-frequency and lower Wiener entropy (Figure 1E, 1G, 1H). After separation, M chicks produced calls with a lower frequency modulation and a higher Wiener entropy than NM chicks (Figure 1F, 1H). We found no interaction between the postnatal group and the sex of individuals (Table 1, *postnatal group*sex*).

Sex influence

We also observed sex differences in the evolution along development of call duration and Wiener entropy (Figure S1, Table 1, LMM: *sex*age*). These differences were independent of the prenatal and postnatal group (Table 1, *postnatal group*sex* and *prenatal group*sex*). Females showed a slower decrease in duration and a slower increase in Wiener entropy compared to males (Table S2a, slopes).

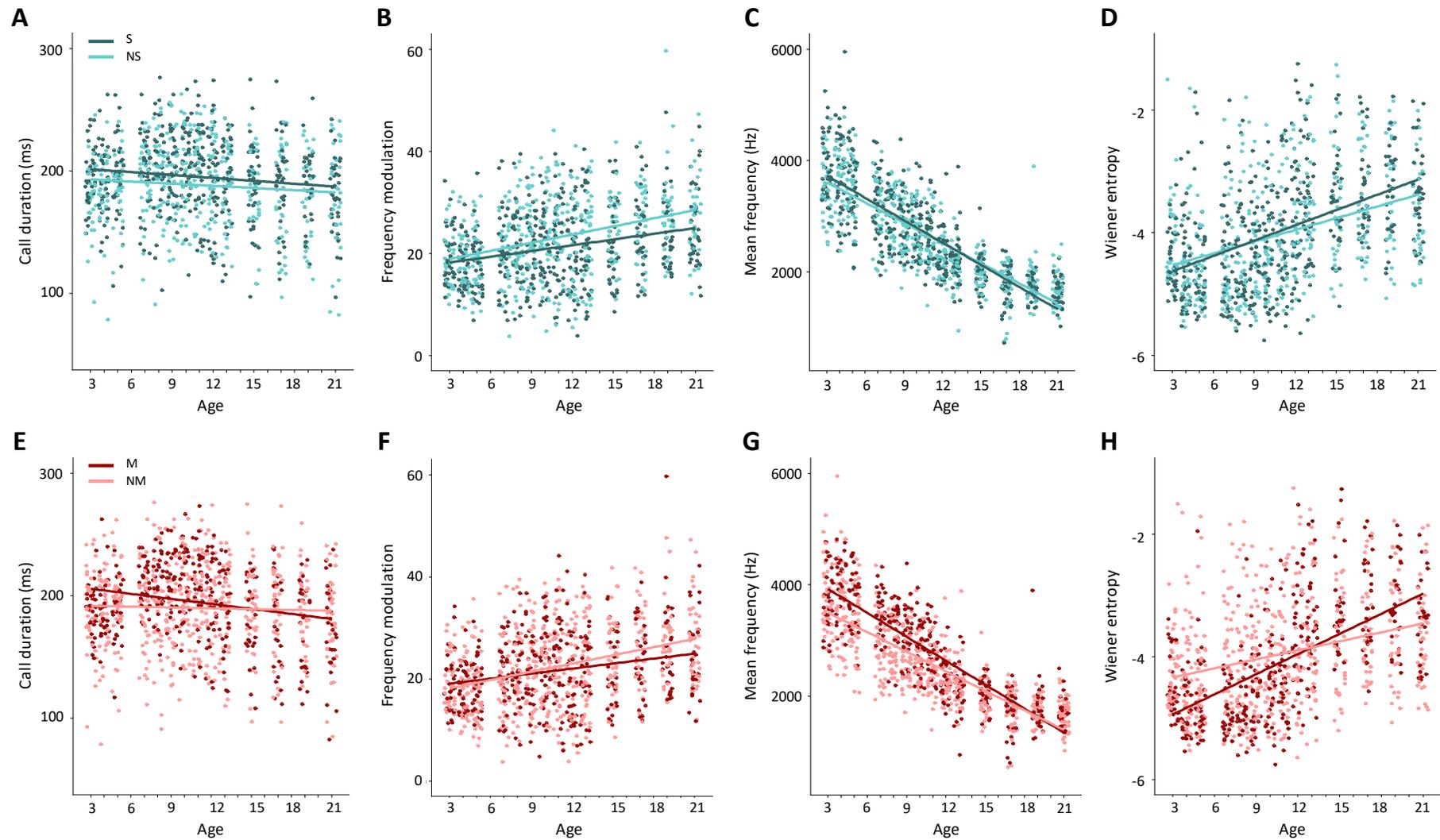


Figure 1. Maternal perinatal influences on the development of rally calls' acoustic features from age 3 to age 21. (A-D) Influence of the prenatal stimulation. (E-H) Postnatal influence of the maternal presence during the first eleven days of life. (A, E) call duration (ms); (B, F) Frequency modulation; (C, G) Mean frequency (Hz); (D, H) Wiener entropy. Dots represent individuals' means for each day. Trends curves are linear regressions.

Developmental changes in contact calls**Prenatal influence**

We found an influence of the prenatal group on the evolution along development of call duration and frequency bandwidth, with a slower development in S chicks than in NS chicks (Table 1, LMM: prenatal group*age; Table S2b, slopes). We also observed a lower frequency bandwidth in S chicks' contact calls after separation with the mother than in NS chicks' contact calls (Figure 2B). In contrast, we did not observe any difference in maximal frequency (Figure 2C). No significant interaction was found between prenatal group and sex (Table 1, prenatal group*sex).

Postnatal influence

We did not observe any influence of maternal presence during the first days of life on the evolution of call duration (Figure 2E). However, we observed significant developmental differences between M and NM chicks for the two frequency parameters studied (Table 1, LMM: *postnatal group*age*). Mothered chicks showed a slower development for frequency parameters and produced contact calls with a lower frequency bandwidth at the beginning of development (Figure 2F, 2G). No significant interaction was found between the postnatal group and the sex (Table 1, *postnatal group*sex*).

Sex influence

We found significant differences in vocal development between males and females, with a slower decrease in call duration in females' than in males' calls (Figure S2A, Table 1, LMM : sex*age; Table S2b, slopes). We also observed a narrower and faster decrease in frequency bandwidth in females' than in males' calls (Figure S2B, Table 1, LMM: sex*age; Table S2b, slopes).

Acoustic similarity of contact calls

Regarding prenatal treatment, we found a significant three-way interaction between the prenatal group, the age and the comparison level (Figure 2D; Table 1, GLMM: *prenatal group*age*comparison level*). Intra-pair similarity increased for S chicks while it remained

stable for the NS ones (Figure 2D; Table S2b). For inter-pair similarity, we observed a slightly decrease for both S and NS chicks, but not significantly from zero (Figure 2D; Table S2b).

Regarding postnatal treatment, we found a significant three-way interaction between the postnatal group, the age and the comparison level (Figure 2H; Table 1, GLMM: *postnatal group*age*comparison level*). Intra-pair similarity remained stable for the M chicks whereas it increased for the NM ones (Figure 2H; Table S2b). For inter-pair similarity, we observed a slightly decrease during the development although slopes were not different from zero (Figure 2H; Table S2b).

We did not find a significant three-way interaction between the sex, the age and the comparison level (Figure S2D; Table 1, GLMM: *sex*age*comparison level*). Nevertheless, we showed a difference between females and males during development (Figure S2D; Table 1, GLMM: *sex*age*), independently of the comparison level (Figure S2D; Table 1, GLMM: *sex*comparison level*). Similarity decreased for females, whereas it increased for males (Table S2b). We found an interaction between the sex and the experimental groups (Table 1, GLMM: *prenatal group*sex* and *postnatal group*sex*).

Body weight

The prenatal treatment did not affect significantly the growth of the chicks (Figure 3A; Table 2, LMM: *prenatal group*age*). However, we observed a significant effect of the postnatal treatment: M chicks exhibited a slower growth than NM ones (Figure 3B; Table 2, LMM: *postnatal group*age*).

We observed an influence of the sex on the growth with a faster growth in females than in males (Table 2, LMM: *sex*age*). Sex effect was independent of the experimental groups (Table 2, LMM: *prenatal group*sex* and *postnatal group*sex*).

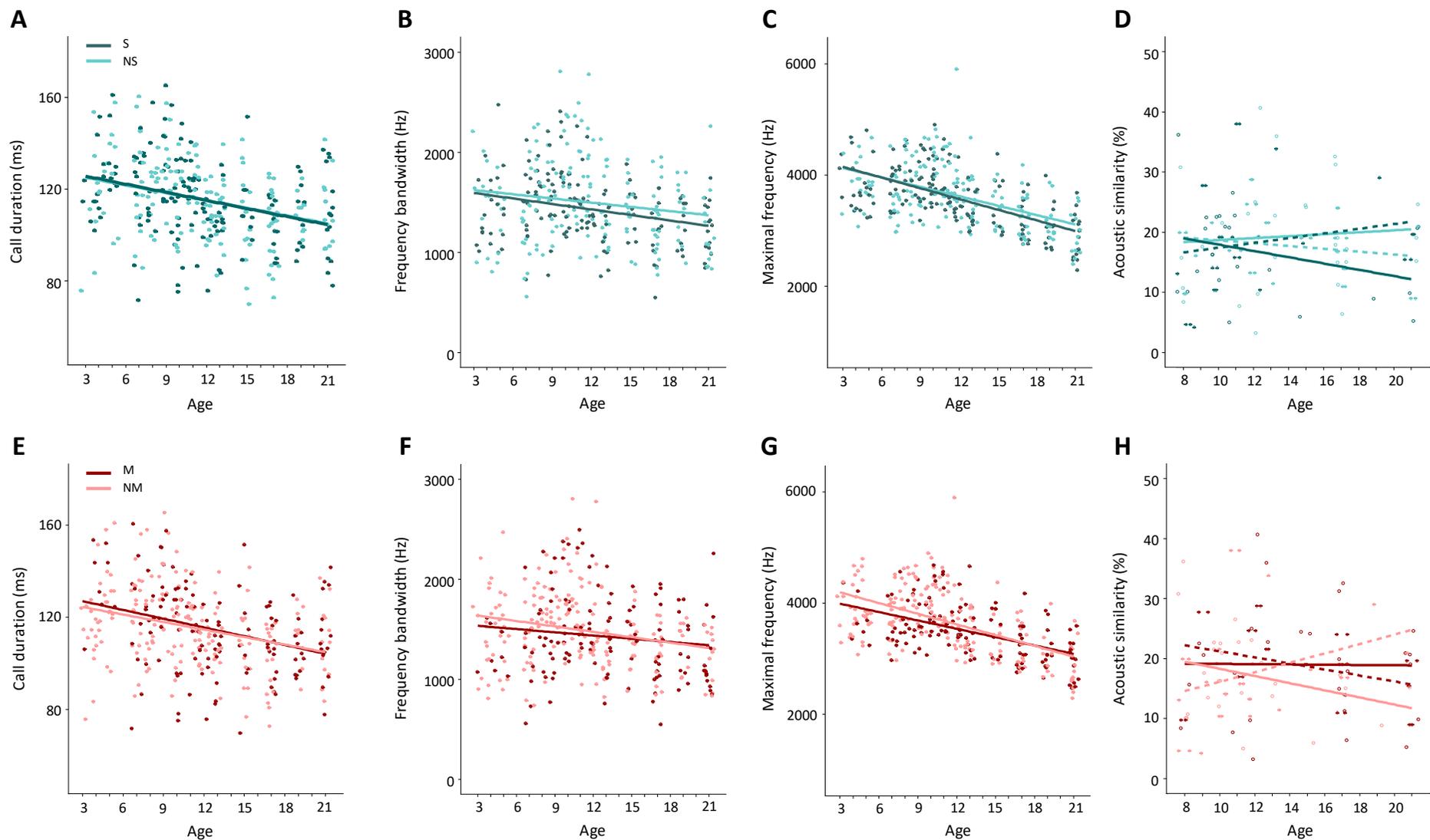


Figure 2. Maternal perinatal influences on the development of contact calls' acoustic features from age 3 to age 21. (A-D) Influence of the prenatal stimulation. (E-H) Postnatal influence of the maternal presence during the first eleven days of life. (A, E) Call duration (ms); (B, F) Frequency bandwidth (Hz); (C, G) Maximal frequency (Hz). Dots represent individual means for each day. (D, H) Developmental changes of the percentage of intra-pair (dotted lines, filled dots) and inter-pair (full lines, open dots) acoustic similarity from D8 to D21. Trend curves are linear regressions.

Table 1. Statistical analysis of developmental changes for rally calls and contact calls.

Rally calls	Call duration			Frequency modulation			Mean frequency			Wiener entropy		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Postnatal group	1.08	1	0.30	0.14	1	0.71	6.74	1	0.009	1.73	1	0.19
Prenatal group	1.08	1	0.30	1.37	1	0.24	0.04	1	0.84	0.21	1	0.65
Sex	1.14	1	0.29	0.14	1	0.71	2.77	1	0.10	0.27	1	0.60
Age	70.55	1	< 0.0001	1850.08	1	< 0.0001	24682.46	1	< 0.0001	2866.49	1	< 0.0001
Postnatal group*Age	48.14	1	< 0.0001	104.97	1	< 0.0001	328.79	1	< 0.0001	578.51	1	< 0.0001
Prenatal group*Age	36.06	1	< 0.0001	4.53	1	0.03	10.16	1	0.001	35.87	1	< 0.0001
Sex*Age	4.90	1	0.0269	1.33	1	0.25	3.29	1	0.07	30.30	1	< 0.0001
Postnatal group*Prenatal group	0.03	1	0.86	0.69	1	0.41	0.43	1	0.51	3.08	1	0.08
Postnatal group*Sex	0.04	1	0.85	0.040	1	0.84	0.21	1	0.65	3.28	1	0.07
Prenatal group*Sex	0.83	1	0.36	6.27	1	0.01	0.97	1	0.33	0.24	1	0.63

Contact calls	Call duration			Frequency bandwidth			Maximal frequency			Acoustical similarity		
	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value	χ^2	df	p-value
Postnatal group	0.18	1	0.67	0.39	1	0.53	0.11	1	0.74	0.74	1	0.39
Prenatal group	0.24	1	0.63	0.35	1	0.55	0.10	1	0.75	1.0	1	0.33
Sex	0.03	1	0.88	9.52	1	0.002	0.49	1	0.48	2.5	1	0.12
Age	76.00	1	< 0.0001	121.69	1	< 0.0001	1795.55	1	< 0.0001	0.90	1	0.34
Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.03	1	0.87
Postnatal group*Age	2.78	1	0.10	9.29		0.002	23.15	1	< 0.0001	4.33	1	0.04
Prenatal group*Age	8.77	1	0.003	15.81	1	< 0.0001	0.93	1	0.33	3.40	1	0.07
Sex*Age	13.44	1	0.0003	20.43	1	< 0.0001	2.25	1	0.13	9.38	1	0.002
Comparison level*Age	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.57	1	0.21
Postnatal group*Prenatal group	1.29	1	0.26	1.17	1	0.28	1.76	1	0.19	1.42	1	0.23
Postnatal group*Sex	1.55	1	0.21	0.004	1	0.95	0.38	1	0.60	2.88	1	0.09
Prenatal group*Sex	0.11	1	0.74	0.59	1	0.44	2.97	1	0.09	14.06	1	0.23
Postnatal group*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.02	1	0.90
Prenatal group*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.48	1	0.01
Sex*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.22	1	0.27
Postnatal group*Age*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13.21	1	0.0003
Prenatal group*Age*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.56	1	0.003
Sex*Age*Comparison level	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.19	1	0.07

Significant results (linear models, $p < 0.05$) are in bold. (-) for factors not included in the statistical model.

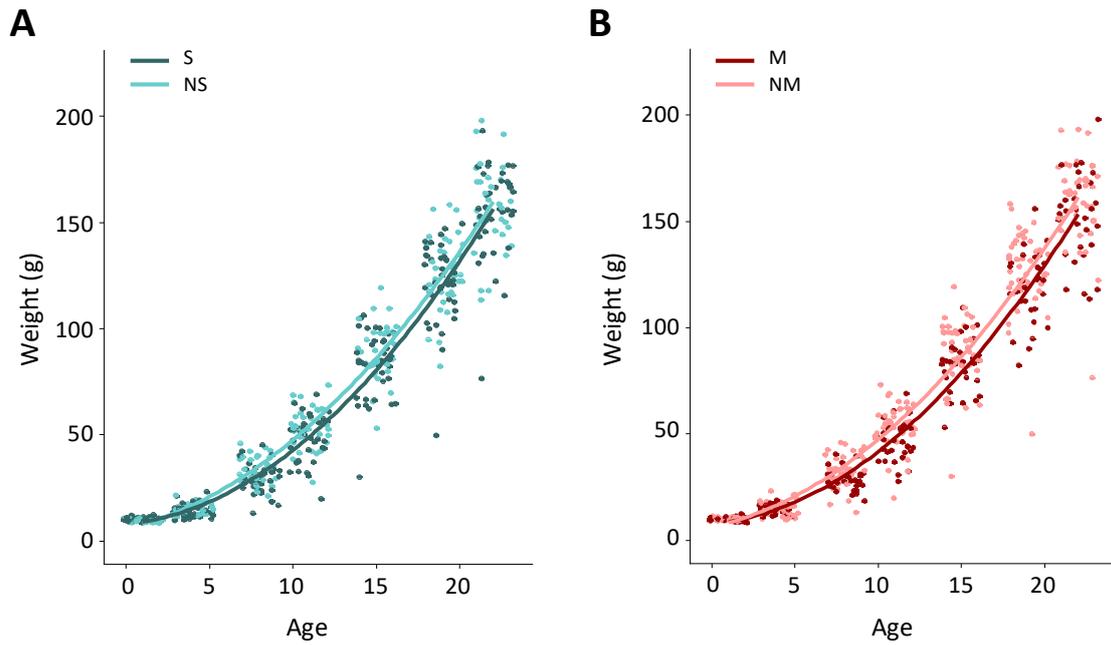


Figure 3. Influence (A) of the prenatal stimulation and (B) of the mother presence on the chicks' growth from age 1 to age 22.

Table 2. Statistical analysis of chicks growth.

<i>Explanatory variables</i>	<i>Sqrt(Weight)</i>		
	χ^2	<i>df</i>	<i>p-value</i>
Postnatal group	3.57	1	0.06
Prenatal group	2.05	1	0.15
Sex	0.66	1	0.42
Age	22110.52	1	< 0.0001
Postnatal group*Age	5.34	1	0.02
Prenatal group*Age	1.43	1	0.23
Sex*Age	4.59	1	0.03
Postnatal group*Prenatal group	1.67	1	0.20
Postnatal group*sex	0.53	1	0.47
Prenatal group*sex	1.76	1	0.19

Significant results (linear models, $p < 0.05$) are in bold.

Characterisation of chick's behavioural profiles

A PCA was constructed on the 13 main behavioural measures (Table S3), to obtain a score of emotivity and sociality for each chick. The first four components accounted for 68.65 % of the total variance.

The first (37.92 % of variance) and the third (9.71 % of variance) components represent the emotional profile of the quails, positive loadings being associated with an active emotivity profile (behaviours associated with high locomotor activity), in contrast to the negative loadings rather associated with a passive emotivity profile (associated with low locomotor activity). The second component (13.04 % of variance) characterised the social motivation of the young, with a stronger social motivation for positive loadings. Finally, the fourth component (7.97 % of variance) represented the intrinsic emotivity, with more emotional individuals for positive loadings.

The analysis of the individuals' coordinates did not reveal any differences of emotivity or of sociality between the S and NS chicks (Figure 4A; Table 3, LMM: *prenatal group*). In contrast, there was an intrinsic difference in emotivity (PC4) between M and NM chicks, with M chicks being less emotional than NM ones (Figure 4B; Table 3, LMM: *postnatal group*). Sex of the individuals did not influence their emotivity or their social motivation (Table 3, LMM: *sex*).

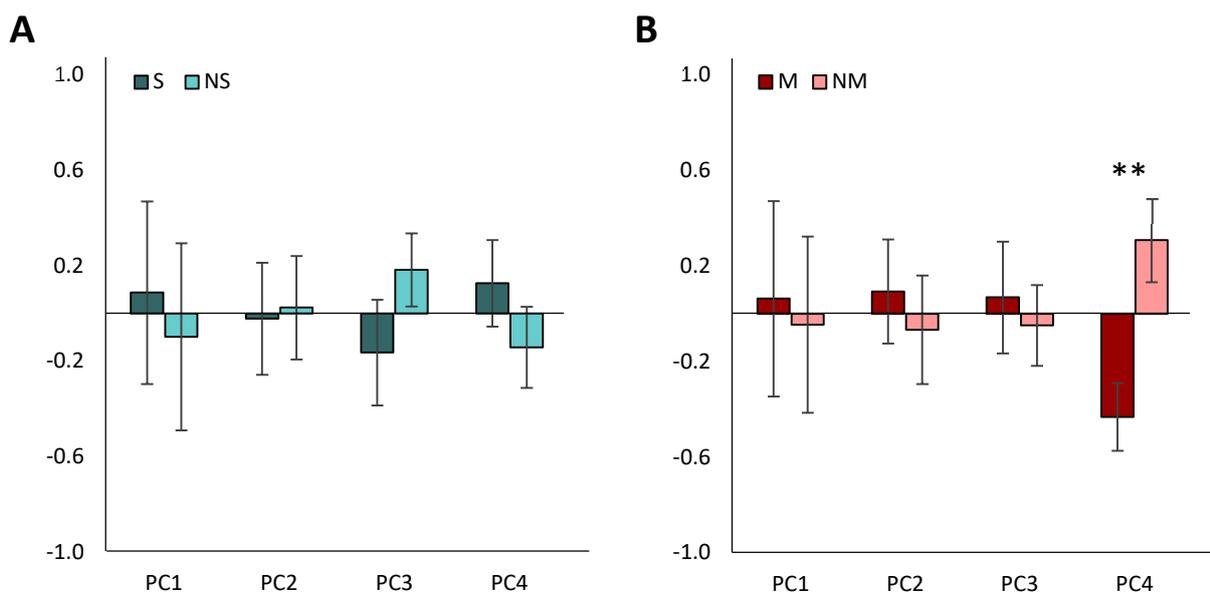


Figure 4. Effects of maternal influences on the emotivity and the sociality of the chicks. A). Scores of stimulated and non-stimulated chicks. B). Scores of mothered and non-mothered chicks. ** $p < 0.01$.

Table 3. Statistical analysis of the effects of prenatal and postnatal maternal influences on the chicks' emotivity and social motivation.

<i>Explanatory variables</i>	PC1			PC2			PC3			PC4		
	χ^2	df	<i>p-value</i>									
Postnatal group	0.005	1	0.94	0.13	1	0.72	0.17	1	0.68	9.50	1	0.002
Prenatal group	0.11	1	0.74	0.007	1	0.93	1.50	1	0.22	1.43	1	0.23
Sex	2.74	1	0.09	1.24	1	0.27	0.02	1	0.89	0.19	1	0.67
Postnatal group*Prenatal group	1.17	1	0.28	3.33	1	0.07	1.87	1	0.17	0.44	1	0.51
Postnatal group*Sex	0.02	1	0.90	1.28	1	0.26	2.13	1	0.15	1.009	1	0.32
Prenatal group*Sex	2.51	1	0.11	0.10	1	0.76	0.02	1	0.88	0.04	1	0.85

Significant results (linear models, $p < 0.05$) are in bold.

DISCUSSION

The aim of this study was to explore perinatal maternal influences on chick's vocal development in a *Galliform*, the Japanese quail. We show that the acoustic structure of two highly social vocalizations, the rally call and the contact call, can be modulated through maternal influences before and after hatching. The stimulation with the maternal cooing call during the last days of incubation and the maternal presence during the first days of life appear as two influential factors likely to guide the vocal ontogeny of the young.

Interaction between prenatal and postnatal maternal influences

A surprising result is that we did not observe any significant interaction between prenatal and postnatal maternal influences. Yet, in natural conditions, prenatal and postnatal influences are not independent: they act together to modulate the development of individuals. Indeed, several studies have shown that postnatal living conditions can mediate prenatal influences. Most of this work has been done in mammals and has explored the effects of maternal care on the remediation of the effects a prenatal stress (Del Cerro et al., 2010; Pérez-Laso et al., 2013). In contrast, few studies have explored the interaction between prenatal and postnatal environments in birds, and in another context than stressful situations (but see Giordano et al., 2014). In addition, the effects of both developmental periods on vocal development have received little attention to date.

Nevertheless, in the bobwhite quail, Harshaw and Lickliter (2011) have found that hearing preferences of young are influenced by vocalisations perceived during both prenatal and postnatal stages. Prenatal exposure to a heterospecific maternal call (Japanese quail) induced a loss of species-specific preferences. If coupled with postnatal exposure to same call, chicks showed a preference for non-specific calls. In addition, Green and Adkins (1974) have shown that pre- and postnatal auditory stimulation modifies the vocal behaviour of chicks in the Japanese quail. Young stimulated with a 2-kHz tone at the embryonic stage had a lower rate of vocal production than those exposed to the tone during both the prenatal and the postnatal phases. In our study, we took a step further in exploring the interaction between prenatal and postnatal influences on vocal behaviour by showing that, in our case, there was no synergistic effect of the pre- and post-natal exposure to maternal signals on vocal development.

Influences of a prenatal auditory stimulation with maternal calls

In *Galliformes*, previous works have shown the effects of prenatal exposure to maternal vocalisations on postnatal auditory preferences (Fält, 1981; Reynolds and Lickliter, 2004). Our results show that prenatal exposure to maternal cooing calls can also affect the vocal development of young in the Japanese quail.

During the mothering period, the rally calls of the stimulated chicks were longer, more modulated in frequency and with a stronger Wiener entropy. They also showed a lower frequency. After separation with the mother, the effect for the duration was maintained and the difference in mean frequency have increased. Finally, we observed an opposite effect for the frequency modulation and the Wiener entropy. Regarding the contact calls, we found that stimulated chicks had a lower frequency bandwidth throughout development and a slower decrease of calls' duration.

Behavioural tests and growth monitoring performed during this study suggest that acoustical differences observed between stimulated and non-stimulated chicks may not reflect influences of the internal state of the young.

Recently, the importance of prenatal exposure of incubation calls on song learning has been highlighted in an oscine species, the zebra finch (Katsis et al., 2018). The authors suggest an effect of the early auditory experience on tutor choice. In our study, stimulated and non-stimulated chicks may perceive their auditory environment differently after hatching. Indeed, it has been shown that prenatal auditory stimulation can influence neural development and especially the auditory system in birds (Chaudhury et al., 2013; Markham et al., 2008). Prenatal exposure to maternal cooing calls, by stimulating the auditory system, could also increase auditory discrimination and influence vocal production after hatching. In the Superb Fairy-wren, prenatal discrimination abilities have recently been shown to correlate positively with vocal learning (Kleindorfer et al., 2018).

Influences of the maternal presence on chick's vocal development

We observed that the absence of the mother could affect the acoustic properties of chicks' calls. During the mothering period, the rally calls from the mothered chicks were longer and higher-pitched than those of non-mothered chicks. They also showed a lower Wiener

entropy. After emancipation, some of these effects, for example on the mean frequency, waned. Other effects on the contrary appeared: frequency modulation for example became less steep in mothered chicks than in non-mothered ones. Finally, we found an opposite effect for the duration of the calls and their Wiener entropy. Similarly, the contact calls of the mothered chicks during the mothering period differed from those of the non-mothered chicks by their frequency parameters.

Several hypotheses could explain the differences in the vocal development of mothered and non-mothered chicks.

First, some of these differences may reflect maternal influences on other phenotypic traits than the vocal behaviour. In fact, during this study, we observed an effect of mothering on the growth and emotions of the chicks. Mothered chicks showed slower growth compared to non-mothered ones. Thus, young from both experimental groups probably had different degrees of maturation, including that of the vocal apparatus. As a result, the higher frequency of rally calls of mothered chicks may be linked to their lower weight. Indeed, several studies have shown a negative correlation between body size or body mass and several types of calls in different species (birds: Laiolo et al., 2004; mammals: Reby and McComb, 2003; reptiles: Chabert et al., 2015).

The emotional and motivational states of an individual may also affect the acoustic structure of its vocalizations as it has been demonstrated in several mammalian species (Briefer, 2012) and in some bird species (Perez et al., 2012). The analysis of the behavioural responses of our quails during emotional tests did not reveal a difference in social motivation, mainly characterized by the rate of rally calls in isolation. However, previous work has shown that mothered chicks presented a stronger social motivation than non-mothered ones (Richard-Yris et al., 2005). For demonstrating that, using ethological tests measuring specifically social motivation, like the runway test, should be more appropriate (Aigueperse et al., 2017). In this test, the individual is placed on a corridor at the end of which congeners of the same age are maintained. The latency to join the congeners, the time spent nearby and the behaviours expressed make it possible to evaluate its social motivation.

Although we did not show a difference in social motivation, we did observe a lower emotivity in mothered than in non-mothered chicks, with shorter duration of tonic immobility

in mothered chicks. Other studies have shown that the presence of the mother after hatching affects the emotional state of the young in *Galliformes* (Campo et al., 2014; Perré et al., 2002; Roden and Wechsler, 1998). In the literature, it is well established that the emotional state modulates the frequency parameters of the calls and more particularly the vocalizations with negative emotional valence (Briefer, 2012). For rally calls, we observed higher frequencies for mothered chicks. We can imagine that mothered chicks, which were sensitive to mother isolation may have been more stressed in our experimental setting than non-mothered chicks. Thus, non-vocal phenotypic differences between mothered and non-mothered chicks could partly explain the differences in vocal development that we observed in our study.

Second, the mother may influence the vocal development of the young by providing a model to copy. The mothered chicks could thus actively change the structure of their vocalisations, through processes of convergence or imitation similar to those observed in songbirds (Brainard and Doupe, 2002; Petkov and Jarvis, 2012). The analysis of vocal similarity suggest that such an influence is conceivable. Indeed, during the mothering period, we observed a higher intra-pair similarity among mothered chicks than among non-mothered chicks. This result could reflect a vertical transmission from the mother to her young. Such an effect of the mother could be facilitated by a modulation of the vocalizations according to the context in the mother too: in humans and recently in birds (Chen et al., 2016), it was evidenced that adults change the acoustic structure of their vocalizations when directing them to a young individual, the so-called Infant Directed Speech in humans (Liu et al., 2003). However, this strong intra-pair similarity may be the result of a synchronizing effect of the mother on the general development of young, including growth, rhythms, temperament or cognitive abilities. The fact that the inter-pair similarity of the mothered chicks was higher than that of the non-mothered chicks is in line with this hypothesis. Moreover, we observed an increase of intra-pair similarity along development for non-mothered chicks. This result suggests a horizontal transmission in non-mothered chicks. Mutual influence of young in a brood has been reported in songbirds, such as the European starling (Chaiken et al., 1997). However, the intra-pair similarity of the mothered chicks decreased with age, which rather suggests an individualisation of the contact calls within the brood. In the Japanese quail, the existence of an individual signature encoded in contact calls has been shown in adulthood but it has never been studied at a young age (Guyomarc'h, 1974).

Finally, we also stressed differences in vocal development by sex. Thus, after the mothering period, females' rally calls were longer and less noisy than those of males, and their contact calls were less frequency-modulated throughout the whole development. These effects may reflect physiological differences between males and females. Indeed, we did not observe any interaction between sex and mothering for both rally calls and contact calls. However, the growth rate was not the same between males and females. The maturation of the vocal tract of the two sexes could therefore differ in speed (Ballintijn and Ten Cate, 1997). Moreover, different levels of androgens in the two sexes could also modulate differentially the structure of vocalizations.

In conclusion, our study challenges the idea that in species described as non-vocal learners vocal development is under genetic influence and is insensitive to the social environment. Our results are in line with work done in non-human primates that has demonstrated the importance of social interactions on the vocal development of young (Gultekin and Hage, 2017). They therefore invite us to reconsider the classical model that opposes vocal learners to non-vocal learners (Petkov and Jarvis, 2012).

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Caroline Rébillard for her help in data extraction and we would like to thank Céline Nicolle and Léa Forestier for the animal care. We also thank Stéphane Louazon and Fouad Nassur for technical assistance.

REFERENCES

- Adret, P.** (2012). Call development in captive-reared Pied Avocets, *Recurvirostra avosetta*. *J. Ornithol.* 153, 535–546.
- Adret-Hausberger, M.** (1983). Variations dialectales des sifflements de l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) sédentaire en Bretagne. *Z. Tierpsychol.* 62, 55–71.
- Aigueperse, N., Calandreau, L. and Bertin, A.** (2013). Maternal diet influences offspring feeding behavior and fearfulness in the precocial chicken. *PLoS One* 8, e77583.

- Aigueperse, N., Pittet, F., de Margerie, E., Nicolle, C., Houdelier, C. and Lumineau, S. (2017).** Brood size can influence maternal behaviour and chick's development in precocial birds. *Behav. Processes* 138, 96–104.
- Baer, J., Lansford, R. and Cheng, K. (2015).** Chapter 22 - Japanese Quail as a Laboratory Animal Model. In *Laboratory Animal Medicine: Third Edition*, pp. 1087–1108. Academic Press.
- Ballintijn, M. R. and Ten Cate, C. (1997).** Vocal Development and Its Differentiation in a Non-Songbird: the Collared Dove (*Streptopelia Decaocto*). *Behaviour* 134, 595–621.
- Baptista, L. F. and Petrinovich, L. (1984).** Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Anim. Behav.* 32, 172–181.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2014).** Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. Retrieved from <http://arxiv.org/abs/1406.5823>
- Bertin, A. and Richard-Yris, M. A. (2005).** Mothering during early development influences subsequent emotional and social behaviour in Japanese quail. *J. Exp. Zool. Part A Comp. Exp. Biol.* 303, 792–801.
- Brainard, M. S. and Doupe, A. J. (2002).** What songbirds teach us about learning. *Nature* 417, 351–8.
- Briefer, E. F. (2012).** Vocal expression of emotions in mammals: Mechanisms of production and evidence. *J. Zool.* 288, 1–20.
- Brua, R. B., Nuechterlein, G. L. and Buitron, D. (1996).** Vocal Response of Eared Grebe Embryos to Egg Cooling and Egg Turning. *Auk* 113, 525–533.
- Campo, J. L., Dávila, S. G. and Gil, M. G. (2014).** Comparison of the tonic immobility duration, heterophil to lymphocyte ratio, and fluctuating asymmetry of chicks reared with or without a broody hen, and of broody and non-broody hens. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 151, 61–66.
- Chabert, T., Colin, A., Aubin, T., Shacks, V., Bourquin, S. L., Elsey, R. M., Acosta, J. G. and Mathevon, N. (2015).** Size does matter: Crocodile mothers react more to the voice of smaller offspring. *Sci. Rep.* 5, 15547.
- Chaiken, M. L., Gentner, T. Q. and Hulse, S. H. (1997).** Effects of Social Interaction on the

Development of Starling Song and the Perception of These Effects by Conspecifics. *J. Comp. Psychol.* 111, 379–392.

Chaudhury, S., Nag, T. C., Jain, S. and Wadhwa, S. (2013). Role of sound stimulation in reprogramming brain connectivity. *J. Biosci.* 38, 605–614.

Chen, Y., Matheson, L. E., and Sakata, J. T. (2016). Mechanisms underlying the social enhancement of vocal learning in songbirds. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 113(24), 6641–6646.

Christians, J. K. (2002). Avian egg size: Variation within species and inflexibility within individuals. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 77, 1–26.

Colombelli-Négre, D., Hauber, M. E. and Kleindorfer, S. (2014). Prenatal learning in an Australian songbird: habituation and individual discrimination in superb fairy-wren embryos. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 20141154–20141154.

Colombelli-Négre, D., Hauber, M. E., Robertson, J., Sulloway, F. J., Hoi, H., Griggio, M. and Kleindorfer, S. (2012). Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. *Curr. Biol.* 22, 2155–2160.

Colombelli-Négre, D. and Kleindorfer, S. (2017). Prenatal environment affects embryonic response to song. *Biol. Lett.* 13, 20170302.

Colombelli-Négre, D., Webster, M. S., Dowling, J. L., Hauber, M. E. and Kleindorfer, S. (2016). Vocal imitation of mother's calls by begging Red-backed Fairywren nestlings increases parental provisioning. *Auk* 133, 273–285.

Del Cerro, M. C. R., Pérez-Laso, C., Ortega, E., Martín, J. L. R., Gómez, F., Pérez-Izquierdo, M. A. and Segovia, S. (2010). Maternal care counteracts behavioral effects of prenatal environmental stress in female rats. *Behav. Brain Res.* 208, 593–602.

Derégnaucourt, S., Saar, S. and Gahr, M. (2009). Dynamics of crowing development in the domestic Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 2153–2162.

Edgar, J., Held, S., Jones, C. and Troisi, C. (2016). Influences of maternal care on chicken welfare. *Animals* 6, 2.

Fält, B. (1981). Development of responsiveness to the individual maternal “clucking” by

domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Behav. Processes* 6, 303–317.

Formanek, L., Richard-Yris, M., Houdelier, C. and Lumineau, S. (2009). Epigenetic Maternal Effects on Endogenous Rhythms in Precocial Birds. *Chronobiol. Int.* 26, 396–414.

Fox, J. and Weisberg, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Sage 2016.

Giordano, M., Groothuis, T. G. G. and Tschirren, B. (2014). Interactions between prenatal maternal effects and posthatching conditions in a wild bird population. *Behav. Ecol.* 25, 1459–1466.

Gottlieb, G. (1965). Prenatal auditory sensitivity in chickens and ducks. *Science.* 147, 1596–1598.

Green, J. A. and Adkins, E. K. (1974). The Effects of Prenatal and Postnatal Auditory Stimulation on Early Vocalization and Approach Behavior in the Japanese Quail (*Coturnix Coturnix Japonica*). *Behaviour* 52, 145–153.

Groothuis, T. G. G., Müller, W., von Engelhardt, N., Carere, C. and Eising, C. (2005). Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 29, 329–352.

Gross, M. R. (2005). The evolution of parental care. In *Quarterly Review of Biology*, pp. 37–45.

Guibert, F., Lumineau, S., Kotrschal, K., Möstl, E., Richard-Yris, M. A. and Houdelier, C. (2013). Trans-generational effects of prenatal stress in quail. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 20122368.

Guibert, F., Richard-Yris, M. A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Bertin, A., Petton, C., Möstl, E. and Houdelier, C. (2011). Unpredictable mild stressors on laying females influence the composition of Japanese quail eggs and offspring's phenotype. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 132, 51–60.

Gultekin, Y. B. and Hage, S. R. (2017). Limiting parental feedback disrupts vocal development in marmoset monkeys. *Nat. Commun.* 8, 1–9.

Guyomarc'h, J. (1974). Les Vocalisations des Gallinacés: structure des sons et des répertoires:

ontogenèse motrice et acquisition de leur sémantique. Thèse, Université de Rennes, France.

Guyomarc’h, J. C. and Guyomarc’h, C. (1996). Vocal communication in European quail; Comparison with Japanese quail. *Comptes Rendus l’Academie des Sci. - Ser. III.* 319, 827–834.

Harshaw, C. and Lickliter, R. (2011). Biased embryos: Prenatal Experience Alters the Postnatal Malleability of Auditory Preferences in Bobwhite Quail. *Dev. Psychobiol.* 53, 291–302.

Hayward, L. S., Satterlee, D. G. and Wingfield, J. C. (2005). Japanese quail selected for high plasma corticosterone response deposit high levels of corticosterone in their eggs. *Physiol. Biochem. Zool.* 78, 1026–1031.

Heaton, M. B. (1972). Prenatal auditory discrimination in the wood duck (*Aix sponsa*). *Anim. Behav.* 20, 421–424.

Henry, L., Le Cars, K., Mathelier, M., Bruderer, C. and Hausberger, M. (2008). The use of a mirror as a “social substitute” in laboratory birds. *Comptes Rendus - Biol.* 331, 526–531.

Jones, R. B. (1986). The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review. *Worlds. Poult. Sci. J.* 42, 82–96.

Jones, R. B., Mills, A. D. and Faure, J. M. (1991). Genetic and experiential manipulation of fear-related behavior in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*). *J. Comp. Psychol.* 105, 15–24.

Katsis, A. C., Davies, M. H., Buchanan, K. L., Kleindorfer, S., Hauber, M. E. and Mariette, M. M. (2018). Prenatal exposure to incubation calls affects song learning in the zebra finch. *Sci. Rep.* 8, 1–10.

Kleindorfer, S., Evans, C., Hauber, M. E. and Colombelli-Négrel, D. (2018). Could prenatal sound discrimination predict vocal complexity later in life? *BMC Zool.* 3, 11.

Konishi, M. (1963). The Role of Auditory Feedback in the Vocal Behavior of the Domestic Fowl. *Z. Tierpsychol.* 20, 349–367.

Laiolo, P., Rolando, A., Delestrade, A. and De Sanctis, A. (2004). Vocalizations and morphology: interpreting the divergence among populations of Chough *Pyrrhocorax*

pyrrhocorax and Alpine Chough *P. graculus*. *Bird Study* 51, 248–255.

Lemasson, A., Gautier, J. P. and Hausberger, M. (2003). Vocal similarities and social bonds in Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*). *Comptes Rendus - Biol.* 326, 1185–1193.

Liu, H.-M., Kuhl, P. K. and Tsao, F.-M. (2003). An association between mothers' speech clarity and infants' speech discrimination skills. *Dev. Sci.* 6, F1–F10.

Mariette, M. M. and Buchanan, K. L. (2016). Prenatal acoustic communication programs protect offspring for high posthatching temperatures in a songbird. *Science*. 353, 812–814.

Markham, R. G., Shimizu, T. and Lickliter, R. (2008). Extrinsic embryonic sensory stimulation alters multimodal behavior and cellular activation. *Dev. Neurobiol.* 68, 1463–1473.

Miller, P. J. O. and Bain, D. E. (2000). Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, *Orcinus orca*. *Anim. Behav.* 60, 617–628.

Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M. and Faure, J. M. (1997). The Behavior of the Japanese or Domestic Quail *Coturnix japonica*. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 21, 261–281.

Mills, A. D. and Faure, J. M. (1991). Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *J. Comp. Psychol.* 105, 25–38.

Montevecchi, W. A. and Noel, P. E. (1978). Temporal effects of mirror-image stimulation on pecking and peeping in isolate, pair- and group-reared domestic chicks. *Behav. Biol.* 23, 531–535.

Müller, W., Eising, C. M., Dijkstra, C. and Groothuis, T. G. G. (2002). Sex differences in yolk hormones depend on maternal social status in leghorn chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 2249–2255.

Nottebohm, F. and Nottebohm, M. E. (1971). Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened ring doves (*Streptopelia risoria*). *Anim. Behav.* 19, 313–327.

Orcutt, F. S. J. and Orcutt, A. (1976). Nesting and Parental Behavior in Domestic Common Quail. *Auk* 93, 135–141.

Perez, E. C., Elie, J. E., Soulage, C. O., Soula, H. A., Mathevon, N. and Vignal, C. (2012). The

acoustic expression of stress in a songbird: Does corticosterone drive isolation-induced modifications of zebra finch calls? *Horm. Behav.* **61**, 573–581.

Pérez-Laso, C., Ortega, E., Martín, J. L. R., Pérez-Izquierdo, M. A., Gómez, F., Segovia, S. and Del Cerro, M. C. R. (2013). Maternal care interacts with prenatal stress in altering sexual dimorphism in male rats. *Horm. Behav.* **64**, 624–633.

Perré, Y., Wauters, A. M. and Richard-Yris, M. A. (2002). Influence of mothering on emotional and social reactivity of domestic pullets. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **75**, 133–146.

Petkov, C. I. and Jarvis, E. (2012). Birds, primates, and spoken language origins: behavioral phenotypes and neurobiological substrates. *Front. Evol. Neurosci.* **4**, 12.

Price, P. H. (1979). Developmental determinants of structure in zebra finch song. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **93**, 260–277.

R Core Team (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Found. Stat. Comput.* **1**, 409.

Reas, C. and Fry, B. (2015). *Getting Started with Processing: A Hands-On Introduction to Making Interactive Graphics*.

Reby, D. and McComb, K. (2003). Anatomical constraints generate honesty: Acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Anim. Behav.* **65**, 519–530.

Reynolds, G. D. and Lickliter, R. (2004). Modified prenatal sensory stimulation influences postnatal behavioral and perceptual responsiveness in bobwhite quail chicks (*Colinus virginianus*). *J. Comp. Psychol.* **118**, 172–178.

Richard, J. P. (1991). Sound analysis and synthesis using an amiga micro-computer. *Bioacoustics* **3**, 45–60.

Richard-Yris, M. A., Michel, N. and Bertin, A. (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Dev. Psychobiol.* **46**, 1–12.

Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., and Firth, D. (2019). Package “MASS”. Cran R, 1–169.

Roden, C. and Wechsler, B. (1998). A comparison of the behaviour of domestic chicks reared

- with or without a hen in enriched pens. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 55, 317–326.
- Rogers, L. J.** (2012). The two hemispheres of the avian brain: Their differing roles in perceptual processing and the expression of behavior. *J. Ornithol.* 153, 61–74.
- Rotella, J. J. and Ratti, J. T.** (1988). Seasonal Variation in Gray Partridge Vocal Behavior. *Condor* 90, 304–310.
- Tanvez, A., Parisot, M., Chastel, O. and Leboucher, G.** (2008). Does maternal social hierarchy affect yolk testosterone deposition in domesticated canaries? *Anim. Behav.* 75, 929–934.
- Tchernichovski, O., Lints, T. J., Derégnaucourt, S., Cimenser, A. and Mitra, P. P.** (2004). Studying the song development process: Rationale and methods. In *Annals of the New York Academy of Sciences*, pp. 348–363. Blackwell Publishing Ltd.
- Tong, Q., McGonnell, I. M., Romanini, C. E. B., Bergoug, H., Roulston, N., Exadaktylos, V., ... and Garain, P.** (2015). Effect of species-specific sound stimulation on the development and hatching of broiler chicks. *Br. Poult. Sci.* 56, 143–148.
- Tuculescu, R. A. and Griswold, J. G.** (1983). Prehatching interactions in domestic chickens. *Anim. Behav.* 31, 1–10.
- Vieira, S. L. and Moran, E. T.** (1998). Broiler chicks hatched from egg weight extremes and diverse breeder strains. *J. Appl. Poult. Res.* 7, 392–402.
- Walcott, C., Mager, J. N. and Piper, W.** (2006). Changing territories, changing tunes: Male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Anim. Behav.* 71, 673–683.
- Wauters, A. M. and Richard-Yris, M. A.** (2002). Mutual influence of the maternal hen's food calling and feeding behavior on the behavior of her chicks. *Dev. Psychobiol.* 41, 25–36.
- Wolf, N. K., Bixby, J. L. and Capranica, R. R.** (1976). Prenatal experience and avian development: Brief auditory stimulation accelerates the hatching of Japanese quail. *Science.* 194, 959–960.

SUPPLEMENTARY METHOD

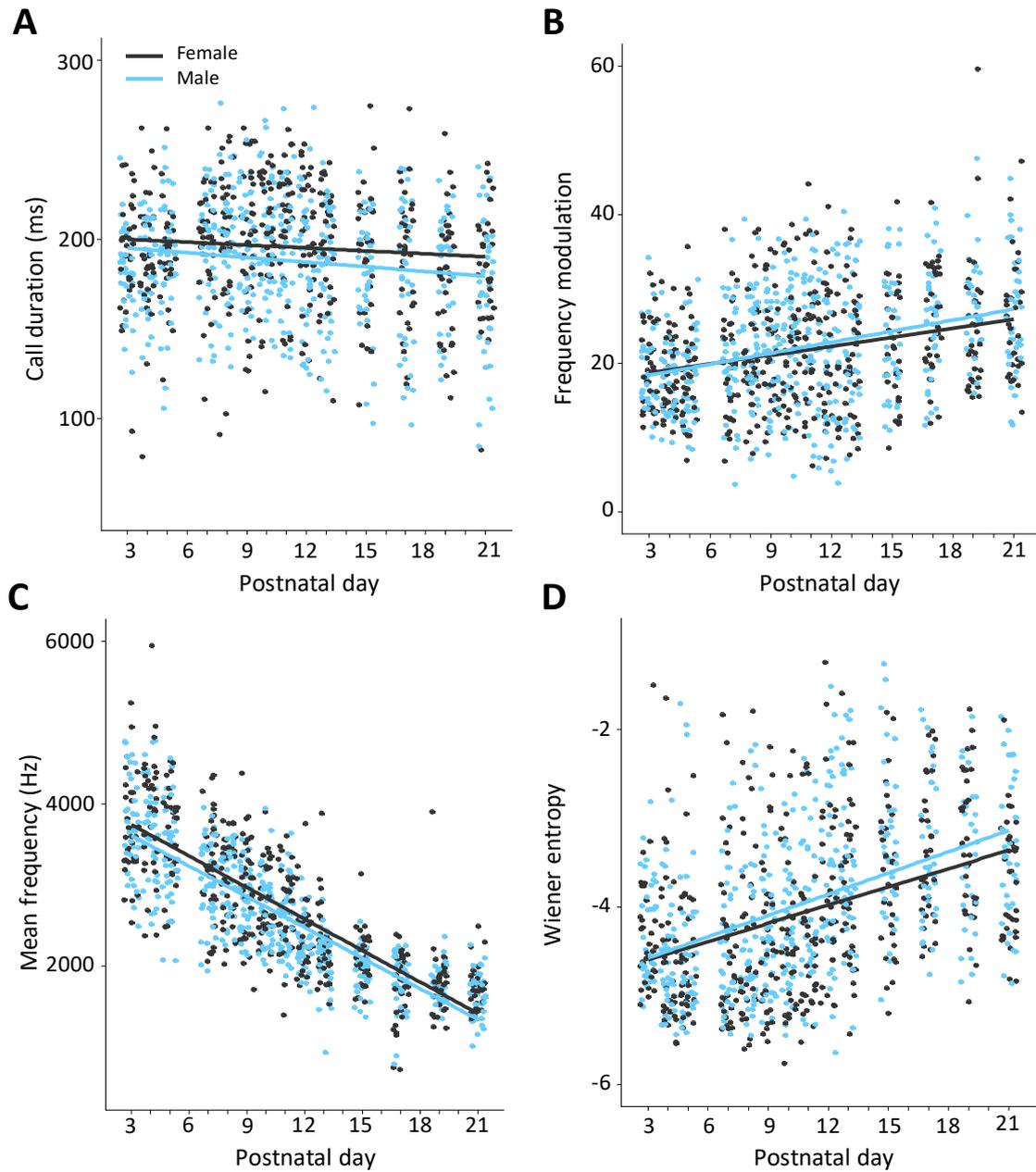


Figure S1. (A-D) Influence of sex on the evolution of the acoustic features of rally calls during development, from age 3 to age 21. (A) Call duration (ms); (B) Frequency Modulation; (C) Mean frequency (Hz); (D) Wiener entropy. Dots represent individual means for each day. Trends curves are linear regressions.

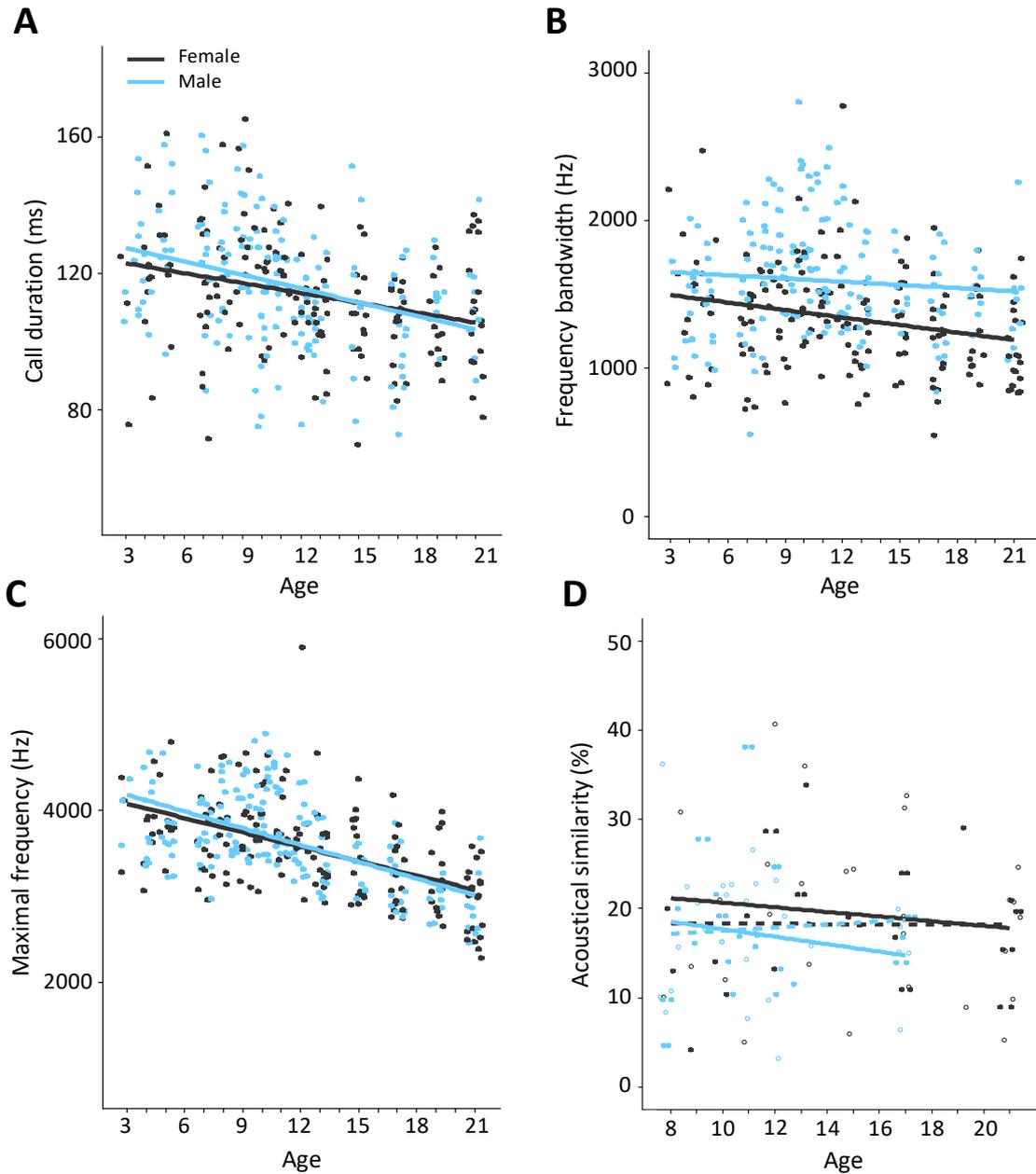


Figure S2. (A-C) Influence of sex on the evolution of the acoustic features of contact calls during development, from age 3 to age 21. (A) Call duration (ms); (B) Frequency bandwidth (Hz); (C) Maximal frequency (Hz). Dots represent individual means for each day. Trends curves are linear regressions. (D) Developmental changes of the percentage of intra-pair (dotted lines, filled dots) and inter-pair (full lines, open dots) acoustical similarity from D8 to D21. Trend curves are linear regressions.

Table S1. Maternal influences on the acoustical changes of the rally calls and the contact calls during chicks' vocal development.

Acoustical parameter ~ Postnatal group+ Prenatal group+ Sex+ Age+ Age:Postnatal group+ Age:Prenatal group+ Age:Sex+ Age:Prenatal day+ Postnatal group:Sex+ Prenatal group:Sex+ (1 Bird ID)+ (1 Pair ID)+ (Pair composition)												
Rally calls	Call duration			Frequency modulation			Mean frequency (sqrt)			Wiener entropy		
<i>Fixed Effects</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>
(Intercept)	197.912	8.96	22.10	24.79	2.02	12.28	52.21	0.97	53.72	-4.18	0.16	-26.24
Postnatal group - NM	-7.98	10.25	-0.78	-0.37	2.50	-0.15	-1.55	1.20	-1.30	0.13	0.20	0.68
Prenatal group - S	9.81	10.13	0.97	-6.63	2.50	-2.66	1.30	1.20	1.08	-0.23	0.20	-1.17
Sex - male	-1.93	10.35	-0.19	-2.77	2.58	-1.07	-0.74	1.20	-0.62	0.27	0.20	1.15
Age	-2.16	0.55	-3.94	1.69	0.12	14.65	-7.30	0.09	-81.54	0.48	0.01	33.51
Postnatal group - NM*Postnatal day	3.68	0.53	6.94	1.14	0.11	10.25	1.57	0.09	18.13	-0.33	0.01	-24.05
Prenatal group - S*Postnatal day	-3.09	0.52	-6.01	-0.23	0.11	-2.13	-0.27	0.08	-3.19	0.08	0.01	5.99
Sex - male*Postnatal day	-1.14	0.52	-2.21	0.13	0.11	1.15	-0.15	0.08	-1.81	0.07	0.01	5.50
Postnatal group - NM*Prenatal group - S	2.00	11.56	0.17	2.32	2.80	0.83	-0.91	1.38	-0.66	0.39	0.22	1.75
Postnatal group - NM*Sex - male	2.17	11.14	0.20	-0.56	2.80	-0.20	0.57	1.26	0.45	-0.40	0.22	-1.81
Prenatal group - S*Sex - male	-9.99	10.98	-0.91	6.92	2.76	2.50	-1.22	1.24	-0.98	0.12	0.22	0.49
Acoustical parameter ~ Postnatal group+ Prenatal group+ Sex+ Age+ Age:Postnatal group+ Age:Prenatal group+ Age:Sex+ Postnatal group:Prenatal group+ Postnatal group:Sex+ Prenatal group:Sex+ (1 Bird ID)+ (1 Pair ID)+ (Pair composition)												
Acoustical similarity ~ Postnatal group+ Prenatal group+ Sex+ Age+ Comparison level+ Age:Postnatal group+ Age:Prenatal group+ Age:Sex+ Age:Comparison level+ Postnatal group:Comparison level+ Prenatal group:Comparison level+ Postnatal group:Sex+ Postnatal group:Prenatal group+ Prenatal group:Sex+ Comparison level:Sex (1 Bird ID)+ (Pair composition)												
Contact calls	Call duration			Frequency bandwidtht			Maximal frequency			Acoustic similarity		
<i>Fixed Effects</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>	<i>Estimate</i>	<i>Std.Error</i>	<i>t-value</i>
(Intercept)	112.19	5.96	18.83	1367.60	129.54	10.56	3532.94	143.83	24.56	-1.03	0.14	-7.5
Postnatal group - NM	-1.62	7.44	-0.22	-161.82	161.33	-1.00	-222.93	178.15	-1.25	-0.25	0.21	-1.14
Prenatal group - S	-5.05	7.68	-0.66	-113.56	165.40	-0.69	-9.43	182.65	-0.05	-0.50	0.26	-1.92
Sex - male	5.28	7.31	0.72	311.45	156.54	1.99	184.21	184.43	1.00	-0.80	0.19	-4.24
Age	-3.09	1.20	-2.59	-148.13	20.99	-7.06	-335.93	21.82	-15.39	-0.13	0.13	-0.99
Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.09	0.17	-0.52
Postnatal group - NM*Age	-1.99	1.19	-1.67	-63.90	20.97	-3.05	-104.97	21.82	-4.81	-0.12	0.16	-0.76
Prenatal group - S*Age	3.30	1.11	2.96	77.60	19.52	3.98	19.58	20.28	0.97	-0.02	0.16	-0.15
Sex - male*Age	-3.97	1.08	-3.67	85.81	18.98	4.52	-29.58	19.71	-1.50	0.20	0.18	1.12
Comparison level - intra*Age	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.50	0.20	-2.67
Postnatal group - NM*Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0.02	0.21	-0.08
Prenatal group - S*Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.52	0.21	2.46
Postnatal group - NM*Sex - male	-9.93	7.97	-1.25	10.41	168.51	0.06	124.27	202.74	0.61	0.42	0.27	1.55
Postnatal group - NM*Prenatal group - S	10.01	8.80	1.14	206.63	191.06	1.08	271.41	204.57	1.33	-0.26	0.24	-1.09
Prenatal group - S*Sex - male	2.62	7.85	0.33	-127.36	166.17	-0.77	-346.77	201.34	-1.72	0.98	0.29	3.42
Sex - male*Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.27	0.20	1.33
Postnatal group - NM*Age*Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.69	0.21	3.32
Prenatal group - S*Age*Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.50	0.20	2.67
Sex - male*Age*Comparison level - intra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.38	0.23	1.62

Linear mixed models were applied on acoustical parameters of both rally calls and contact calls (lmer function from lme4 R package). A generalized mixed model was applied on the similarity index of the contact calls (glmmPQL function from MASS R package). Results were obtained with the summary function of R.

Table S2a. Influence of the mothering on vocal development of the rally calls. Slopes estimates for postnatal and prenatal groups, sex and comparison level's effects.

	Estimate	Std.Error	df	lower.CL	upper.CL	t.ratio	p-value
Rally calls							
Call duration							
M	-0.84	0.08	24197.74	-0.10	-0.68	-10.39	< 0.0001
NM	-0.12	0.06	24198.22	-0.25	0.01	-1.81	0.07
S	-0.78	0.07	24198.92	-0.92	-0.65	-11.32	< 0.0001
NS	-0.18	0.07	24197.89	-0.32	-0.03	-2.32	0.02
Female	-0.37	0.07	24194.75	-0.51	-0.23	-5.20	< 0.0001
Male	-0.59	0.07	24201.89	-0.74	-0.45	-7.96	< 0.0001
Frequency modulation							
M	0.32	0.02	24194.17	0.29	0.35	18.88	< 0.0001
NM	0.55	0.01	24194.54	0.52	0.57	39.98	< 0.0001
S	0.41	0.02	24194.97	0.38	0.44	28.25	< 0.0001
NS	0.46	0.02	24194.31	0.43	0.49	28.79	< 0.0001
Female	0.42	0.02	24192.09	0.40	0.45	28.42	< 0.0001
Male	0.45	0.02	24197.11	0.42	0.48	28.53	< 0.0001
Mean frequency (sqrt)							
M	-1.47	0.01	24211.28	-1.50	-1.45	-111.58	< 0.0001
NM	-1.17	0.01	24211.41	-1.19	-1.15	-109.99	< 0.0001
S	-1.35	0.01	24213.22	-1.37	1.32	-119.25	< 0.0001
NS	-1.29	0.01	24211.07	-1.32	-1.27	-105.16	< 0.0001
Female	-1.31	0.01	24204.81	-1.33	-1.28	-113.41	< 0.0001
Male	-1.34	0.01	24218.67	-1.36	-1.31	-110.05	< 0.0001
Wiener entropy							
M	0.11	0.002	24204.95	0.11	0.11	51.77	< 0.0001
NM	0.04	0.002	24205.78	0.04	0.05	25.92	< 0.0001
S	0.08	0.002	24206.72	0.08	0.09	46.84	< 0.0001
NS	0.07	0.002	24205.26	0.06	0.07	34.94	< 0.0001
Female	0.07	0.002	24200.27	0.07	0.07	37.69	< 0.0001
Male	0.08	0.002	24211.33	0.08	0.09	43.28	< 0.0001

Acoustical parameters of rally calls were analysed with linear mixed models (*lmer* function from *lme4* R package). Results were obtained with the *emmeans* function of R (from *emmeans* package). Significant

Table S2b. Influence of the mothering on vocal development of the contact calls. Slopes estimates for postnatal and prenatal groups, sex and comparison level's effects.

	Estimate	Std.Error	df	lower.CL	upper.CL	t.ratio	p-value
Contact calls							
Call duration							
M	-0.61	0.18	1766.00	-0.95	-0.26	-3.46	0.0005
NM	-0.96	0.12	1792.00	-1.19	-0.73	-8.22	< 0.0001
S	-0.49	0.14	1772.00	-0.77	-0.22	-3.50	0.0005
NS	-1.08	0.15	1792.00	-1.37	-0.79	-7.31	< 0.0001
Female	-0.43	0.15	1788.00	-0.72	-0.15	-3.00	0.003
Male	-1.14	0.14	1793.00	-1.41	-0.86	-8.12	< 0.0001
Frequency bandwidth							
M	-11.80	3.09	1785.00	-17.90	-5.75	-3.82	0.0001
NM	-23.20	2.05	1787.00	-27.20	-19.13	-11.29	< 0.0001
S	-10.60	2.47	1784.00	-15.40	-5.74	-4.29	< 0.0001
NS	-24.40	2.59	1789.00	-29.40	-19.30	-9.42	< 0.0001
Female	-25.10	2.53	1791.00	-30.10	-20.13	-9.90	< 0.0001
Male	-9.86	2.45	1784.00	-14.70	-5.04	-4.02	0.0001
Maximal frequency							
M	-60.60	3.21	1792.00	-66.90	-54.30	-18.85	< 0.0001
NM	-79.20	2.13	1777.00	-83.40	-75.10	37.24	< 0.0001
S	-68.20	2.57	1789.00	-73.20	-63.10	-26.52	< 0.0001
NS	-71.60	2.69	1778.00	-76.90	-66.40	-26.69	< 0.0001
Female	-67.30	2.64	1790.00	-72.40	-62.10	-25.52	< 0.0001
Male	-72.50	2.55	1774.00	-77.50	-67.50	-28.48	< 0.0001
Acoustical similarity							
M	-0.02	0.02	74	-0.06	0.03	-0.84	0.40
NM	0.03	0.02	74	-0.01	0.08	1.52	0.13
S	0.04	0.03	74	-0.02	0.09	1.27	0.21
NS	-0.02	0.02	74	-0.05	0.02	-1.10	0.28
Female	-0.04	0.02	74	-0.08	-0.001	-2.06	0.04
Male	0.06	0.03	74	0.0004	0.11	2.01	0.05
Inter-pair	-0.03	0.02	74	-0.07	0.02	-1.16	0.25
Intra-pair	0.04	0.02	74	-0.0004	0.09	1.98	0.05
M-inter	-0.01	0.03	74	-0.07	0.04	-0.40	0.69
NM-inter	-0.04	0.03	74	-0.10	0.02	-1.29	0.20
M-intra	-0.03	0.03	74	-0.08	0.03	-0.94	0.35
NM-intra	0.11	0.03	74	0.05	0.17	3.68	0.0004
M-female	-0.07	0.03	74	-0.11	-0.02	-2.62	0.01
NM-female	-0.01	0.02	74	-0.06	0.03	-0.52	0.60
M-male	0.03	0.03	74	-0.03	0.09	0.95	0.34
NM-male	0.08	0.03	74	0.02	0.15	2.50	0.02
S-inter	-0.03	0.03	74	-0.10	0.04	-0.84	0.40
NS-inter	-0.02	0.02	74	-0.07	0.03	-0.96	0.34
S-intra	0.10	0.03	74	0.03	0.17	3.01	0.004
NS-intra	-0.02	0.02	74	-0.06	0.03	-0.62	0.53
S-female	-0.01	0.03	74	-0.07	0.04	-0.42	0.68
NS-female	-0.07	0.02	74	-0.11	-0.02	-2.99	0.004
S-male	0.08	0.04	74	0.009	0.15	2.24	0.03
NS-male	0.03	0.03	74	-0.02	0.08	1.07	0.29
Female-intra	-0.03	0.02	74	-0.08	0.02	-1.11	0.27
Male-intra	0.11	0.04	74	0.04	0.18	3.12	0.003
Female-inter	-0.05	0.02	74	-0.10	-0.001	-2.04	0.05
Female-inter	-0.002	0.04	74	-0.07	0.07	-0.07	0.95

Acoustical parameters of contact calls were analysed with linear mixed models (lmer function from lme4 R package). A generalized mixed model was applied on the similarity index of the contact calls (glmmPQL function from MASS R package). Results were obtained with the emtrends function of R (from emmeans package). Significant results ($p \leq 0.05$) are in bold.

Table S3. Principal component analysis of the chicks' emotivity. Contribution of each parameter on the first four components are presented.

	PC1	PC2	PC3	PC4
Explained variance (%)	37.92	13.04	9.71	7.97
TI Duration	1.0071	0.2621	6.7537	60.1672
EM Calls latency	1.4798	38.4307	0.3764	0.0075
EM Calls number	1.525	41.896	1.9191	1.0775
EM Body latency	0.1413	4.7554	8.8307	0.8909
OF Steps latency	16.2587	0.1856	3.6086	0.0119
OF High observation	6.9294	3.1971	4.28	6.1726
OF Medium observation	15.9686	1.9689	4.9042	0.0192
OF Running	6.3584	0.3285	24.1883	8.9689
OF Exploration	8.6416	0.0693	27.1983	4.6983
OF Snorting	6.7086	0.4287	8.1807	6.8305
OF Defecation	6.6811	4.6592	8.5506	3.3825
OF Total distance moved	13.5745	2.8564	0.1944	7.3756
OF Duration in central zone	14.7259	0.962	1.015	0.3974

Abbreviation of behavioural tests are Tonic immobility (TI); Emergence test (EM); Open-field (OF).

CHAPITRE 5

Caractérisation des échanges vocaux mère-jeune

Synthèse du chapitre 5



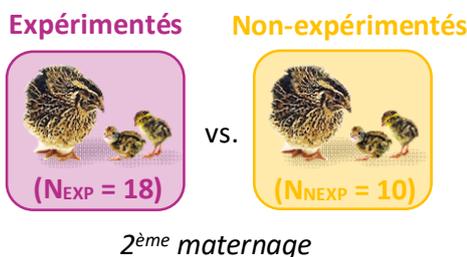
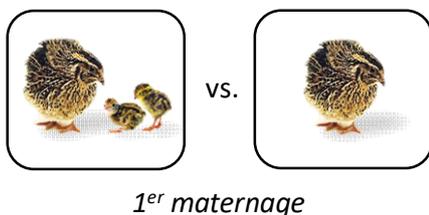
Comment se caractérisent les interactions vocales mère-jeune et comment se mettent-elles en place durant le développement ?

CONTEXTE

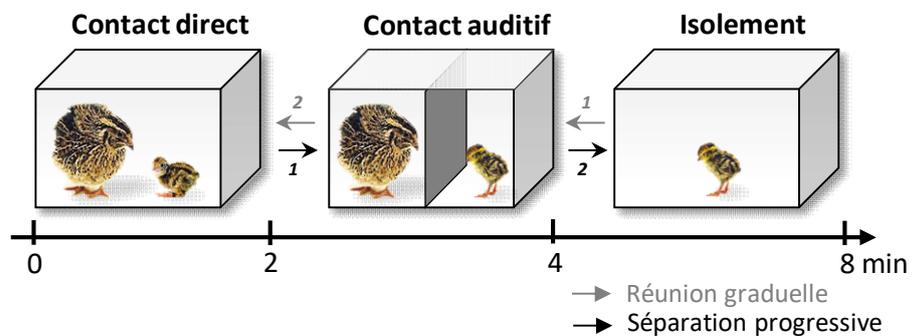
Chez un certain nombre d'espèces, les jeunes ne doivent pas seulement être capables de produire leurs vocalisations, mais ils doivent également les émettre en suivant des règles lors d'interactions vocales. Chez la caille japonaise, la communication mère-jeune intervient dans divers contextes mais ces interactions vocales n'ont jamais été étudiées. Dans le cadre de cette expérience, nous avons cherché à caractériser les échanges vocaux mère-jeune durant la période du maternage.

MÉTHODE

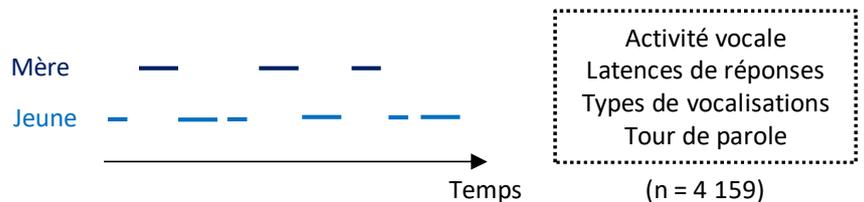
1 Groupes expérimentaux



2 Enregistrement vocal (J3 - J11)



3 Analyses acoustiques



RÉSULTATS (situation contact direct)

- L'expérience d'un premier maternage peut influencer certains traits du comportement vocal des mères.
- En présence d'une mère expérimentée, la production vocale du jeune est supérieure à celle de la mère.
- Les mères expérimentées expriment un répertoire vocal adapté aux échanges vocaux avec les jeunes (émission notamment de roucoulements).
- Les taux de chevauchements restent stables au cours du développement, indépendamment du groupe expérimental, et sont plutôt faibles au jeune âge.

CONCLUSION

Dans cette étude, nous avons caractérisé les échanges vocaux mère-jeune lors d'interactions directes. Nous montrons une influence de l'expérience du maternage sur le comportement vocal des mères, mais aussi des jeunes. En revanche, nous n'avons pas observé d'influence sur les tours de paroles et les taux de chevauchements étaient relativement faibles dès J3. Des analyses supplémentaires permettront d'explorer les effets d'une absence de contact visuel.

Chapitre 5

Mother-chick vocal interactions in the Japanese quail: a preliminary study

Lucie DESMEDI¹, Isabelle GEORGE¹, Sébastien DERÉGNAUCOURT^{2,3}, Sophie LUMINEAU¹

¹ Université Rennes, Université Normandie, CNRS, Laboratoire d'Éthologie Animale et Humaine - UMR 6552, Rennes, France

² Université Paris Lumières, Université Paris Nanterre, Laboratoire Éthologie Cognition Développement - EA 3456, Nanterre, France

³ Institut Universitaire de France, Paris, France

ABSTRACT

Vocal communication plays an important role in social interactions between conspecifics, especially between parents and young. In some species, communication rules such as the appropriate use of different types of calls depending on the context, or the ability to coordinate exchanges and avoid overlaps govern vocal exchanges. This study aimed at characterizing the dynamics of vocal exchanges between the mother and her young in a precocial bird, the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). In previous experiments, we demonstrated that mothering affects the vocal development of young quails. Here, we explored the influence of the mothering experience on the dynamics of mother-young communication in three social contexts: isolation, auditory contact and direct contact, throughout the mothering period. Our results show some differences in the vocal behavior of chicks raised by experienced and inexperienced mothers. Experience in mothering seems to affect both vocal activity and the type of calls used during vocal exchanges with the mother. However, the capacity to vocalize in coordination did not differ between the two groups and seemed to be effective from post-hatching day 3 onwards. Overall, our results suggest that mothering experience can have some influences on the vocal behavior of young in *Galliformes*.

Key words: mothering experience, mother-young communication, vocal exchanges, social context, birds

INTRODUCTION

In birds, vocal communication is widespread and occurs in many contexts such as sexual courtship, maintenance of the pairs' bond (Beletsky and Orians, 1985; Elie et al., 2010), individual recognition (Charrier et al., 2001) and foraging (Evans and Marler, 1994). Most interactions between parents and young are also mediated by vocal interactions. Through these exchanges, parents can transmit information on the availability and quality of food (Joos and Collias, 1953; Wauters et al., 2002) and the presence of predators (Madden et al., 2005). Young individuals vocalize to beg for food (Henderson 1975) and for the caregiver to warm them (Leonard and Horn, 2001). These interactions require not only to develop the specific vocal repertoire but also to be able to produce the right vocalizations in the right context.

The dynamics of vocal interactions have been mainly studied in oscine songbirds, especially during duets between males and females or during territorial defense. In many species, individuals are able to adapt their vocal response to the timing of the vocal exchanges (Logue et al., 2008; Templeton et al., 2013) and to choose the right song in their vocal repertoire (Geberzahn and Hultsch, 2004). Recently, Rivera et al., (2018) have shown that young canebrake wren (*Cantorchilus zeledoni*) acquire the rules of vocal duets during early development. They suggest that the gradual acquisition of both the duet code and the duet timing would result from learning with adults. Temporal coordination in vocal exchanges, such as turn taking, has also been evidenced in human infants during early life (Gratier et al., 2015) and it is acquired during early development (Hilbrinkry et al. 2015).

The ability to exchange by following communication rules has also been demonstrated in a non-human primate, the common marmoset (*Callithrix jacchus*) (Takahashi et al., 2013). In this species, turn taking is learned during early development and the parents guide learning (Chow et al., 2015; Takahashi et al., 2016). This suggests that non-vocal learner species can also learn vocal communication rules, and is a strong invitation to explore vocal interactions between parents and young in other non-vocal learner species.

In this study, we investigated vocal interactions between the mother Japanese quail (*Coturnix c. Japonica*) and her young. The Japanese quail is traditionally considered as a non-vocal learner. However, we recently showed that the mother presence during the first days of

life influences the vocal development of chicks (Desmedt *et al.* submitted). In the wild, the mother alone raises her young during the first 11 days of life (Orcutt and Orcutt, 1976). During this period, the mother warms the chicks until the beginning of their thermoregulation and she directs their food choice (Orcutt and Orcutt, 1976). The Japanese quail has a rich vocal repertoire of 24 vocalizations (Guyomarc'h and Guyomarc'h, 1996). Among these vocalizations, seven maternal vocalizations have been described. However, no study to date has explored the dynamical aspects of vocal interactions between the mother and her young. The vocal exchanges between the mother and her chicks could depend in particular on her previous mothering experience.

Several studies stressed the effect of mothering experience on maternal behaviors in mammalian species (e.g., Lopatina *et al.*, 2011; Nephew *et al.*, 2009). In birds, Pittet *et al.*, (2013) showed the influence of mothering experience on maternal behavior. Experienced females expressed less aggressive behavior, warmed their chicks with more covering postures, and called them more when separated than inexperienced females (Pittet *et al.*, 2013). Here, we focused on vocal exchanges during the mothering period. In order to describe these exchanges, we compared the mother-young vocal interactions of young raised by experienced or inexperienced mothers. We hypothesized that mothering experience would influence the mother's vocal behavior and consequently the development of vocal communication in young.

In the zebra finches (*Taeniopygia guttata*), Perez *et al.*, (2015) showed that partners modulated the accuracy of their temporal response according to the physical distance between them and to the available sensory information. The coordination of vocal exchanges within the pair was more precise in the absence of visual contact (Perez *et al.*, 2015). In the common marmoset (*Callithrix jacchus*), Liao *et al.*, (2018) have shown that a decrease in the physical distance between pairs induced changes in the acoustic structure of vocalizations and led to the production of different types of calls. Additionally, they demonstrated that the structure of vocalizations changed according to the sensory information that was available. Inspired by these studies, we decided to characterize the vocal interactions between the mother and her chicks when different sensory modalities were available. We thus recorded the young and the mother in three social contexts, with a gradation in the degree of contact with each other: i) no contact; ii) auditory contact only; and iii) full contact.

MATERIALS & METHODS

Ethical note

Our study was approved by the regional ethics committee (approval number: 16223-2018071118004476) and carried out in accordance with the European Communities Council Directive (2010/63/EU).

Subjects and housing conditions

All birds (females and young) came from a broiler line and were provided by an industrial farm (“Les Cailles de Chanteloup”, Corps-Nuds, France). We provided food and water *ad libitum* during all the experiment. The artificial light cycle was LD 10:14.

Adult females

We placed 7-month old (n = 8) and 10-month old (n = 11) adult females in individual metal cages (52 x 40 x 35 cm) 3 weeks before the start of the experiment. Each cage had a drinking trough and a feeder. The temperature in the mothering room was maintained at 22 ± 1 °C.

Chicks

The eggs were artificially incubated (Brinsea, OVA Easy Advance Series II) in the laboratory over a period of 17 days. The day of hatching (day 1), we identified the young with a numbered ring on each leg and placed them in large cages (94 × 46 × 30 cm) equipped with a drinking trough, a feeder and a heater (37 ± 1 °C). On the evening of day 1, we moved the chicks to the mothering room where adult females were to adopt them (see below “Maternal induction”).

Experimental procedure

Maternal induction

We induced the maternal behavior of the 10-month old females (Exp group) for the first time 8 months before the beginning of the experiment, in order for them to acquire a first

mothering experience. We then used the same procedure (Richard-Yris et al., 2005) to induce the maternal behavior of experienced females for the second time (Exp group) and of inexperienced females for the first time (NExp group).

On the evening of day 1, we placed the females in an opaque induction box (19 x 19 x 19 cm) for 1 hour. We then quietly introduced two 1-day-old chicks with each Exp female and NExp female. Vocalizations and physical contact with young during the night induce females' maternal behavior (Richard-Yris et al., 2005). The next morning, we opened the induction boxes and we observed the mother's behavior all day long. These observations made it possible to discard the females that showed rejection or aggressive behaviors towards the young (we excluded 2 Exp females and 3 NExp females). The final composition of the groups was thus 9 Exp females and their chicks and 5 NExp females and their chicks.

We randomly assigned the chicks to one of the two experimental groups without knowing their sex because up to 4 weeks the sex of the individuals cannot be visually determined (Baer et al., 2015). Nevertheless, the sex ratio of the Exp and NExp groups did not differ significantly (Chi square test: $X^2 = 5.02e-32$, $df = 1$, $p = 1$).

We removed Exp and NExp mothers from the cages on the evening of day 11. This mimics the natural duration of the mothering period observed in the wild (Orcutt and Orcutt, 1976). We kept the young in pairs until the age of one month (D31).

Characterization of the mothers and the chicks' behavioral profiles

We made behavioral observations every day during the mothering period, via two behavioral observation methods (Altmann, 1974): a) the instantaneous scan sampling (on D3, D5, D7, D9, D11), in order to evaluate the time budget of the behaviors, and b) the focal animal sampling (on D2, D4, D6, D8, D10), in order to identify less frequent behaviors.

Instantaneous scan sampling

We observed the behavior of females and chicks during 40 scans (20 scans in the morning and 20 scans in the afternoon) at 7-min intervals. We noted the behavior (locomotion, exploration, observation, maintenance) of all individuals, mother-chicks interactions such as

aggression (attack, peek) and warm-up sequences (warming posture, number of young warmed), and the inter-individual distances between each chick and the mother. We adapted this procedure from Aigueperse et al., (2017).

Focal sampling

We observed females' behavior continuously for two 2-minutes sessions (one in the morning and one in the afternoon). During these observations, we identified all the non-interactive behaviors (exploration, observation, locomotion, maintenance), and the behaviors involving interactions with the chicks (aggression, trampling, warming). We also quantified the contact breaks during mother-young interactions and identified who initiated the break (the mother or the chick).

Vocalizations recording

We recorded the vocal interactions between the mother and the young every day during the mothering period (D3 to D11), then periodically to the age of one month (D12, D15, D19, D22, D26, D31). We randomized the order of recordings of the individuals every day.

Each day of recording, we moved the mother and the chicks separately to the recording room and placed them in a soundproof cage (82 x 61 x 36 cm) equipped with a feeder.

We recorded vocalizations in 3 social contexts: 1) when the chick was alone in the recording cage (Social Isolation, SI) for 4 min; 2) when the mother and the chick were in the same cage on both sides of an opaque separation (Auditory Contact, AC) for 2 min 10 sec; and 3) when the mother and the chick were together in the cage (Full Contact, FC) for 2 min 10 sec.

Every day, half of the chicks were recorded during gradual separation from their mother (SI, AC, FC), while the other half was simultaneously recorded during gradual reunion with her (FC, AC, SI).

Thus, while the first chick was recorded in FC, then in AC with the mother; the second chick was recorded in SI. Next, the mother was moved to the other cage and the vocal

interactions with the second chick were recorded in AC, then in FC. We counterbalanced the contexts (separation or reunion) every day.

We recorded the vocalizations with Sound Analysis Pro software (Tchernichovski et al., 2004). We positioned an omnidirectional microphone (AKG C417PP) in the center of the recording cage (30 cm above the floor) and connected it to an AudioBox Presonus 1818VSL (sampling frequency 44.1 kHz).

Acoustic analysis

Vocal activity

In order to quantify the vocal activity of the birds, we first compared the proportion of vocalizing individuals between the two experimental groups, for mothers and chicks. Then, we counted the total number of calls produced by the mother and the young for each recording session. We also calculated the amount of time spent calling (sum of the duration of all the calls divided by the duration of the recording session).

Identification and categorization of maternal and chicks' vocalizations

We sampled all the vocalizations manually by selecting the beginning and the end of each call with the SAP software (Tchernichovski et al., 2004). We classified calls based on the vocal repertoire established by Guyomarc'h and Guyomarc'h (1996). Spectrograms of maternal and chicks calls recorded during the experiment are presented in Figure 1.

Mother-young vocal exchanges

For the 3 most important maternal vocalizations in mother-young communication (the cooing call, the rally call and the contact call), we calculated mother-young inter-call intervals before and after maternal vocalization. We also characterized the vocal exchanges between the mother and the young by identifying the types of calls inducing a vocal response from the mother or from the chick within 3 seconds, as well as the types of calls used to respond. This 3-sec criterion was already used in studies of mother-child vocal interaction (Van Egeren et al., 2001; Gratier et al., 2015). In zebra finch, D'Amelio et al., (2017) fixed an interval inter-

calls of 4-sec. We also calculated an overlap rate for each chick: we divided the number of chicks' calls overlapping a mother call by the total number of mother's calls in the session. We considered that a chick's call was overlapping the mother's call when the beginning of the chick's call was between the beginning and the end of the mother's call. We also calculated an overlap rate for the mothers.

Statistical analysis

We performed statistical analyses with the software R v.3.5.1 (R Core Team, 2016). As a preliminary approach, we analyzed only the data of D3 and D11 of FC context.

We used Fisher tests to analyze the number of individuals that vocalized during the recording sessions.

We performed Kruskal-Wallis tests for inter-group comparisons (*Exp*NExp* and *mother*chick*). We used non-parametric Mann-Whitney tests for pairwise comparisons. We performed inter-day comparisons (*D3*D11*) within each group with Wilcoxon tests.

The threshold of significance was 0.05.

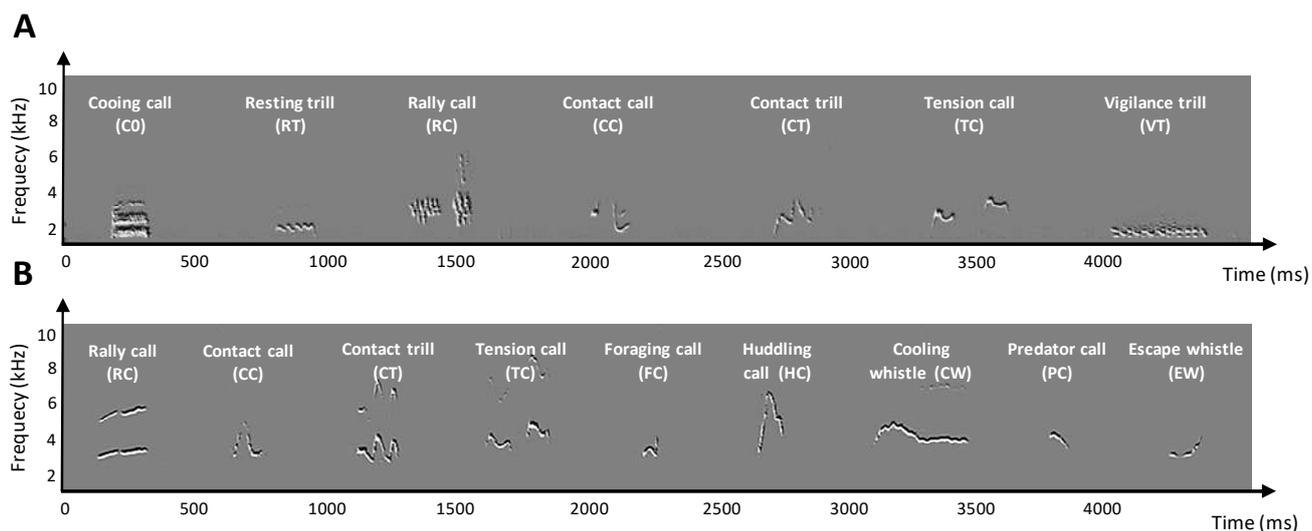


Figure 1. A) Maternal and B) chick calls recorded during the experiment.

RESULTS

Vocal activity

Number of individuals who vocalized

The number of individuals who vocalized during the recording sessions at D3 did not differ significantly between the four types of individuals (Figure 2A; Fisher-test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp} * C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$, $p = 0.28$). On the contrary, the percentage of individuals who vocalized at D11 differed significantly between the four types of individuals (Figure 2A; Fisher-test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp} * C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$, $p = 0.006$): it was greater in the Exp mothers compared to the NExp mothers (Figure 2A; Fisher-test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp}$, $p = 0.03$). No difference was observed between the chicks of the two groups (Figure 2A; Fisher-test: $C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$, $p = 1$).

Number of calls per individual

The mean number of calls per individual at D3 differed significantly between the four types of individuals (Figure 2B; Table 1, Kruskal-Wallis test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp} * C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$). There was no difference between the Exp and NExp mothers and between the Exp and NExp chicks (Figure 2B; Table 1, Mann-Whitney test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp}$ and $C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$) but, within the Exp group, chicks produced more vocalizations than mothers (Figure 2B; Table 1, Mann-Whitney test: $M\text{-Exp} * C\text{-Exp}$ and $M\text{-NExp} * C\text{-NExp}$).

Although the relative proportion of calls of each group remained similar compared to D3, the number of calls per individual at D11 did not differ significantly between the four types of individuals (Figure 2B; Table 1, Kruskal-Wallis test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp} * C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$).

None of the groups showed a significant difference between D3 and D11 (Figure 2B; Table 1, Wilcoxon test: $D3 * D11$).

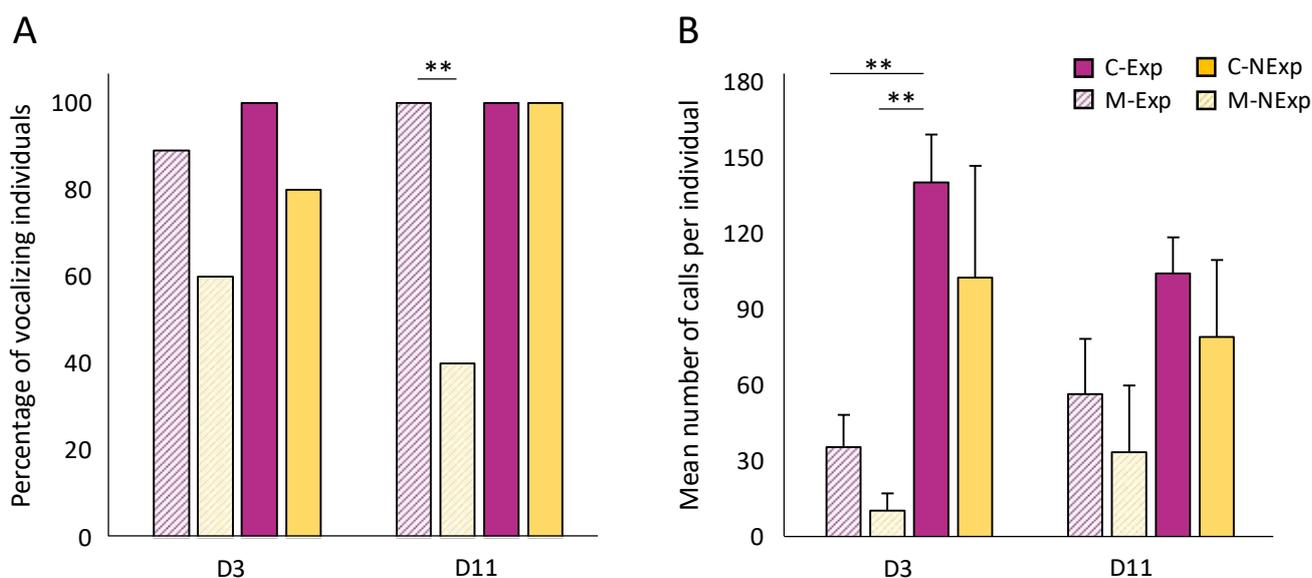


Figure 2. Vocal activity of Exp and NExp chicks (C-Exp and C-NExp) and mothers (M-Exp and M-NExp). (A) Number of individuals who vocalized during the recording sessions. (B) Mean number of calls per individual. Error bars are the SE. See the section “Number of individuals who vocalized” and Table 1 for the statistics (** < 0.01).

Table 1. Statistical analysis of call number per individual.

	D3			D11			D3*D11		
	stat-value	df	p-value	stat-value	df	p-value	stat-value	df	p-value
Calls number									
M-Exp*M-NExp*C-Exp*C-NExp	14.03	3	0.003 ^a	6.96	3	0.07 ^a	-		-
M-Exp*C-Exp	5		0.002 ^b	-		-	-		-
M-NExp*C-NExp	5		0.14 ^b	-		-	-		-
M-Exp*M-NExp	32		0.23 ^b	-		-	-		-
C-Exp*C-NExp	28		0.52 ^b	-		-	-		-
M-Exp*C-NExp	11.5		0.16 ^b	-		-	-		-
C-Exp*M-NExp	45		0.003 ^b	-		-	-		-
M-Exp	-		-	-		-	18.5		0.69 ^c
M-NExp	-		-	-		-	4		0.86 ^c
C-Exp	-		-	-		-	31		0.36 ^c
C-NExp	-		-	-		-	9		0.81 ^c

Significant results ($p < 0.05$) are in bold. ^a Kruskal-Wallis test; ^b Pairwise Mann-Whitney test; ^c Pairwise Wilcoxon-test; (-) for no statistical comparisons.

Time spent calling

The time spent calling at D3 differed significantly between the 4 groups (Figure 3; Table 2, Kruskal-Wallis test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp} * C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$). Exp chicks spent more time vocalizing than their mothers (Figure 3; Table 2, Mann-Whitney test: $M\text{-Exp} * C\text{-Exp}$ and $M\text{-NExp} * C\text{-NExp}$). We found no difference between the mothers Exp and NExp nor between the chicks of the two groups (Figure 3; Table 2, Mann-Whitney test, $M\text{-Exp} * M\text{-NExp}$ and $C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$).

We did not observe any significant difference between the 4 groups at D11 (Figure 3; Table 2, Kruskal-Wallis test: $M\text{-Exp} * M\text{-NExp} * C\text{-Exp} * C\text{-NExp}$).

The only significant difference between D3 and D11 was a decrease in the time spent calling by Exp chicks (Figure 3; Table 2, Wilcoxon test: $D3 * D11$).

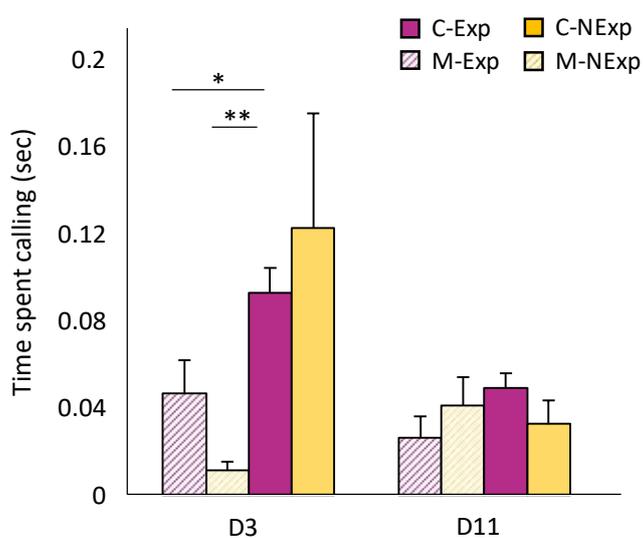


Figure 3. Analysis of the time spent calling of Exp and NExp mothers and chicks. Error bars are the SE. See Table 2 for the statistics (* < 0.05; ** < 0.01).

Table 2. Statistical analysis of time spent calling.

	D3			D11			D3*D11		
	stat-value	df	p-value	stat-value	df	p-value	stat-value	df	p-value
Time spent calling									
M-Exp*M-NExp*C-Exp*C-NExp	8.53	3	0.04 ^a	4.09	3	0.25 ^a	-		-
M-Exp*C-Exp	15		0.05 ^b	-		-	-		-
M-NExp*C-NExp	2		0.23 ^b	-		-	-		-
M-Exp*M-NExp	20		0.13 ^b	-		-	-		-
C-Exp*C-NExp	16		0.83 ^b	-		-	-		-
M-Exp*C-NExp	9		0.28 ^b	-		-	-		-
C-Exp*M-NExp	27		0.009 ^b	-		-	-		-
M-Exp	-		-	-		-	26		0.31 ^c
M-NExp	-		-	-		-	1		1 ^c
C-Exp	-		-	-		-	40		0.04 ^c
C-NExp	-		-	-		-	9		0.25 ^c

Significant results ($p < 0.05$) are in bold. ^a Kruskal-Wallis test; ^b Pairwise Mann-Whitney test; ^c Pairwise Wilcoxon-test; (-) for no statistical comparisons.

Vocal repertoire used in mother-young vocal interactions

Vocal repertoire of the mothers

We identified 7 maternal vocalizations (Figure 4) based on the vocal repertoire established by Guyomarc'h and Guyomarc'h (1996).

On D3 (Figure 4A), the cooing call was the main vocalization emitted by the Exp mothers (61.8 % of the calls emitted). Exp mothers also produced rally calls (21.6 %), resting trills (11.3 %) and contact calls (2.5 %). NExp mothers mainly produced contact calls (30.8 %), cooing calls (26.9 %) and tension calls (23.08 %).

We did not observe any significant difference between Exp and NExp mothers for each vocalization type (Table 3, Wilcoxon test: *M-Exp***M-NExp*).

On D11 (Figure 4B), Exp mothers mainly produced rally calls (37.5 %), cooing calls (27.3 %) and tension calls (20.4 %). One of the NExp mothers emitted a majority of rally calls (79.2 %), and in overall NExp mothers emitted some tension calls (14.3 %).

We found no significant difference between Exp and NExp mothers for each vocalization type (Table 3, Wilcoxon test: *M-Exp***M-NExp*).

Vocal repertoire of the chicks

We identified 9 different chicks' vocalizations (as described in Guyomarc'h, 1974).

On D3 (Figure 5A), Exp chicks emitted mainly rally calls (30.6 % of the calls), huddling calls (20.5 %), foraging calls (20.2 %), tension calls (17.4 %) and contact calls (6.7 %). NExp chicks emitted mainly rally calls (41 % of the calls), tension calls (32.7 %), huddling calls (14.2 %) and foraging calls (7.8 %).

We observed a significant difference between Exp and NExp chicks in two vocalisations: the C-Exp produced more contact calls and contact trills than the C-NExp ones (Figure 5A; Table 3, Wilcoxon test).

On D11 (Figure 5B), Exp chicks produced more foraging calls (43.8 %) and tension calls (37.2 %), fewer rally calls (13.9 %) and almost no more contact calls (1.9 %) and huddling calls (0.3 %). Meanwhile, NExp chicks emitted more foraging calls (37.6 %) and contact calls (14.9 %), less rally calls (11.4 %) and tension calls (32.1 %), and no more huddling calls.

We found no difference between Exp and NExp chicks for the average number of each type of vocalizations (Table 3, Wilcoxon test).

Predator calls, escape whistles and cooling whistles were rarely emitted by the chicks, neither in the Exp nor in the NExp group and neither at D3 nor D11 (Figure 5A, B).

Mother-chick vocal exchanges

Types of vocalizations used in mother-chicks vocal exchanges

- Mothers' calls that elicited chicks' responses

At D3 (Figure 4E), Exp chicks mostly responded to mothers' cooing calls but also to rally calls and resting trills. NExp chicks mainly responded to mothers' contact calls and to a lesser extent to cooing calls and rally calls. It can be noted, a difference in response to the cooing call, much more important in chicks-Exp.

At D11 (Figure 4F), Exp chicks continued to respond to cooing calls, rally calls and resting trills. They also responded to tension calls. NExp chicks did not respond much to contact calls any more, but they responded more than before to rally calls and tension calls.

- Mothers' vocalizations used to respond to the chicks

At D3 (Figure 4C), Exp mothers responded to chicks' calls with the cooing call, and to a lesser extent with the rally call and the resting trill. NExp mothers seemed to use also mainly the cooing call and the rally call to respond to their young. They did not produce any resting trill.

At D11 (Figure 4D), Exp mothers responded mostly with the cooing call. There was an increase in tension calls production compared to D3. NExp mothers used the rally call and the tension call, but not the cooing call any more.

- Chicks' calls that elicited mothers' response

At D3, Exp mothers responded mainly to chicks' rally calls. They also responded to tension calls, foraging calls and huddling calls but less frequently. NExp mothers responded only to tension calls (Figure 5E).

At D11, Exp mothers mostly responded to chicks' foraging calls and tension calls and to a lesser extent to rally calls and contact calls. NExp mothers responded mainly to tension calls, but also to rally calls, foraging calls and contact calls (Figure 5F).

- Chicks' vocalizations used to respond to the mothers

At D3 (Figure 5C), Exp chicks responded to the mothers' vocalizations with the rally call, the tension call, the foraging call and the huddling call. NExp chicks emitted mainly the foraging call and the tension call.

At D11 (Figure 5D), Exp chicks responded mainly with the foraging call and the tension call, and to a lesser extent with the rally call. NExp chicks mostly responded with the tension call, but also with the rally call, the contact call and the foraging call.

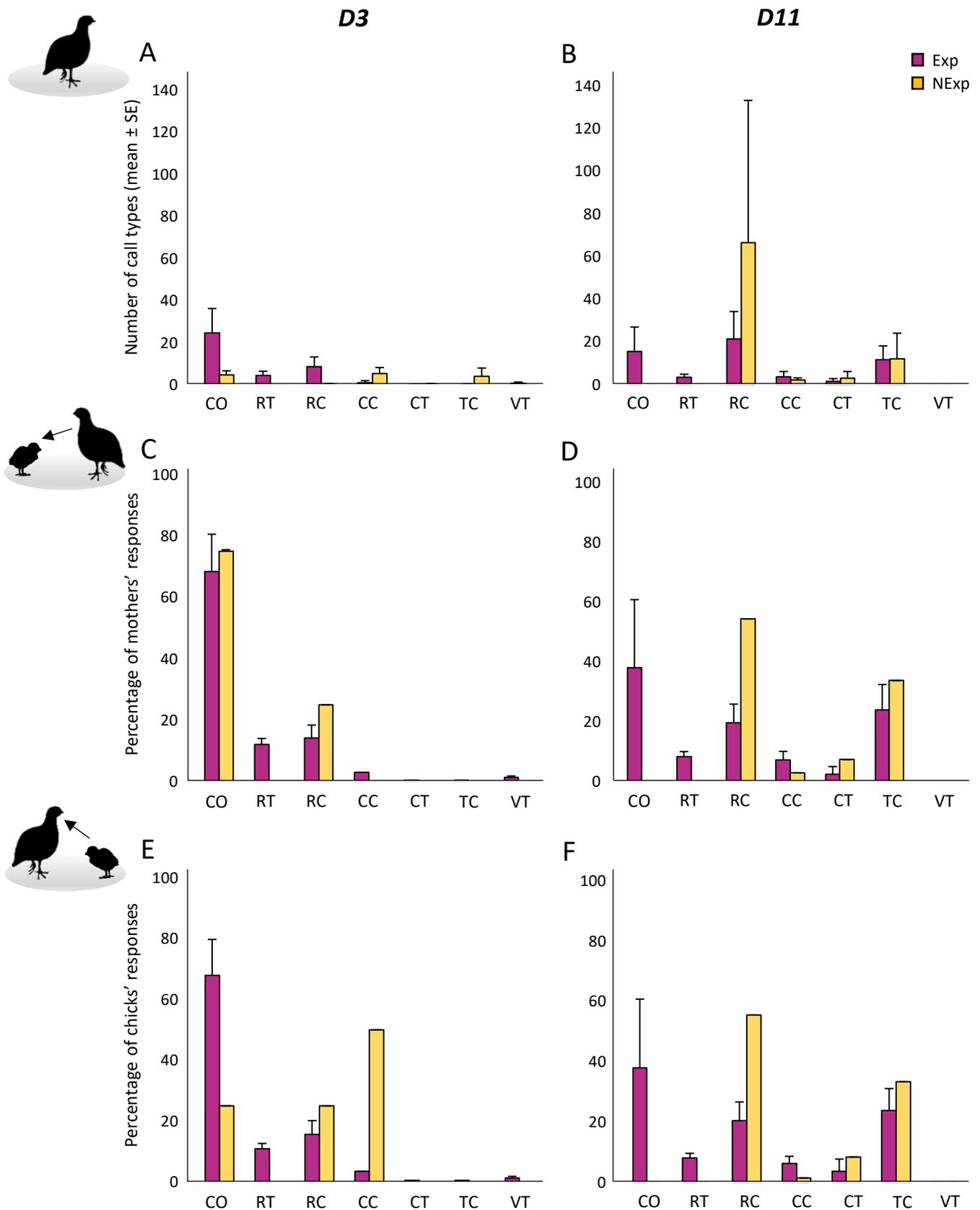


Figure 4. Maternal vocalizations and their use during mother-chick vocal interactions at D3 and D11. (A, B) Maternal vocal repertoire. (C, D) Maternal calls used to respond to chicks' calls. (E, F) Mother calls that induced a chick's response. Mother's calls: the cooing call (CO), the resting trill (RT), the rally call (RC), the contact call (CC), the contact trill (CT), the tension call (TC), the vigilance trill (VT). See Table 3 for statistics of A, B. Error bars are the SE.

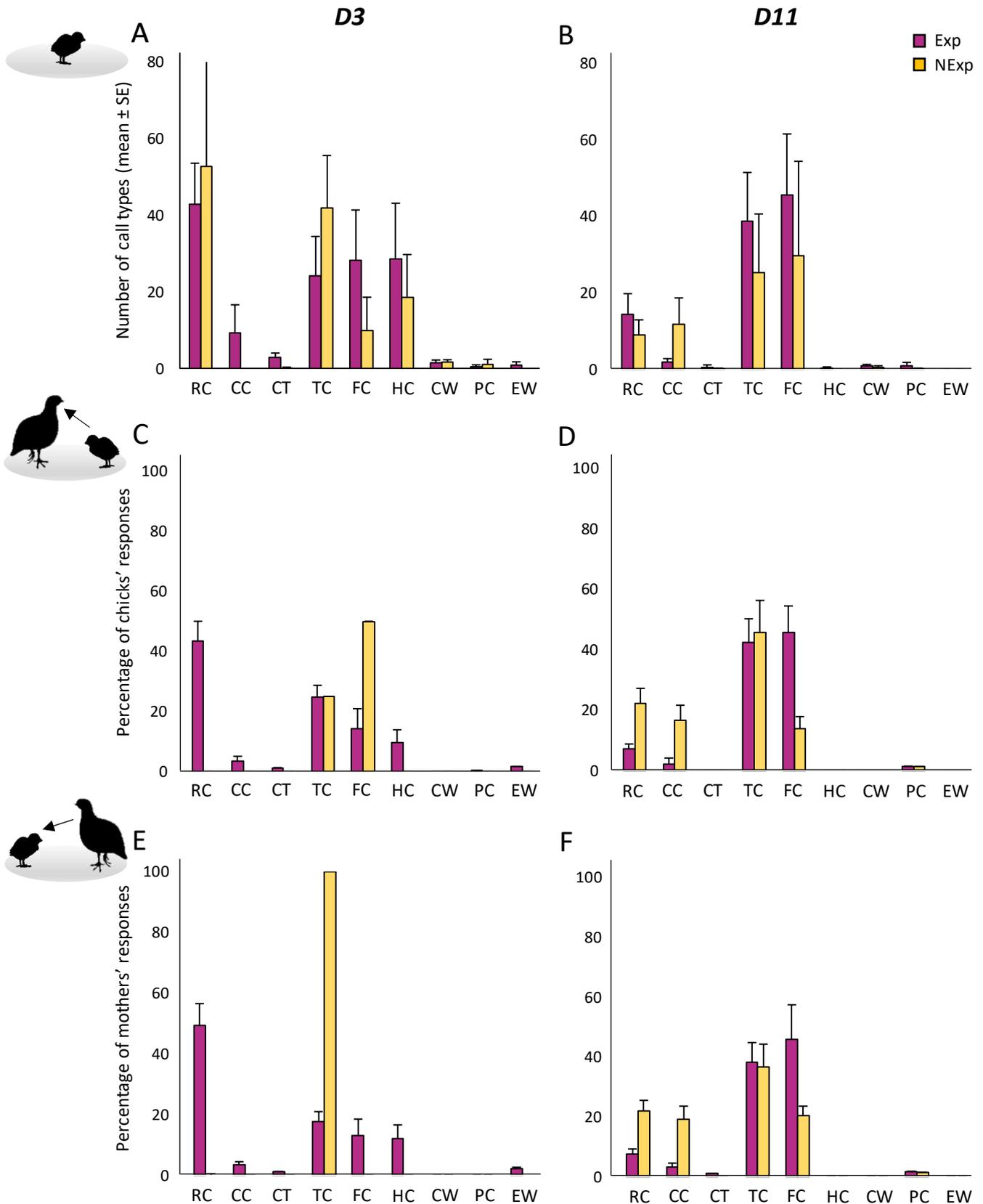


Figure 5. Chicks vocalizations and their use during mother-chick vocal interaction for D3 and D11. (A, B) Chick vocal repertoire. (C, D) Chick's calls used to respond to mothers' calls. (E, F) Chicks' calls which induced a mother answer. Chick's calls: the rally call (RC), the contact call (CC), the contact trill (CT), the tension call (TC), the foraging call (FC), the huddling call (HC), the cooling whistle (CW), the predator call (PC), the escape whistle (EW). See Table 3 for statistics of A, B. Error bars are the SE.

Table 3. Comparison of Exp and NExp vocal production, for mothers and chicks

	D3		D11	
	<i>stat-value</i>	<i>p-value</i>	<i>stat-value</i>	<i>p-value</i>
Mother's calls types				
Cooing call	10.5	0.83	12	0.45
Resting trill	21	0.07	14	0.25
Rally call	17	0.33	6.5	0.61
Contact call	5.5	0.12	4.5	0.30
Contact trill	9.5	0.54	7	0.68
Tension call	10	0.70	8	0.89
Vigilance trill	15	0.45	-	-
Chick's calls types				
Rally call	17	0.94	25	0.79
Contact call	32	0.03	15	0.34
Contact trill	9	0.03	23.5	0.93
Tension call	9	0.19	32	0.23
Foraging call	23.5	0.44	29	0.42
Huddling call	20	0.81	25	0.55
Cooling whistle	13.5	0.18	-	-
Predation call	16.5	0.83	23.5	0.93
Escape whistle	24	0.25	-	-

Significant results (Pairwise Mann-Whitney test, $p < 0.05$) are in bold. (-) for no statistical comparisons.

Response latencies

- Mothers' calls latencies after a chick call

At D3, Exp mothers responded to the chicks with an interval very close, whatever the type of vocalization (Figure 6A, 6B, 6C; cooing call: 0.53 ± 0.2 ; rally call: 0.38 ± 0.16 ; contact call: 0.53 ± 0). NExp mothers showed greater variability in their intervals of response, with lower response intervals for rally calls (0.14 ± 0) than cooing calls (2.33 ± 1.64) (Figure 6A, 6B, 6C). The response latencies were not significantly different between the Exp and the NExp (Figure 6A, 6B, 6C; Table 4, Mann-Whitney test: $C-M-Exp * C-M-NExp$). The mother-NExp never emitted a contact call after a chick's call.

At D11, we did not find any differences between calls' latencies of the Exp mothers and the NExp mothers (Figure 6A, 6B, 6C; Table 4, Mann-Whitney test: $C-M-Exp * C-M-NExp$). The NExp mothers never emitted cooing calls after a chick's vocalization (Figure 6A).

- Chicks' calls latencies after a mother's call

At D3, we did not find significant differences between the response latencies of the Exp and the NExp chicks, whatever the vocalization produced by the mother (Figure 6D, 6E, 6F; Table 4, Mann-Whitney test, $M-C-Exp * M-C-NExp$).

At D11, response latencies following a mother's call were relatively similar between Exp and NExp chicks (Figure 6D, 6E, 6F; Table 4, Mann-Whitney test, $M-C-Exp * M-C-NExp$).

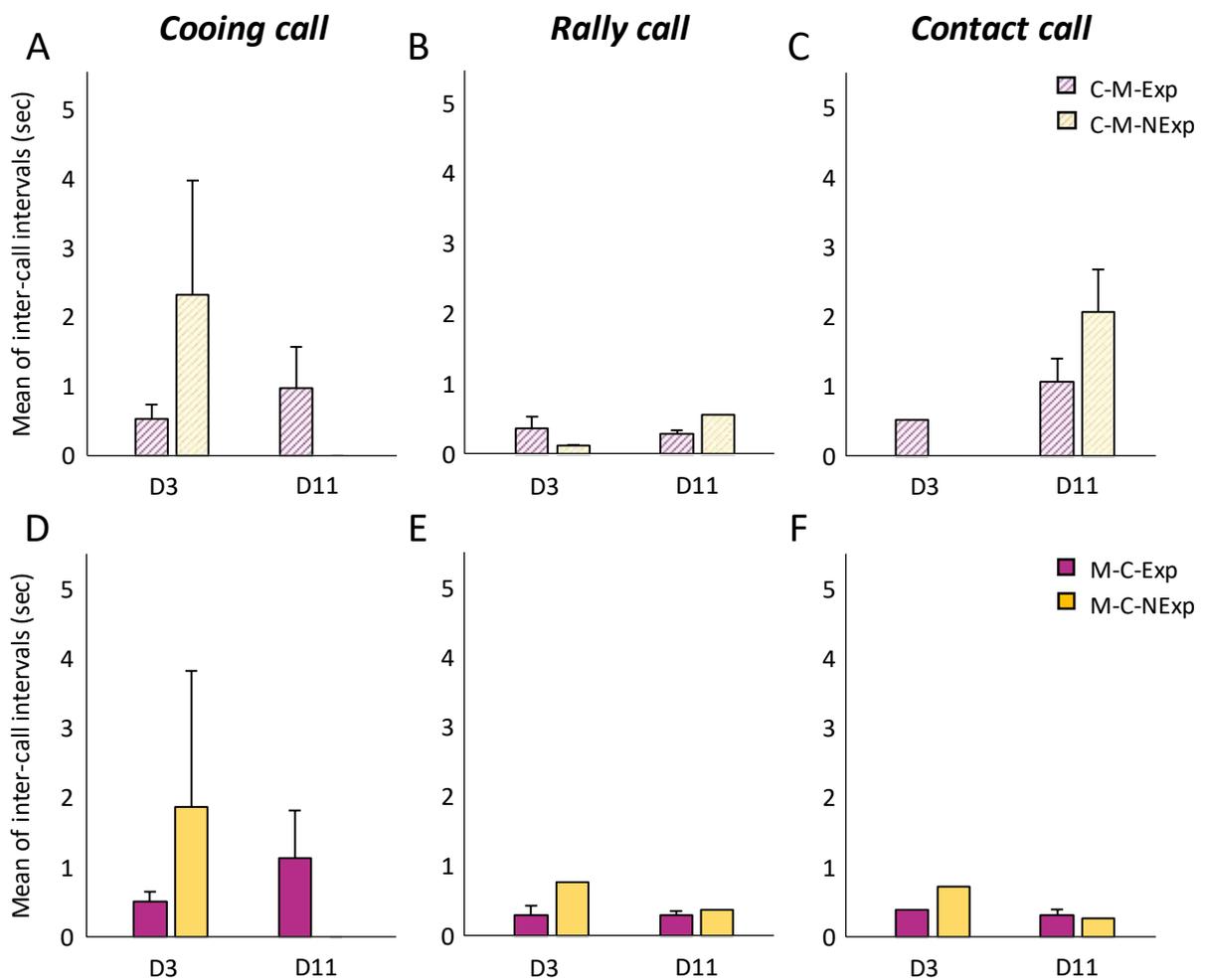


Figure 6. Intervals between chick-mother (A, B, C) and mother-chick (D, E, F) calls for the 3 main maternal vocalizations: the cooing calls, the rally calls and the contact calls. Error bars are the SE. See Table 4 for the statistics.

Table 4. Statistical analysis of mothers (C-M) and chicks (M-C) response latencies.

	D3	D11
	<i>p-value</i>	<i>p-value</i>
Cooing call		
C-M-Exp*C-M-NExp	0.27	-
M-C-Exp*M-C-NExp	1	-
Rally call		
C-M-Exp*C-M-NExp	0.33	0.4
M-C-Exp*M-C-NExp	0.33	1
Contact call		
C-M-Exp*C-M-NExp	-	0.4
M-C-Exp*M-C-NExp	1	1

Pairwise Mann-Whitney test; (-) for no statistical comparisons.

Overlapping during vocal exchanges

The relatively low overlapping rate suggest that turn taking may be effective already at D3. There was no significant difference between the 4 groups neither at D3 nor at D11 (Figure 7; Table 5, Kruskal-Wallis test: *M-Exp*M-NExp*C-Exp*C-NExp*). Nevertheless, we observed a high variability in the overlap rate of NExp chicks at D3 (Figure 7).

For all the groups, we did not observe any significant variation in the overlapping rate between D3 and D11 (Figure 7; Table 5, Wilcoxon test: *D3*D11*).

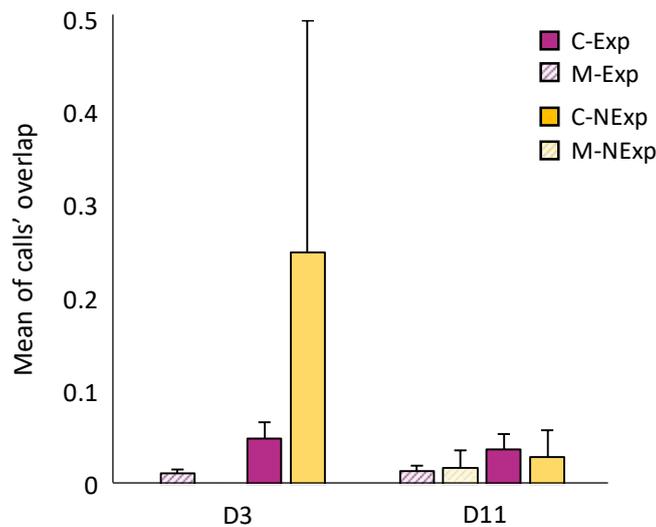


Figure 7. Analysis of the call overlap. Error bars are the SE. See Table 5 for statistics.

Table 5. Statistical analysis of overlap rates.

	D3			D11			D3*D11		
	<i>stat-value</i>	<i>df</i>	<i>p-value</i>	<i>stat-value</i>	<i>df</i>	<i>p-value</i>	<i>stat-value</i>	<i>df</i>	<i>p-value</i>
Overlap rate									
M-Exp*M-Nexp*C-Exp*C-NExp	4.52	3	0.21 ^a	0.52	3	0.91 ^a	-	-	-
M-Exp	-	-	-	-	-	-	11	-	0.67 ^b
M-NExp	-	-	-	-	-	-	0	-	1 ^b
C-Exp	-	-	-	-	-	-	15	-	0.40 ^b
C-NExp	-	-	-	-	-	-	1	-	1 ^b

^a Kruskal-Wallis test; ^b Pairwise Wilcoxon-test: (-) for no statistical comparisons.

DISCUSSION

In this study, we explored mother-young vocal interactions in a non-vocal learner species, the Japanese quail. We compared vocal interactions of chicks with experienced or inexperienced mothers. We found that mothering experience can influence both vocal production and the use of calls.

Our first main result is that all Exp mothers emitted calls when interacting with chicks at D11, while only 40 % out of NExp females produced vocalizations in the same context. The effect of mothering experience on maternal behavior has been stressed in several mammalian species such as rats (Nephew et al., 2009) or sheep (Dwyer and Lawrence, 2000). In the ewe, multiparous females produce a higher *rumble* rate (rumble is a maternal vocalization emitted in the presence of the young) compared to primiparous ones (Dwyer et al., 1998).

In birds, the maternal experience has already been shown to influence the feeding behavior of young ring doves by increasing it (Wang and Buntin, 1999) and the mother's rejection behavior in the Japanese quail (Pittet et al., 2013). However, the role of maternal experience on vocal behavior and on mother-young vocal interactions has not been investigated yet in quail. It is only known that the reproductive experience can play a role in vocal exchanges within the couple in Zebra finches (Perez et al., 2015).

In our study, we found differences in vocal activity of mothers and chicks at D3. Overall, chicks vocalized more (number of calls and time spent calling) than the mothers. However, this difference was significant only within the Exp group. In a previous study, it has been shown

that the mothering experience can improve the quality of mother-young interactions in the Japanese quail (Pittet et al., 2013). Better non-vocal interactions may have led to a stronger filial link between the Exp mothers and their chicks that could have stimulated the vocal production of chicks in this group. Chicks may vocalize more to solicit interactions with the mother such as an approach or to induce a warming posture. By vocalizing more, Exp chicks probably interacted in a large number of contexts, which could contribute to the acquisition of the calls' semantics (Moffatt and Hogan, 1992). On the other hand, we did not observe any quantitative differences in the vocal behavior of the Exp and NExp mothers, nor between the Exp and NExp chicks. Nevertheless, NExp chicks showed greater variability in their vocal production (number of calls and time spent singing) than Exp chicks. This could reflect a higher emotional and behavioral variability, probably associated with a greater inter-individual variability among NExp mothers. At D11, the vocal activity of mothers and chicks was similar, mainly due to a decrease in the time spent calling by chicks (significant only in Exp chicks). At this age, chicks can regulate their body temperature and the mother rejects them to induce their emancipation (Orcutt and Orcutt, 1976). This could explain a decline in vocal interactions between the mother and her chicks.

On the one hand, the mothers of the two experimental groups did not differ in their vocal repertoire, whatever the day. On the other hand, we observed differences in calls' use by chicks. At D3, Exp chicks produced significantly more contact calls and contact trills than NExp chicks. Since these two vocalizations are short distance vocalizations, used during inter-individual interactions with social partner, this could reflect higher interactions within Exp than NExp chicks.

Moreover, we observed differences between Exp and NExp mothers and chicks in the vocalizations they used to respond during mother-young vocal exchanges. At D3, mothers of both groups used the cooing and the rally calls to respond to the chicks' vocalizations. However, they responded differently to the different calls of the chicks. The Exp mothers mainly responded to the chicks' rally calls, while the NExp mothers responded mainly to the chicks' tension calls. We also observed differences in the vocal behavior of the chicks. The Exp chicks responded mainly to the maternal cooing call while the NExp chicks were less selective and responded to the contact calls, the rally calls and the cooing calls of their mothers. In addition, while Exp chicks mainly used the rally call to respond to their mother, NExp chicks

responded mainly with foraging calls. At D11, while Exp mothers continued to respond to the chicks with cooing calls, this was no longer the case for NExp mothers, who responded mainly to the chicks with rally calls and tension calls. Since cooing call is a vocalization uttered exclusively in a context of mother-young interaction, Exp mothers may continue to express maternal responses until the end of the mothering period whereas NExp mothers would stop to express maternal behavior earlier. In a previous study, Pittet et al., (2013) have shown that Exp mothers produced more the rally calls when separated to their young than NExp ones. Our results, in agreement with those of Pittet et al., (2013), suggest that Exp mothers had a higher maternal reactivity. At the end of the mothering period, the Exp chicks hardly emitted rally calls but interacted with their mother with tension calls and foraging calls, both associated with an exploration context.

Overall, mother-chick and chick-mother response latencies did not differ significantly between the Exp and NExp groups. Although it was not significant, the Exp chicks tended to respond more quickly to the vocalizations of their mother than the NExp chicks did. Exp mothers also tended to vocalize more quickly in response to juvenile vocalizations than NExp mothers did. Whereas we observed very similar responses latencies between Exp and NExp quails for the rally call and the contact call, there was a strong inter-individual variability for the cooing call, both for mothers and chicks. A stronger variability in vocal behavior of the NExp chicks could be the consequence of more heterogeneous maternal behaviors in NExp mothers.

All these differences in vocal production may reflect differences in the maternal behavior of the females of the two groups. The effect of mothering experience on maternal behavior has already been shown in the Japanese quail (Pittet et al., 2013). However, further investigations are needed to characterize the mothers' behavioral profiles according to their mothering experience, and to explore the associated inter-individual variability of their vocal behavior.

During this study we also explored whether mothers can influence the acquisition of communication rules according to their mothering experience. We found that the overlapping rates did not differ between the Exp and NExp groups, but we observed a greater variability of calls' overlap in NExp chicks. This observation could translate a poorer ability of the NExp chicks to respect the turns talking during vocal exchanges. Overall, it seems that the ability to

exchange avoiding overlaps was already present from the first day of recording (D3) and that it did not differ between mothers and chicks. This suggests that in the Japanese quail, the ability to avoid simultaneous vocalizations may not be acquired during development under the influence of social interactions, as recently demonstrated in canebrake wrens (Rivera-Cáceres et al., 2018) or in a species of a non-human primates (Chow et al., 2015), but may be genetically predisposed.

Thus, in this study we show that vocal exchanges between the mother and her chicks can be modulated by the individual characteristics of the mother, such as her previous mothering experience. Since we observed differences between D3 and D11, further analysis of mother-young vocal interactions throughout the mothering period would be interesting to describe more precisely the developmental dynamics of vocal exchanges. Indeed, the mother-young relationship evolves through different stages, from the establishment of a mutual attachment to the separation. Throughout this period, the needs of the young evolve and the mother modulates her behavior accordingly, whether for food (Wauters et al., 2002), warming (Sherry, 1981) or defense (Westmoreland, 1989). It would therefore be interesting to also see if and how she modulates her vocal behavior.

In the future, we would like to explore the effects of the chicks' sex on mother-young vocal communication. Indeed, several studies have shown that maternal behavior and more generally parental behavior, can be influenced by the sex of the young, in both mammalian (Cameron and Linklater, 2000) and avian species (Draganoiu et al., 2005; Harding et al., 2009). In the Japanese quail, mothers reject female chicks earlier than male chicks and they spend more time warming the latter (Aigueperse et al., 2018). Since we reared juveniles in pairs, the sexual composition of the pair may also have affected the behavior of the mothers. In the Japanese quail, sexual dimorphism (plumage color and weight) is not present during the first days of life and appears gradually during development (during the 3rd-4th week). However, differences in the behavior of males and females may allow the mother to distinguish the sex of her young earlier (Aigueperse et al., 2018; Pittet et al., 2014). Mothers could also distinguish their young based on their vocalizations, as demonstrated in other species (Saino et al., 2003). This still has to be investigated in the Japanese quail.

Finally, the context in which the social interactions take place can influence the dynamics of vocal exchanges. For example, the influence of visual contact on vocal behavior has already

been demonstrated in zebra finches (Perez et al., 2015), common marmosets (Liao et al., 2018) and humans (ten Bosch et al., 2004). It would therefore be interesting to explore vocal interactions during visual isolation recordings.

In conclusion, we observed a variability of mother-chick vocal interactions according to the mothering experience. Future investigations are needed to explore the determinants of this variability and to explore how the mother can influence the vocal plasticity of their young.

ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to Céline Nicolle and Léa Forestier for their help in rearing and maintaining animals used in this experiment. We also want to thank Léa Langerome for her help in data extraction.

REFERENCES

- Aigueperse, N., Pittet, F., de Margerie, E., Nicolle, C., Houdelier, C. and Lumineau, S.** (2017). Brood size can influence maternal behaviour and chick's development in precocial birds. *Behav. Processes* 138, 96–104.
- Aigueperse, N., Pittet, F., Nicolle, C., Houdelier, C. and Lumineau, S.** (2018). Maternal care affects chicks' development differently according to sex in quail. *Dev. Psychobiol.* 60, 1048–1056.
- Altmann, J.** (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49, 227–267.
- Baer, J., Lansford, R. and Cheng, K.** (2015). Chapter 22 - Japanese Quail as a Laboratory Animal Model. In *Laboratory Animal Medicine: Third Edition*, pp. 1087–1108. Academic Press.
- Beletsky, L. D. and Orians, G. H.** (1985). Nest-associated Vocalizations of Female Red-winged Blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Z. Tierpsychol.* 69, 329–339.
- Cameron, E. Z., and Linklater, W. L.** (2000). Individual mares bias investment in sons and daughters in relation to their condition. *Anim. Behav.* 60, 359–367.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P. and Aubin, T.** (2001). Acoustic Communication in a Black-Headed Gull Colony: How Do Chicks Identify Their Parents? *Ethology* 107, 961–974.
- Chow, C. P., Mitchell, J. F. and Miller, C. T.** (2015). Vocal turn-taking in a non-human primate is

- learned during ontogeny. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20150069.
- Desmedt, L., George, I., Mohamed Benkada, A., Hervé, M., Aubin, T., Derégnaucourt, S., Lumineau, S.** (Submitted). Maternal presence influences vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*).
- D’Amelio, P. B., Trost, L. and Ter Maat, A.** (2017). Vocal exchanges during pair formation and maintenance in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Front. Zool.* 14, 13.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R., & Kreutzer, M.** (2005). Parental care and brood division in a songbird, the black redstart. *Behaviour* 142, 1495–1514.
- Dwyer, C. M. and Lawrence, A. B.** (2000). Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis aries*): Constancy and change with maternal experience. *Behaviour* 137, 1391–1413.
- Dwyer, C. M., McLean, K. A., Deans, L. A., Chirnside, J., Calvert, S. K., and Lawrence, A. B.** (1998). Vocalisations between mother and young in sheep: Effects of breed and maternal experience. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 58, 105–119.
- Elie, J. E., Mariette, M. M., Soula, H. A., Griffith, S. C., Mathevon, N. and Vignal, C.** (2010). Vocal communication at the nest between mates in wild zebra finches: a private vocal duet? *Anim. Behav.* 80, 597–605.
- Evans, C. S. and Marler, P.** (1994). Food calling and audience effects in male chickens, *Gallus gallus*: Their relationships to food availability, courtship and social facilitation. *Anim. Behav.* 47, 1159–1170.
- Geberzahn, N. and Hultsch, H.** (2004). Rules of song development and their use in vocal interactions by birds with large repertoires. *Ann. Brazilian Acad. Sci.* 76, 209–218.
- Gratier, M., Devouche, E., Guellai, B., Infanti, R., Yilmaz, E. and Parlato-Oliveira, E.** (2015). Early development of turn-taking in vocal interaction between mothers and infants. *Front. Psychol.* 6, 1–10.
- Guyomarc’h, J. C. and Guyomarc’h, C.** (1996). Vocal communication in European quail; Comparison with Japanese quail. *Comptes Rendus l’Academie des Sci. - Ser. III.* 319, 827–834.
- Harding, A. M. A., Kitaysky, A. S., Hamer, K. C., Hall, M. E., Welcker, J., Talbot, S. L., Karnovsky, N. J., Gabrielsen, G. W. and Grémillet, D.** (2009). Impacts of experimentally increased foraging effort on the family: offspring sex matters. *Anim. Behav.* 78, 321–328.
- Joos, M. and Collias, N.** (1953). The Spectrographic Analysis of Sound Signals of the Domestic Fowl. *Behaviour* 5, 175–188.

- Leonard, M. L. and Horn, A. G.** (2001). Acoustic signalling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. *Anim. Behav.* 61, 87–93.
- Liao, D. A., Zhang, Y. S., Cai, L. X. and Ghazanfar, A. A.** (2018). Internal states and extrinsic factors both determine monkey vocal production. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115, 3978–3983.
- Logue, D. M., Chalmers, C. and Gowland, A. H.** (2008). The behavioural mechanisms underlying temporal coordination in black-bellied wren duets. *Anim. Behav.* 75, 1803–1808.
- Lopatina, O., Inzhutova, A., Pichugina, Y. A., Okamoto, H., Salmira, A. B. and Higashida, H.** (2011). Reproductive Experience Affects Parental Retrieval Behaviour Associated with Increased Plasma Oxytocin Levels in Wild-Type and Cd38-Knockout Mice. *J. Neuroendocrinol.* 23, 1125–1133.
- Madden, J. R., Kilner, R. M. and Davies, N. B.** (2005). Nestling responses to adult food and alarm calls: 1. Species-specific responses in two cowbird hosts. *Anim. Behav.* 70, 619–627.
- Moffatt, C. A. and Hogan, J. A.** (1992). Ontogeny of chick responses to maternal food calls in the Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*). *J. Comp. Psychol.* 106, 92–96.
- Nephew, B. C., Bridges, R. S., Lovelock, D. F. and Byrnes, E. M.** (2009). Enhanced Maternal Aggression and Associated Changes in Neuropeptide Gene Expression in Multiparous Rats. *Behav. Neurosci.* 123, 949.
- Orcutt, F. S. J. and Orcutt, A.** (1976). Nesting and Parental Behavior in Domestic Common Quail. *Auk* 93, 135–141.
- Perez, E. C., Fernandez, M. S. A., Griffith, S. C., Vignal, C. and Soula, H. A.** (2015). Impact of visual contact on vocal interaction dynamics of pair-bonded birds. *Anim. Behav.* 107, 125–137.
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M. A. and Lumineau, S.** (2013). Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird. *Anim. Behav.* 85, 797–805.
- Pittet, F., Houdelier, C. and Lumineau, S.** (2014). Precocial bird mothers shape sex differences in the behavior of their chicks. *J. Exp. Zool. Part A Ecol. Genet. Physiol.* 321, 265–275.
- R Core Team** (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Found. Stat. Comput.* 1, 409.
- Richard-Yris, M. A., Michel, N. and Bertin, A.** (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Dev. Psychobiol.* 46, 1–12.

- Rivera, M., Louder, M. I. M., Kleindorfer, S., Liu, W. and Hauber, M. E.** (2018). Avian prenatal auditory stimulation: progress and perspectives. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 72, 112.
- Rivera-Cáceres, K. D., Quirós-Guerrero, E., Araya-Salas, M., Templeton, C. N. and Searcy, W. A.** (2018). Early development of vocal interaction rules in a duetting songbird. *R. Soc. Open Sci.* 5, 171791.
- Saino, N., Galeotti, P., Sacchi, R., Boncoraglio, G., Martinelli, R. and Møller, A. P.** (2003). Sex differences in begging vocalizations of nestling barn swallows, *Hirundo rustica*. *Anim. Behav.* 66, 1003–1010.
- Sherry, D. F.** (1981). Parental Care and the Development of Thermoregulation in Red Junglefowl. *Behaviour* 76, 250–279.
- Takahashi, D. Y., Narayanan, D. Z. and Ghazanfar, A. A.** (2013). Coupled Oscillator Dynamics of Vocal Turn-Taking in Monkeys. *Curr. Biol.* 23, 2162–2168.
- Takahashi, D. Y., Fenley, A. R. and Ghazanfar, A. A.** (2016). Early development of turn-taking with parents shapes vocal acoustics in infant marmoset monkeys. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 371, 20150370.
- Tchernichovski, O., Lints, T. J., Derégnaucourt, S., Cimenser, A., & Mitra, P. P.** (2004). Studying the song development process: rationale and methods. *Annals of the New York academy of sciences*, 1016, 348-363.
- Templeton, C. N., Mann, N. I., Ríos-Chelén, A. A., Quiros-Guerrero, E., Macías Garcia, C. and Slater, P. J. B.** (2013). An experimental study of duet integration in the happy wren, *Pheugopedius felix*. *Anim. Behav.* 86, 821–827.
- Van Egeren, L., Barratt, M. & Roach, M. A.** (2001). Mother–infant responsiveness: Timing, mutual regulation, and interactional context. *Dev. Psychol.* 35, 684.
- Wang, Q. and Buntin, J. D.** (1999). The Roles of Stimuli from Young, Previous Breeding Experience, and Prolactin in Regulating Parental Behavior in Ring Doves (*Streptopelia risoria*). *Horm. Behav.* 35, 241–253.
- Wauters, A. M., Perré, Y., Bizeray, D., Leterrier, C. and Richard-Yris, M. A.** (2002). Mothering influences the distribution of activity in young domestic chicks. *Chronobiol. Int.* 19, 543–559.
- Westmoreland, D.** (1989). Offspring age and nest defence in mourning doves: a test of two hypotheses. *Anim. Behav.* 38, 1062–1066.

CHAPITRE 6

Discussion

CHAPITRE 6 – Discussion

I. BILAN DES RÉSULTATS

Au cours de ce travail de recherche, nous avons exploré le rôle des influences sociales et plus particulièrement l'influence des interactions avec la mère sur le développement vocal des jeunes chez la caille japonaise. Nos recherches ont porté sur trois problématiques complémentaires.

Dans un premier temps, nous avons comparé le développement vocal de cailleaux maternés et non maternés afin d'explorer les influences maternelles au cours des premiers jours de vie (expérience POST). Par la suite, nous avons étudié le rôle des influences maternelles prénatales, et notamment les conséquences d'une stimulation auditive au roucoulement maternel au cours de l'incubation. Dans cette étude, nous nous sommes également intéressés aux interactions entre les influences prénatales et postnatales (expérience PRÉ-POST), les jeunes ayant été maternés ou non après l'éclosion. Lors de ces expérimentations, des enregistrements quotidiens nous ont permis de caractériser les influences maternelles sur l'ontogenèse de deux vocalisations : le cri d'appel et le cri de contact. Les analyses acoustiques réalisées ont révélé des différences de structures entre les vocalisations de nos groupes, pendant la période de maternage mais aussi après l'émancipation. De plus, des différences de structures acoustiques entre mâles et femelles ont été notables lors des deux expérimentations. En revanche, nous n'avons observé aucune interaction entre les influences maternelles prénatales et postnatales. Les principaux résultats de ces deux expérimentations sont synthétisés dans le Tableau 3.

Enfin, nous avons commencé à décrire les interactions vocales entre la mère et ses petits (expérience MÈRE-JEUNE) afin de caractériser la dynamique de ces échanges, mais aussi l'utilisation du répertoire vocal dans cette communication interindividuelle. Cette dernière expérience a permis de décrire les interactions vocales en début et en fin de maternage, ainsi que les influences mutuelles entre la mère et ses jeunes sur ces échanges, à la fois d'un point de vue quantitatif et qualitatif. Au cours de ce travail, nous avons mis en évidence un effet de l'expérience du maternage sur l'activité vocale des individus. En effet, les jeunes vocalisaient

Tableau 3. Résumé des principaux résultats concernant les influences maternelles sur le développement vocal des jeunes.

Expérience	Effet	Période	Cri d'appel 				Cri de contact 			
			Durée	Modulation fréquence	Fréquence moyenne	Entropie de Wiener	Durée	Gamme de fréquence	Fréquence maximale	Similarité vocale
POST	 vs 	Maternage	M < NM	M > NM	M > NM	M < NM	M ≤ NM	M < NM	M < NM	-
		Emancipation	M < NM	M > NM	M = NM	M > NM	M < NM	M < NM	M ≤ NM	-
	♀ vs ♂	Maternage	F < M	F > M	F > M	-	F < M	F < M	F ≥ M	F < M
		Emancipation	F > M	F > M	F > M	-	F < M	F < M	F = M	F > M
PRÉ-POST	 vs 	Maternage	M > NM	M = NM	M > NM	M < NM	-	M < NM	M < NM	M > NM
		Emancipation	M ≤ NM	M < NM	M ≥ NM	M > NM	-	M = NM	M = NM	M ≥ NM
	 vs 	Maternage	S > NS	S ≤ NS	S ≥ NS	S ≤ NS	S ≥ NS	S ≤ NS	-	S < NS
		Emancipation	S > NS	S < NS	S ≤ NS	S > NS	S ≤ NS	S < NS	-	S < NS
	♀ vs ♂	Maternage	F > M	-	-	F ≤ M	F < M	F < M	-	F > M
		Emancipation	F > M	-	-	F < M	F = M	F < M	-	F > M

(-) Pas de différence significative ; ≤ et ≥ Convergence ou divergence

davantage que les mères lorsque celles-ci étaient expérimentées. Par ailleurs, lors des interactions vocales mère-jeune nous avons constaté des différences de comportement vocal entre les deux groupes (type de vocalisations utilisées), à la fois chez les mères et les jeunes. En revanche, nous n'avons pas observé de différences concernant les latences de réponses des mères et des jeunes. Enfin, cette expérience n'a pas permis de montrer un apprentissage des règles de communication au cours du développement, les tours de parole étant déjà établis au jeune âge.

Des recherches antérieures menées chez la caille japonaise avaient déjà mis en évidence l'influence de la mère sur différents traits phénotypiques des jeunes tels que leur émotivité (Pittet et al., 2013b), leur motivation sociale (Bertin & Richard-Yris, 2005), leur rythmicité (Formanek et al., 2009) ou encore leur comportement exploratoire (de Margerie et al., 2013). Nos travaux démontrent que la mère peut également orienter le développement vocal de ses cailleteaux.

II. INFLUENCES MATERNELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT VOCAL : QUELS MÉCANISMES ?

Les résultats de nos travaux montrent que le comportement vocal des cailleteaux varie en fonction des influences maternelles. Ces variations ont été observées suite à une privation maternelle durant la période de maternage, à une exposition prénatale au roucoulement maternel, ou encore en fonction des caractéristiques de la mère (expérience de maternage et comportement maternel). Dans cette partie, nous discutons quels pourraient être les principaux mécanismes (non-exclusifs) impliqués dans ces influences.

A. Influences maternelles indirectes

Les différences observées entre nos groupes expérimentaux pourraient résulter d'influences maternelles indirectes sur le développement physiologique et comportemental des jeunes. Notamment, l'influence de la mère sur le tempérament (émotivité et socialité) mais aussi la croissance des jeunes pourrait induire des variations dans la structure de leurs

cris. L'état émotionnel et motivationnel, ainsi que le poids ou la taille sont des facteurs clés qui peuvent influencer la structure des signaux vocaux (Morton, 1977 ; Briefer, 2012).

1. Influences maternelles sur la croissance des jeunes

Un suivi quotidien du poids réalisé dans l'expérience PRÉ-POST, nous a permis de constater un effet du maternage sur la vitesse de croissance des jeunes. En effet, les cailleteaux maternés présentaient une croissance plus lente au cours du développement que les cailleteaux non maternés. Le suivi moins précis réalisé lors de l'expérience POST allait également en ce sens, et d'autres travaux ont rapporté des influences similaires chez la caille et la poule (Wauters et al., 2002 ; de Margerie et al., 2013). Ces différences de croissance pourraient résulter d'un compromis entre le temps passé en alimentation et le temps passé en réchauffement (Krijgsveld et al., 2003). Par ailleurs, les jeunes maternés pourraient être exposés à de plus fortes variations de températures que les jeunes non maternés. En effet, ces derniers avaient accès à une source de chaleur continue tandis que les jeunes maternés dépendaient de leur mère pour se réchauffer. Une comparaison des budgets temps des cailleteaux maternés et non maternés permettrait de quantifier le temps passé en alimentation et en réchauffement et d'étayer cette hypothèse.

Dans le cadre de notre étude, nous nous sommes interrogés sur l'influence de ces différences de croissance liées au maternage sur les caractéristiques acoustiques des cris. En effet, lors du développement, la croissance d'un individu s'accompagne de modifications de son appareil vocal qui se traduisent par des variations structurales des vocalisations. Ces changements de structures acoustiques ont été démontrés chez plusieurs espèces (Hauser, 1996 ; Bradbury & Vehrencamp, 1998). Les paramètres fréquentiels, notamment, seraient particulièrement sensibles aux variations morphologiques et anatomiques. En effet, chez un grand nombre d'espèces, la taille et la masse corporelle des individus sont inversement corrélées à la fréquence de leurs vocalisations. Plusieurs travaux ont démontré un abaissement de la fréquence des cris avec la croissance (mammifères : Hammerschmidt et al., 2000 ; Pfefferle & Fischer, 2007 ; Lemasson et al., 2014 ; oiseaux : Budde, 2001 ; Adret, 2012), mais également au sein d'une même classe d'âge (mammifères : Pfefferle & Fischer, 2006 ; oiseaux : Hardouin et al., 2007 ; Mager et al., 2007 ; Patel et al., 2010 ; Martin et al., 2011).

Ainsi, les individus les plus petits émettent en général des cris plus aigus. D'autres paramètres acoustiques ont fait l'objet d'investigations, mais il apparaît que des effets opposés peuvent être observés selon les espèces ou les types de cris. Par exemple, chez le ouistiti commun, Pistorio et al., (2006) ont comparé les cris émis par des juvéniles et des adultes, et ont montré que la durée du « *phée* » et du « *twitter* » augmentaient au cours du développement, tandis que la durée du « *trillphée* » diminuait et celle du « *trill* » restait constante.

Dans notre cas, nous avons également observé des variations acoustiques avec l'âge et donc avec la croissance de nos cailleaux. De manière générale, nous avons constaté pour les cris d'appel une diminution de la fréquence moyenne et une augmentation de la modulation de fréquence ainsi que de l'entropie de Wiener. Concernant les cris de contact, nous avons pu voir, qu'au fur et à mesure que nos cailleaux grandissaient, la durée des cris diminuait, ainsi que les paramètres fréquentiels mesurés. Par ailleurs, l'émission de cris d'appel de fréquences plus élevées par les cailleaux maternés pourrait illustrer la différence de croissance entre nos deux lots. En effet, comme nous l'avons déjà évoqué, les cailleaux maternés ont une croissance plus lente que les cailleaux non maternés.

En revanche, nous n'avons pas observé d'influence d'une stimulation auditive prénatale sur le poids des jeunes. Dans ce cas, les contraintes morphologiques ne peuvent donc pas expliquer les différences observées entre les jeunes stimulés et non stimulés au cours de l'incubation.

Par ailleurs, il existe chez la caille japonaise un dimorphisme sexuel de taille (Dietz & Drent, 1997) qui pourrait expliquer en partie les différences développementales que nous avons pu observer entre les mâles et les femelles. Néanmoins, l'émission de cris d'appel plus graves par les mâles ne semble pas corroborer cette hypothèse. En effet, chez notre modèle d'étude, les mâles ont une croissance plus lente au cours du développement (Dietz & Drent, 1997 ; Aigueperse et al., 2019). Des variations hormonales liées au développement sexuel au cours de la croissance pourraient expliquer certaines divergences observées entre les mâles et les femelles. Chez la caille japonaise, l'influence des hormones sur la structure acoustique des vocalisations a déjà été démontrée dans de précédentes études (Guyomarc'h, 1974 ; Fusani et al., 1994 ; Beani et al., 2000). Guyomarc'h (1974) a, par exemple, mis en évidence une élévation de la fréquence du cri de contact chez des individus adultes, mâles et femelles, suite à l'administration de testostérone.

Afin de caractériser les modifications vocales liées à la maturation, un indice de croissance pourrait être calculé à partir de différentes mesures morphologiques (e.g. poids, longueur du tarse...) (Patel et al., 2010). Corréler la variabilité vocale interindividuelle au sein de chaque lot avec cet indice permettrait d'identifier les variations acoustiques associées aux contraintes physiques chez la caille japonaise.

2. Influences maternelles sur le tempérament des jeunes

On désigne sous le terme de **tempérament**, les différences comportementales individuelles constantes dans le temps et/ou entre les situations (Réale et al., 2007). Le tempérament d'un individu recouvre de nombreux traits tels que l'agressivité, l'activité, la réactivité à la nouveauté ou à une situation risquée, ou encore la socialité. Dans cette partie, nous nous intéresserons à diverses dimensions du tempérament que nous regroupons sous les termes d'émotivité et de socialité.

Chez la caille japonaise, différents tests comportementaux ont été mis au point afin d'évaluer la réactivité émotionnelle des individus. Les tests de l'immobilité tonique, de l'émergence et de l'openfield que nous avons appliqués ont été largement utilisés chez notre modèle (Bertin & Richard-Yris, 2005 ; Pittet et al., 2013b ; Aigueperse et al., 2018). Lors de nos expériences, l'analyse des réponses comportementales émises par les jeunes après l'émancipation a mis en évidence une influence du maternage sur leur réactivité émotionnelle. Les jeunes privés d'interactions avec la mère au cours des premiers jours de vie présentaient une émotivité plus importante que les jeunes maternés. Ces résultats, en accord avec de précédentes études menées chez la caille (Bertin & Richard-Yris, 2005 ; Pittet et al., 2013b), démontrent l'influence de la mère sur le profil comportemental des jeunes et invitent à s'interroger sur les effets afférents au cours du développement vocal.

Les vocalisations peuvent encoder l'information concernant **l'état émotionnel** ou **motivationnel** d'un individu (Morton, 1977 ; Manser, 2010 ; Briefer, 2012). En effet, des changements d'états émotionnels/affectifs induisent des modifications des systèmes respiratoires et phonatoires (Suthers & Zollinger, 2004), tous deux impliqués dans la production vocale (Janik & Slater, 2000). Les modifications du signal acoustique peuvent encoder la valence (positive ou négative) et l'intensité (légère ou forte) de l'état émotionnel

(Mendl, 2010). Néanmoins, la plupart des études se sont focalisées sur des vocalisations émises dans des contextes à valence négative, dont l'intensité est souvent plus forte et par conséquent plus facile à étudier (Briefer, 2012). Par ailleurs, l'expression vocale de l'état émotionnel a été principalement étudiée chez les mammifères (e.g. cochon d'inde : Monticelli et al., 2004 ; chèvre, *Capra hircus* : Siebert et al., 2011 ; hyène : Theis et al., 2007 ; voir Briefer, 2012 pour une revue de littérature). Quelques études démontrent néanmoins que les vocalisations des oiseaux (e.g. étourneau sansonnet : Spencer et al., 2003 ; diamant mandarin : Perez et al., 2012) peuvent également encoder cette information.

Dans le cadre de notre travail, il se pourrait que certaines des différences acoustiques observées résultent des influences maternelles sur le tempérament des jeunes. En effet, il est possible que les situations expérimentales lors des enregistrements (seul, réunion partielle avec le congénère ou exposition à un miroir) aient été perçues différemment par les cailleaux des différents lots et qu'ils aient réagi en fonction de leur phénotype comportemental. Ainsi, la situation d'isolement social pourrait induire un stress plus élevé chez les jeunes maternés qui présentent une motivation sociale et une réactivité à la séparation sociale plus importantes (Bertin & Richard-Yris, 2005 ; Pittet et al., 2013b). Le niveau d'émotivité d'un individu peut se refléter dans les paramètres fréquentiels de ses cris, bien souvent une élévation de la fréquence vocale est associée à une émotivité accrue (Perez et al., 2012). Dans notre étude, l'émission de cris d'appel plus aigus chez les cailleaux maternés pourrait aller dans ce sens (expérience POST et PRÉ-POST).

La réunion partielle avec le congénère ou l'exposition à un miroir, bien qu'associées à une valence supposément positive, pourraient également susciter un état émotionnel différent entre les lots. Les jeunes maternés pourraient être plus frustrés par la situation de réunion partielle avec le congénère, de par leur incapacité à rentrer en contact physique avec celui-ci. Quant à la présence du miroir, elle pourrait induire un état d'agitation plus important chez les jeunes maternés, comme cela a été démontré chez un autre *Galliforme* (poule domestique : Montevecchi & Noel, 1978). Par ailleurs, la présence du congénère ou d'un miroir pourrait induire différentes réponses comportementales et expliquer les différences observées entre les expériences POST et PRÉ-POST. Ce point sera développé plus tard dans la discussion.

La modification des interactions sociales constitue un facteur de variation émotionnelle important (DeVries et al., 2003) et peut induire des changements dans l'activité de l'axe

hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA) impliqué dans la régulation des réponses neuroendocriniennes au stress (Cockrem, 2007). L'effet de la corticostérone sur la modulation des vocalisations a été démontré chez le diamant mandarin, aussi bien sur des paramètres temporels que spectraux (Spencer et al., 2003 ; Perez et al., 2012 ; Perez et al., 2016). La corticostérone, de par son implication dans le métabolisme basal et l'activité musculaire, pourrait influencer le fonctionnement de la syrinx. Des relevés de la concentration plasmatique en corticostérone lors des différents contextes expérimentaux utilisés dans notre étude permettraient de caractériser l'état émotionnel de nos cailleteaux au cours des enregistrements et de voir s'il pourrait exister un lien avec les modifications vocales observées. De plus, les vocalisations associées à une situation stressante sont souvent émises en parallèle de comportements typiques. Chez la caille japonaise, on observe notamment des comportements de *freezing*, de fuite ou encore des postures de vigilance en situation anxiogène. Ainsi, une comparaison des séquences comportementales effectuées lors de nos enregistrements permettrait sûrement d'éclaircir l'influence du contexte expérimental sur l'état émotionnel des jeunes, et ce en fonction de leur expérience sociale précoce. Les taux de production vocale pourraient également servir d'indicateur pour évaluer leur réactivité émotionnelle, comme démontré chez d'autres espèces (poule : Collias, 1952 ; porc : Imfeld-Mueller et al., 2011 ; vache : Rushen et al., 1999).

Enfin, chez la caille japonaise, une sélection divergente sur le critère de la durée de l'immobilité tonique a conduit à la création de deux lignées différenciées par leur comportement de peur (Figure 22 ; Mills & Faure, 1991) : une lignée peu émotive caractérisée par une courte durée d'immobilité tonique (STI) et une lignée émotive dont la durée d'immobilité tonique est plus longue (LTI). De la même manière, deux lignées divergentes ont été sélectionnées sur la base de leur motivation sociale à rejoindre un congénère (Figure 22 ; Mills & Faure, 1991) : une lignée à forte motivation sociale (HSR) et une lignée à faible motivation (LSR). Comparer l'ontogenèse vocale de jeunes LTI et STI, mais aussi de jeunes HSR et LSR, permettrait d'explorer les effets de l'état émotionnel et motivationnel sur les vocalisations, tout en s'affranchissant de l'impact du contexte social précoce.

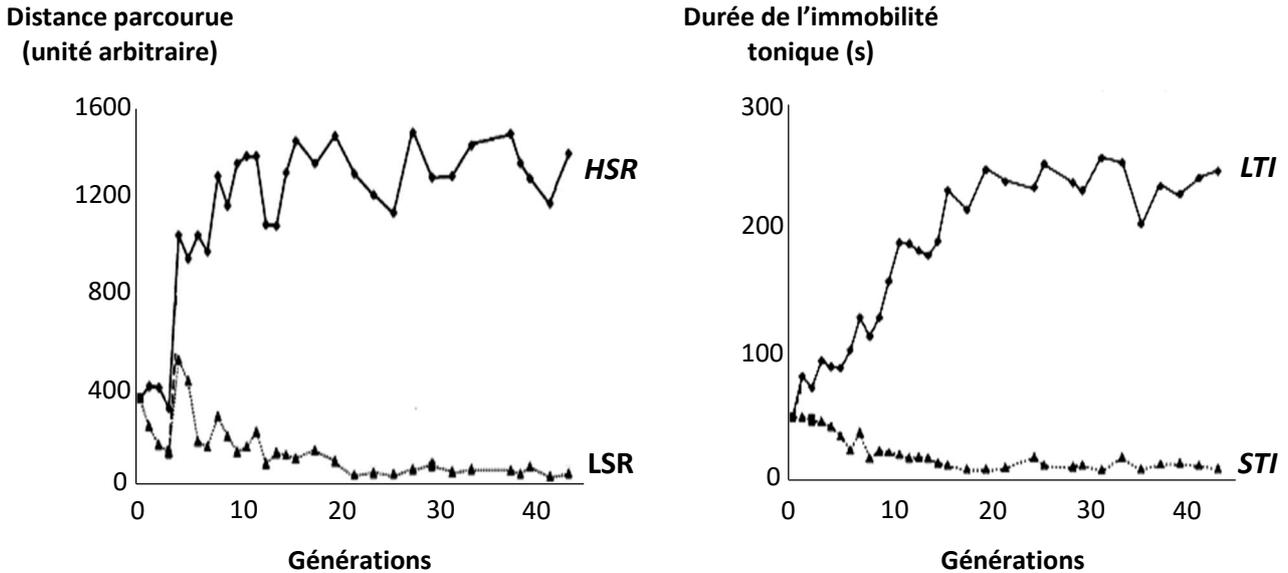


Figure 22. Divergence des lignées de cailles sélectionnées sur la base de leur motivation sociale (HSR et LSR) ou de leur émotivité (LTI et STI) (D'après Richard et al., 2008).

3. Influences maternelles sur le développement cérébral

Nous nous interrogeons ici sur le rôle des interactions sociales précoces sur le développement cérébral des jeunes et, plus particulièrement, sur le développement des aires auditives et des capacités de perception. Bien que nous n'ayons pas étudié cet aspect, la plasticité vocale observée chez les cailleaux pourrait refléter des différences de développement cérébral.

Chez les oiseaux chanteurs, il existe un ensemble de régions cérébrales qui contrôlent la perception, la production et l'apprentissage du chant (Catchpole & Slater, 2008). Un certain nombre de travaux ont rapporté les effets de l'expérience sociale précoce avec les adultes sur l'activité de ces régions. Chez l'étourneau sansonnet, par exemple, une privation de contacts sociaux avec des adultes conduit à un fonctionnement anormal de l'aire auditive primaire (Champ L). L'absence de contacts sociaux avec des modèles adultes est même aussi délétère que l'absence de toute expérience auditive du chant adulte (Cousillas et al., 2006), et un simple retrait social suffit à affecter le développement de cette aire (Cousillas et al., 2008). Des études similaires ont été menées chez le diamant mandarin et ont également mis en évidence l'influence de l'environnement social sur le développement neuronal (Sturdy et al., 2001 ; Maul et al., 2010).

Ces découvertes nous amènent à nous interroger sur un rôle possible des interactions sociales précoces avec la mère sur le développement cérébral et les capacités de perceptions de nos cailleteaux. En effet, le système auditif des espèces qualifiées de non-apprenantes partage des similitudes avec celui des oscines (Jarvis, 2004 ; Matsunaga & Okanoya, 2009). Par conséquent, l'absence d'expérience sociale précoce avec un adulte pourrait, en altérant le fonctionnement de ces voies cérébrales, affecter la production vocale des jeunes.

Par ailleurs, les oiseaux apprenants possèdent un ensemble de noyaux encéphaliques interconnectés impliqués dans la production vocale (Catchpole & Slater, 2008). Chez ces espèces, plusieurs études ont démontré l'influence des interactions sociales sur le développement de ces noyaux (Tramontin et al., 1999 ; Boseret et al., 2006). Chez le diamant mandarin, par exemple, l'environnement social précoce influence l'activité cérébrale du HVC (Tanaka et al., 2018). Dans cette étude, les auteurs démontrent que seules les interactions sociales avec un tuteur adulte permettent une activation de cette région cérébrale impliquée dans l'apprentissage du chant. À l'inverse, chez les espèces qualifiées de non-apprenantes, telle que la caille japonaise, le système cérébral présente une architecture simplifiée. Néanmoins, l'environnement social et auditif pourrait sûrement influencer le développement cérébral et moduler la production vocale chez ces espèces. Des investigations futures permettront d'éclairer ce sujet, qui n'a reçu que peu d'attention à ce jour.

Bien que les interactions mère-jeunes aient lieu principalement au cours de la période postnatale, les expériences prénatales pourraient également impacter le développement cérébral et comportemental des cailleteaux. Chez les mammifères et les oiseaux, les stimulations auditives perçues au cours de la période prénatale peuvent moduler le développement cérébral des embryons et orienter leur comportement futur (Chaudhury et al., 2013). Les stimulations auditives d'origines maternelles pourraient notamment stimuler certaines fonctions cérébrales impliquées dans l'apprentissage et la mémoire, telle que l'hippocampe. L'influence d'une exposition prénatale aux vocalisations maternelles sur l'activité de cette structure cérébrale a été mise en évidence chez une espèce phylogénétiquement proche de notre modèle, la poule domestique (Chaudhury et al., 2009). D'autres études ont démontré que les stimulations auditives perçues au cours du développement embryonnaire jouaient un rôle majeur dans l'apprentissage perceptuel (Gottlieb, 1965 ; Jain et al., 2004). Par ailleurs, chez le poussin domestique plusieurs études

ont démontré la plasticité de la voie auditive et rapporté des modifications survenant à la suite d'une stimulation sonore prénatale (Wadhwa et al., 1999 ; Panicker et al., 2002 ; Alladi et al., 2005a ; Alladi et al., 2005b). L'exposition prénatale aux roucoulements maternels, en stimulant le système auditif, pourrait accroître la discrimination auditive et influencer sur la production vocale après l'éclosion. Chez le mériion superbe, il a récemment été démontré que la capacité de discrimination prénatale était positivement corrélée avec l'apprentissage vocal postnatal (Kleindorfer et al., 2018). Dans le cadre de notre étude, les différences de développement vocal observées entre les jeunes stimulés et non-stimulés par le roucoulement maternel (expérience PRÉ-POST), pourraient illustrer des mécanismes similaires.

B. Influences maternelles directes

Chez un certain nombre d'espèces aviaires, les interactions avec les adultes sont essentielles pour que les jeunes développent les vocalisations spécifiques de l'espèce et acquièrent les règles d'usages de ces vocalisations (Eales, 1989 ; Snowdon & Hausberger, 1997). Les différences vocales observées au cours de l'ontogenèse de la caille japonaise suggèrent que, chez notre modèle, les interactions sociales avec la mère pourraient jouer un rôle dans la production vocale des jeunes. De précédents travaux, réalisés chez cette espèce, ont montré que la présence d'une femelle maternante durant les premiers jours de vie participait à la construction comportementale des jeunes et influençait de nombreux traits phénotypiques comme l'émotivité ou encore la motivation sociale (e.g. Bertin & Richard-Yris, 2005 ; de Margerie et al., 2013). La mère pourrait fournir un modèle à copier, mais aussi être une source de stimulations sociales qui guide les jeunes à produire et à utiliser leurs vocalisations de manière adéquate.

Le rôle de la mère comme **un modèle** comportemental a déjà été rapporté chez la caille japonaise (Bertin & Richard-Yris, 2005 ; Pittet et al., 2014). Notre étude révèle qu'elle pourrait également constituer un modèle vocal. En effet, au cours de l'expérience PRÉ-POST, nous avons constaté que les cailleteaux maternés présentaient une similarité vocale plus importante que les cailleteaux non maternés durant la période de maternage. Ce résultat suggère que les jeunes pourraient moduler les caractéristiques vocales de leurs cris par des

phénomènes d'imitation ou de convergence vocale avec la mère, semblables à ceux décrits chez les oiseaux chanteurs (Catchpole & Slater, 2008). Néanmoins, cet effet devra être confirmé par de plus amples investigations. En effet, aucune différence entre les jeunes maternés et non maternés n'a été observée au cours de l'expérience POST. Une analyse de la similarité acoustique mère-jeune permettrait de vérifier l'existence d'une telle influence. Si la mère constitue un modèle auditif pour ses petits, alors les jeunes élevés avec une mère adoptive devraient présenter une plus grande similarité avec celle-ci que les jeunes non maternés. De plus, il se pourrait que les cailleaux présentent des patterns vocaux plus proches de leur mère adoptive que d'une femelle inconnue. De telles analyses permettront à l'avenir de démêler la part des influences maternelles directes sur les caractéristiques vocales des jeunes.

Par ailleurs, les différences de similarité vocale observées suite à la stimulation prénatale suggèrent que l'exposition aux vocalisations maternelles durant les derniers jours d'incubation, en plus d'orienter les préférences auditives postnatales des jeunes comme cela a été démontré chez plusieurs espèces de *Galliformes* (Gottlieb, 1988 ; Harshaw & Lickliter, 2011), pourrait également influencer leur production vocale au jeune âge. Comprendre quel pourrait être le rôle des stimulations auditives au stade embryonnaire dans le développement vocal est une problématique qui n'a été que peu explorée jusqu'à ce jour. Néanmoins, quelques études ont mis en évidence l'existence d'un apprentissage prénatal susceptible d'orienter la trajectoire développementale des jeunes. Ainsi, chez le mériion superbe, les embryons apprennent un élément vocal du cri d'incubation de la mère qu'ils intègrent plus tard dans leur cri de quémade (Colombelli-Négrel et al., 2012). Des observations similaires ont été rapportées chez une espèce phylogénétiquement proche, le mériion à dos rouge (Colombelli-Négrel et al., 2016). Plus récemment, il a été montré que l'environnement acoustique prénatal pouvait affecter l'apprentissage du chant chez le diamant mandarin : les jeunes exposés au cri d'incubation de la mère présentaient davantage de syllabes non paternelles dans leur chant (Katsis et al., 2018).

La mère pourrait aussi guider le développement vocal de ses jeunes par un phénomène de facilitation sociale. Les **réactions vocales et non-vocales** émises en réponse aux vocalisations juvéniles pourraient avoir une rétroaction positive et favoriser la pratique vocale, en stimulant leur motivation sociale. Chez le vacher à tête brune, les femelles guident

activement l'apprentissage du chant des jeunes en répondant de manière sélective aux éléments les plus matures par un mouvement latéral rapide de l'aile. Les jeunes incorporent préférentiellement dans leur chant les éléments qui induisent davantage de réponses de la femelle (West & King, 1988). Récemment, l'influence des rétroactions sociales a été démontrée chez le diamant mandarin (Carouso-Peck & Goldstein, 2019). Dans cette étude, les auteurs ont diffusé des vidéos de femelle exprimant un comportement visuel caractéristique d'ébouriffement des plumes, le « *fluff-up* », de manière contingente ou non aux vocalisations immatures. Les jeunes exposés aux réponses contingentes ont montré un meilleur apprentissage que ceux qui avaient reçu la stimulation visuelle de façon non-contingente. L'importance de la contingence des réponses maternelles sur le développement vocal des jeunes a été rapportée chez une espèce de primate non-humain, le ouistiti commun (Takahashi et al., 2017). Un développement plus rapide, caractérisé par la production précoce de vocalisations matures, a été observé chez les jeunes ouistitis exposés à une réponse parentale contingente. Afin de tester l'importance de la contingence comme renforcement social chez la caille, le développement vocal de jeunes exposés à différents degrés de contingence pourrait être comparé selon une procédure similaire à celle employée par Takahashi et al., (2017). Par ailleurs, chez la caille japonaise, les interactions vocales mère-jeune se mettent en place dès la période prénatale. Explorer la contingence de ces interactions pourrait également faire l'objet d'investigations. À notre connaissance, cette problématique n'a jamais été étudiée. Néanmoins, une expérience réalisée chez le canard de Pékin (Impekoven, 1973a) a montré que la contingence des vocalisations avec les mouvements de pattes des embryons augmentait leur activité motrice. De plus, cette influence n'a été observée qu'en réponse au cri maternel de l'espèce. Cette étude démontre, ainsi, les propriétés renforçantes du cri maternel.

Si la majorité des études ont exploré le rôle de l'environnement social précoce sur le développement de la production vocale, le rôle des adultes sur l'acquisition de la sémantique des signaux (Moffatt & Hogan, 1992 ; Roush & Snowdon, 2001) ou encore des **règles de communication** (Wasserman, 1977 ; Takahashi et al., 2013 ; Henry et al., 2015) a aussi été démontré. Ces influences reposent principalement sur les échanges vocaux entre le jeune et un adulte. L'alternance des émissions vocales (ou tours de parole), par exemple, permet l'établissement d'une dynamique lors des interactions vocales. Chez un certain nombre

d'espèces, les jeunes, guidés par les parents, acquièrent les tours de parole durant leur développement (mammifères : Miura, 1993 ; Lemasson et al., 2011a ; Chow et al., 2015 ; Takahashi et al., 2016 ; oiseaux : Poirier et al., 2004 ; Henry et al., 2015 ; Rivera-Cáceres et al., 2018). Chez la caille japonaise, nous avons observé que les tours de parole étaient déjà établis dès le troisième jour de vie des cailleteaux (expérience MÈRE-JEUNE). Cette observation suggère que le comportement de tour de parole pourrait être acquis plus précocement, ou être déterminé génétiquement.

En revanche, nous avons montré que la dynamique des échanges mère-jeune présentait une variabilité interindividuelle liée à l'expérience maternelle (expérience MÈRE-JEUNE). Nous avons notamment observé des différences d'activité vocale et des distinctions dans l'utilisation du répertoire vocal, aussi bien chez les jeunes que chez les mères. L'expérience de maternage, en modulant le **comportement maternel** des femelles (Pittet et al., 2013a), pourrait modifier le lien mère-jeune et illustrer les différences observées. Chez la caille japonaise, la relation entre la mère et ses petits est rythmée par différentes étapes (Aigueperse, 2017). Elle débute par une phase d'interaction étroite, caractérisée par l'apport de soins maternels en réponse aux sollicitations des jeunes. Elle se prolonge ensuite avec l'apparition d'un rejet émancipatoire de la mère et d'une indépendance grandissante des jeunes. Finalement, elle se termine onze jours plus tard avec l'émancipation des jeunes et la séparation maternelle. Ainsi, tout au long de la période de maternage les besoins du jeune évoluent et la mère module son comportement en conséquence. Ces différentes étapes dans la relation mère-jeune vont également se traduire par une modulation du comportement vocal des individus. En effet, la communication entre la mère et ses petits est un système dynamique, qui change à mesure que les jeunes grandissent. Un suivi continu des interactions vocales tout au long de la période du maternage permettrait une description plus précise de la communication mère-jeune chez notre modèle d'étude.

Dans le cadre de notre travail, nous avons observé très peu d'interactions entre le **sexe** des jeunes et les influences maternelles prénatales et postnatales (expériences POST et PRÉ-POST). Par ailleurs, au cours de l'expérience MÈRE-JEUNE, les effectifs trop faibles ne nous ont pas permis de différencier les interactions vocales selon le sexe des jeunes. Une analyse menée sur l'ensemble des cailleteaux permettrait sûrement de caractériser la dynamique des échanges mère-mâle et mère-femelle. En effet, chez la caille japonaise, le comportement de

la mère varie avec le sexe des cailleteaux. Elles sont plus maternantes envers les mâles, qu'elles maternent plus longtemps, et montrent davantage de comportements de rejets et d'agressions envers les femelles en fin de maternage (Aigueperse et al., 2019). De plus, le sex-ratio au sein de la couvée semble également affecter les interactions entre la mère et ses petits (Aigueperse et al., 2019). Des analyses complémentaires nous permettraient de comparer l'ontogenèse des cris chez les jeunes issus de groupes mixtes (mâle et femelle) ou unisexes.

III. LE CONTEXTE SOCIAL PRÉCOCE : AU-DELÀ DES INFLUENCES MATERNELLES

A. Influences des congénères du même âge

Les études sur le développement vocal explorent majoritairement les influences des adultes sur l'ontogenèse des vocalisations. Mais en conditions naturelles, l'environnement social est beaucoup plus complexe et les jeunes peuvent interagir avec différents partenaires sociaux, dont les congénères de même âge (Snowdon & Hausberger, 1997). Au cours de l'expérience POST, nous avons mis en évidence une similarité acoustique plus élevée au sein des paires de cailleteaux d'une même cage qu'entre cailleteaux de cages différentes. Bien que nous n'ayons pas trouvé les mêmes résultats lors de l'expérience PRÉ-POST, nous pouvons supposer l'existence d'une transmission horizontale entre les cailleteaux.

La **similarité vocale entre jeunes** du même âge a été étudiée chez quelques espèces d'oiseaux (Volman & Khanna, 1995 ; Ligout et al., 2016) et de mammifères (Knörnschild et al., 2007 ; Briefer & McElligott, 2012). Une étude réalisée chez la chèvre (Briefer & McElligott, 2012) rapporte ainsi que les cris de contact de chevreaux élevés dans un même groupe social sont plus similaires que les cris émis par des jeunes élevés dans différents groupes. Les auteurs ont observé cet effet à une et cinq semaines d'âge, avec une convergence vocale croissante au cours du développement.

Des travaux soulignent aussi l'influence des congénères sur l'apprentissage du chant chez les oiseaux chanteurs. Comme nous l'avons déjà évoqué, chez le pinson des arbres ou encore le bruant à couronne blanche, les jeunes élevés en isolement social produisent des

vocalisations anormales. Néanmoins, lorsque les jeunes de ces deux espèces sont élevés en groupe de jeunes, ils développent des chants très similaires, bien que toujours anormaux (Thorpe, 1958 ; Marler, 1970). Une telle similarité entre jeunes a aussi été décrite chez le grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla* : Thielcke, 1984), le diamant mandarin (Williams, 1990 ; Volman & Khanna, 1995), l'étourneau sansonnet (Chaiken et al., 1997 ; Poirier et al., 2004) ou encore le colibri d'Anna (*Calypte anna* : Baptista & Schuchmann, 1990). Chez le diamant mandarin, un jeune exposé au chant de son père au début de la période sensible peut amener un de ses frères élevés en isolement à imiter le chant paternel. De plus, les chants produits par les deux mâles se ressemblent davantage entre eux qu'ils ne ressemblent au chant du père (Derégnaucourt & Gahr, 2013). Toutes ces études illustrent le rôle des influences sociales horizontales sur le développement vocal et vont dans le sens des résultats obtenus au cours de l'expérience POST. En effet, les cailleaux d'une même paire présentaient une plus forte similarité vocale que les jeunes issus de paires différentes, et cela à la fois pour les jeunes maternés et les jeunes non maternés.

Par ailleurs, lorsque les jeunes oiseaux peuvent interagir à la fois avec des adultes et des congénères, les stimulations fournies par les jeunes peuvent **moduler l'influence des adultes** sur leur développement vocal. Une série de travaux réalisés chez l'étourneau sansonnet a mis en évidence de telles influences. Ainsi, Bertin et al., (2007) ont comparé le développement vocal de jeunes mâles élevés en groupe de jeunes, en groupe de jeunes avec des adultes ou bien seuls avec un adulte. Cette étude a montré que seuls les individus maintenus en contact étroit avec un adulte ont acquis tous les éléments typiques du chant des mâles. Les jeunes des deux autres groupes partageaient quant à eux davantage de motifs entre eux qu'avec les adultes, démontrant un apprentissage horizontal. Chez cette même espèce, des influences similaires ont été observées chez les jeunes femelles (Bertin et al., 2009a). Dans une autre étude, Poirier et al., (2004) ont placé de jeunes étourneaux seuls, en paires de jeunes inexpérimentés, ou en groupes avec des adultes, tous ayant accès à la même information auditive. Alors que les jeunes élevés seuls ont appris certains motifs du chant adulte qu'ils entendaient via des haut-parleurs, les individus maintenus en paires partageaient une part importante de leurs vocalisations avec le congénère et certains éléments caractéristiques de l'espèce manquaient à leur répertoire. Ces oiseaux développaient leur propre répertoire, sans aucun motif commun avec les autres individus entendus. Chez le diamant mandarin, si une

copie conforme du chant paternel peut être observée lorsque le jeune est élevé seul avec un mâle adulte (Derégnaucourt, 2011), la présence de congénères du même âge restreint cet apprentissage (Mann & Slater, 1995). Lors de l'expérience PRÉ-POST, les cailleteaux non maternés d'une même cage se sont montrés de plus en plus similaires au cours du développement. À l'inverse, les cailleteaux maternés se sont différenciés avec l'âge. Ce résultat suggère que chez la caille l'influence des congénères pourrait dépendre de la présence d'adulte, comme démontré chez l'étourneau sansonnet ou encore le diamant mandarin.

Il apparaît que l'influence des adultes peut être modulée selon le **nombre de jeunes** présents dans le groupe. Par exemple, chez le diamant mandarin, le nombre de jeunes mâles dans la couvée est inversement corrélé au nombre de notes paternelles imitées (Tchernichovski & Nottebohm, 1998 ; Tchernichovski et al., 1999). Chez l'étourneau sansonnet, le ratio adulte/jeune joue aussi un rôle clé dans la quantité et la qualité des chants appris. En effet, plus la proportion de jeunes augmente plus l'information issue des adultes est négligée (Bertin et al., 2007, 2009a). À l'inverse, lorsque la proportion d'adultes est supérieure à celle des jeunes, ces derniers apprennent davantage des tuteurs adultes (Eens et al., 1992). Ainsi, chez cette espèce, le ratio 1:1 s'avère optimal pour l'apprentissage du chant (Bertin et al., 2007, 2009a).

Ces résultats démontrent que la présence de jeunes du même âge peut être une source de retour vocal et non-vocal qui pourrait guider leur développement vocal. L'établissement de liens sociaux forts entre congénères et l'association spatiale qui en découle pourraient diminuer l'attention portée aux adultes et expliquer un partage vocal plus important entre les jeunes (Mann & Slater, 1995). Par ailleurs, l'absence d'interactions sociales privilégiées avec des adultes, liée à une ségrégation adultes/jeunes, s'accompagne de modifications neurobiologiques semblables à celles observées lors d'un isolement social ou d'une séparation physique avec les adultes (Cousillas et al., 2004, 2006, 2008).

Chez la caille japonaise, le comportement de la mère mais aussi celui des jeunes varient en fonction de la taille de la couvée. En effet, plus la couvée est grande et plus les séquences de réchauffement mutuel entre jeunes sont fréquentes. Par ailleurs, le nombre de jeunes influence la durée du maternage, avec un rejet émancipatoire plus précoce quand la couvée est plus importante (Aigueperse et al., 2017). Dans le cadre de nos travaux, les couvées étaient constituées de deux cailleteaux mais, dans la nature, la mère peut mater jusqu'à 12 jeunes

(Stevens, 1961). Ainsi, la dynamique naturelle des échanges vocaux jeune-jeune et mère-jeune pourrait être plus complexe que dans le cadre de nos expériences. Notre étude, en suggérant une transmission horizontale du comportement vocal, amène à s'interroger sur l'influence du contexte social et l'importance des échanges entre jeunes sur la structure de leurs vocalisations. Des études complémentaires comparant le développement vocal de jeunes maternés et non maternés issus de couvées de tailles différentes permettraient une caractérisation plus approfondie des influences sociales sur l'ontogenèse des vocalisations chez la caille japonaise.

Par ailleurs, l'influence des interactions vocales entre jeunes pourrait survenir dès la **période prénatale**. En effet, chez certaines espèces d'oiseaux, dont la caille japonaise, les embryons émettent des vocalisations au cours des derniers jours d'incubation (Freeman & Vince, 1974). Plusieurs travaux soulignent l'importance de ces stimulations auditives sur la synchronisation de l'éclosion (Vince & Cheng, 1970 ; Freeman & Vince, 1974 ; Woolf et al., 1976) ou encore les préférences auditives au jeune âge (Gottlieb, 1979 ; Gottlieb, 1991 ; Lickliter & Stoumbos, 1992). Ainsi, chez le canard colvert, des embryons devocalisés et isolés ne présentent plus de préférence postnatale pour les cris maternels spécifiques 24 heures après l'éclosion (Gottlieb, 1991). En l'absence de stimulations auditives provenant des autres embryons, les oisillons pourraient présenter une sensibilité acoustique altérée au jeune âge (Gottlieb, 1975). Une perturbation de ces échanges prénataux pourrait également altérer l'activité vocale et la communication acoustique postnatale (Rumpf & Tzschentke, 2014).

Ces expériences démontrent la sensibilité des jeunes à leur environnement social embryonnaire et plus particulièrement aux échanges vocaux au sein de la couvée. Déterminer si ces interactions précoces jouent un rôle dans le développement vocal de la caille japonaise pourrait faire l'objet de futures investigations.

B. Le miroir : un substitut social ?

Au cours de ce travail, nous avons observé des effets différents sur l'ontogenèse des cris de contact étudiés dans les expériences POST et PRÉ-POST. Ces différences pourraient résulter en partie du contexte expérimental dans lequel ont été réalisés les enregistrements. En effet,

dans l'expérience POST, le développement des cris de contact a été étudié lors d'une réunion partielle avec le cailleveau partageant la même cage de vie, tandis que dans l'expérience PRÉ-POST les cailleveaux ont été exposés à un miroir.

Les réponses comportementales en présence d'un miroir ont été explorées chez plusieurs espèces d'oiseaux et de mammifères (voir Derégnaucourt & Bovet, 2016 pour une revue de littérature). Nombre de ces travaux mettent en avant l'expression de comportements sociaux face à leur propre reflet (perroquet du Gabon, *Psittacus erithacus* : Pepperberg et al., 1995 ; mésange à tête noire, *Parus atricapillus* : Censky & Ficken, 1982 ; kέα, *Nestor notabilis* : Diamond & Bond, 1989 ; poule domestique : Gallup, 1972 ; marmotte à ventre jaune : Svendsen & Armitage, 1973 ; ouistiti pygmée : Eglash & Snowdon, 1983 ; singe Patas, *Erythrocebus patas* : Hall, 1962). Face au miroir, les individus peuvent exprimer des comportements agressifs (corbeau à gros bec, *Corvus macrorhynchos* : Kusayama et al., 2000 ; corbeau Calédonien, *Corvus mon-eduloides* : Medina et al., 2011 ; mésanges à tête noire : Sumitani, 2014), sexuels (flamant nain, *Phoeniconais minor* : Pickering & Duverge, 1992) ou encore affiliatifs (perruche ondulée, *Melopsittacus undulatus* : Buckley et al., 2017). Ces observations suggèrent que les individus réagissent à la présence du miroir, comme à la présence d'un congénère (Gallup, 1968). Par ailleurs, l'exposition à un miroir peut servir de **substitut social** et réduire les comportements de stress observés en condition d'isolement social (étourneaux sansonnet : Henry et al., 2008 ; cheval : McAfee et al., 2002 ; Mills & Davenport, 2002 ; macaques à face rouge, *Macaca arctoides* : Anderson, 1984).

Certains chercheurs se sont attachés à comparer l'influence de stimulations sociales fournies par un congénère ou par le reflet d'un miroir sur les réponses comportementales des individus. Par exemple, Gallup & Capper (1970) ont étudié le comportement du moineau domestique et de la perruche ondulée dans une situation de choix. Pour les deux espèces, ils ont observé une préférence marquée pour le miroir plutôt que pour le congénère. En effet, les individus passaient plus de temps sur le perchoir positionné à proximité du miroir et interagissaient fréquemment avec leur reflet, à la fois en émettant des vocalisations mais aussi en exprimant des comportements dirigés vers ce dernier (e.g picorages, battements d'ailes). Une telle préférence pour le miroir a également été observée chez le diamant mandarin (Ryan, 1978). Les auteurs suggèrent que la prévisibilité et la compatibilité comportementale de la stimulation fournie par le miroir pourraient expliquer une telle préférence. En effet, à

l'exception des vocalisations, l'animal confronté à son propre reflet contrôle le comportement renvoyé par le miroir.

Dans la majorité des études qui explorent les effets d'une exposition au miroir, l'individu ne reçoit aucun retour vocal. Néanmoins, Delsaut & Roy (1980) ont montré que des inséparables rosegorge (*Agapornis roseicollis*) préféraient les perchoirs positionnés à proximité d'un miroir associé à un playback auditif, plutôt que les perchoirs positionnés à proximité d'un miroir sans playback. Dans le cadre de l'expérience PRÉ-POST, l'absence de retour vocal en présence du miroir pourrait constituer un facteur supplémentaire pour expliquer les différences observées entre nos deux contextes expérimentaux (congénère vs. miroir).

D'autres études ont également rapporté des différences comportementales en réponse à un congénère ou à un miroir. Gallup et al., (1972) ont mis en évidence que des poussins âgés de trois semaines émettaient moins de cris de détresse en présence d'un miroir qu'en présence d'un congénère du même âge. De plus, les individus exprimaient davantage de comportements agonistiques envers le miroir à l'âge de six ou sept semaines. Chez une espèce de primate non-humain, le macaque à face rouge, les jeunes émettaient plus de signaux communicatifs (comportements affiliatifs et d'apaisements) en présence d'un miroir qu'en présence d'un congénère familial, ou non familial (Anderson, 1983). Ces travaux soulignent la distinction entre les stimuli sociaux provenant d'un vrai congénère et le reflet provenant d'un miroir (Gallup, 1968).

Au cours de nos travaux, nous avons pu observer des différences en termes de production vocale mais également dans les types de vocalisations émises (observation personnelle). Bien que nous n'ayons pas quantifié ces différences, elles suggèrent que, comme mis en avant chez une espèce phylogénétiquement proche (Gallup et al., 1972), les deux situations expérimentales pourraient être perçues différemment par nos cailleaux. Ainsi, il est probable que l'état motivationnel et émotionnel des jeunes aient été différents au cours des expériences POST et PRÉ-POST. Or, comme nous l'avons déjà évoqué, l'état interne d'un individu peut moduler la structure de ses vocalisations.

Par ailleurs, il est probable que la situation expérimentale ait été perçue différemment selon l'expérience sociale précoce de nos cailleaux. En effet, une telle influence a déjà été

montrée chez plusieurs espèces. Chez le poussin domestique, Montevecchi & Noel (1978) ont relevé les fréquences de cris d'appel et de picorages envers le miroir, exprimés par des jeunes élevés seuls, en paires ou en groupes. Leur expérience a montré que les jeunes élevés seuls exprimaient davantage de comportements d'évitement et mettaient plus de temps à approcher le miroir que les jeunes élevés en paires ou en groupes. Par ailleurs, les poussins en paires vocalisaient moins souvent et picoraient davantage le miroir que les jeunes élevés en groupe. Dans une autre étude menée chez le poussin domestique et la tourterelle domestique, les jeunes élevés en présence d'un miroir préféraient le contact de leur propre reflet que la proximité d'un congénère. Les jeunes oiseaux élevés en présence d'un congénère préféraient quant à eux la présence de ce dernier au miroir (Schulman & Anderson, 1974).

Chez l'étourneau sansonnet, Henry et al., (2008) ont comparé les réponses à un miroir de jeunes élevés seuls, en paires ou en groupe social avec un adulte, et ont mis en évidence l'effet de l'environnement social précoce sur les réponses comportementales. Les jeunes mâles élevés en paires exprimaient davantage de comportements de confort et étaient plus calmes que les jeunes mâles élevés seuls ou en groupe social. Enfin, des études menées sur des primates non-humains ont également montré une influence de l'expérience sociale précoce sur les réponses exprimées en présence d'un miroir (Anderson, 1983 ; Gallup & McClure, 1971).

En plus de l'environnement social dans lequel ils ont été élevés, le sexe des oiseaux pourrait également avoir influencé la perception du miroir. En effet, la structure des cris de contact des oiseaux des deux sexes différait entre nos deux expériences (POST vs. PRÉ-POST). Ces disparités pourraient elles aussi refléter des états émotionnel et motivationnel différents entre les deux situations expérimentales. Bien que le sexe des individus ne soit pas toujours pris en compte, certains travaux ont mis en évidence des dissemblances entre mâles et femelles (étourneau sansonnet : Gallup et al., 1972 ; Henry et al., 2008 ; otarie de Californie, *Zalophus californianus* : Delfour & Marten, 2001 ; singe Patas : Hall, 1962). Chez l'étourneau, les femelles sont plus calmes à la vue d'un miroir que les mâles, qui sont plus agités et expriment davantage de comportements dirigés vers celui-ci (Henry et al., 2008). Chez la poule domestique, le miroir induit plus d'attaques de la part des jeunes mâles que des jeunes femelles (Gallup et al., 1972). Des différences similaires chez la caille japonaise sont possibles.

Il serait intéressant de réaliser une étude dans laquelle les mêmes cailleteaux seraient enregistrés en présence d'un miroir, puis en présence d'un individu du même âge. Cela permettrait une analyse comparative de la structure des cris de contact émis dans ces deux situations expérimentales. Par ailleurs, en utilisant deux groupes de jeunes, maternés ou non, il serait possible de caractériser comment l'expérience sociale précoce module la sensibilité et les réponses des jeunes à différentes stimulations sociales (un congénère ou un miroir).

IV. INFLUENCES SOCIALES SUR LE DÉVELOPPEMENT VOCAL : VERS UNE REVISITE DU MODÈLE DE L'APPRENTISSAGE VOCAL

Tout au long de ce travail de thèse, nous avons exploré les influences maternelles prénatales et postnatales sur le développement vocal chez la caille japonaise. Chez cette espèce, le développement vocal est considéré comme indépendant de l'expérience sociale et il est généralement admis que la structure des vocalisations présente un fort déterminisme génétique.

En effet, les études menées sur l'apprentissage vocal ont amené à distinguer les espèces sur la base de leur capacité à produire de nouvelles vocalisations par un processus d'imitation. Ainsi, l'approche traditionnelle consiste à classifier les espèces selon un **schéma dichotomique** dans lequel sont opposées les espèces apprenantes capables d'imitation vocale et caractérisées par des structures neuronales spécifiques, et les espèces non-apprenantes qui produisent des vocalisations innées et ne présentent pas les structures cérébrales caractéristiques des apprenants.

Sont considérés comme apprenant, les humains (Goldstein et al., 2003), trois groupes taxonomiques chez les oiseaux (les passereaux, les perroquets et les colibris : Catchpole & Slater, 2008), les chiroptères (Vernes & Wilkinson, 2019), les cétacés (Janik, 2014), les pinnipèdes (Reichmuth & Casey, 2014), ainsi que les éléphants (Stoeger & Manger, 2014). Néanmoins, au sein d'un même taxon, l'apprentissage vocal présente une certaine variabilité. Chez les passereaux, certaines espèces apprennent à produire un chant très tôt au cours du développement et n'apprennent plus d'autres vocalisations par la suite, comme c'est le cas chez le diamant mandarin. D'autres espèces, telles que le rossignol et l'étourneau, peuvent

apprendre plusieurs chants et ce de manière plus ou moins continue tout au long de la vie (Catchpole & Slater, 2008). De la même façon, toutes les espèces ne possèdent pas les mêmes capacités d'imitation vocale. Celle-ci peut être limitée aux vocalisations spécifiques ou s'étendre à des vocalisations hétérospécifiques (Baptista & Petrinovich, 1984 ; Baptista & Petrinovich, 1986 ; Pepperberg, 2010).

Il apparaît aujourd'hui que les influences sociales sur le développement vocal pourraient avoir été sous-estimées chez les espèces qualifiées de non-apprenantes. En effet, quelques études rapportent l'existence d'une plasticité dans leur production vocale et pour certaines espèces l'influence des interactions sociales précoces (e.g. primates non-humains : Gultekin & Hage, 2018 ; ongulés : Briefer & McElligott, 2012 ; rongeurs : Arriaga et al., 2012 ; oiseaux : Saranathan et al., 2007). Néanmoins, très peu d'études ont été réalisées chez ces espèces et un certain nombre d'entre elles pourraient avoir été classifiées comme non-apprenantes sans preuves apparentes.

Ces différentes observations ont amené Arriaga & Jarvis (2013) à proposer un nouveau modèle de l'apprentissage vocal basé sur un **continuum**. D'après ce modèle, les espèces seraient réparties le long d'un gradient de capacités d'apprentissage prenant en compte l'aspect comportemental et neuronal de chacune. La forme d'apprentissage vocal la plus rudimentaire ou la plus limitée est la capacité à modifier l'amplitude et la structure temporelle d'une vocalisation innée. À un stade intermédiaire, se trouve la capacité d'improvisation vocale qui peut inclure des modifications spectrales. Enfin, la forme la plus avancée désigne les espèces capables de modifier les paramètres temporels et fréquentiels de leurs vocalisations afin d'imiter un modèle (Arriaga & Jarvis, 2013). Un schéma illustrant cette classification hiérarchique a été proposé par Petkov & Jarvis (2012) (Figure 23).

Plus récemment, certains auteurs proposent que l'apprentissage vocal constitue un trait comportemental **multidimensionnel** et qu'il serait nécessaire de prendre en compte les capacités et les contraintes de chaque espèce à tous les niveaux de l'organisation : perception auditive, interface neuronale et production motrice (Lattenkamp & Vernes, 2018 ; Wirthlin et al., 2019).

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous démontrons l'existence d'une plasticité vocale au cours de l'ontogenèse d'un *Galliforme*. La structure acoustique des cris de nos cailleaux

semble, en effet, modulée par l'expérience sociale précoce. Ainsi, notre étude, qui s'inscrit dans la lignée des travaux chez les primates non-humains, apporte un argument supplémentaire pour revisiter le modèle de l'apprentissage.

Il est toutefois important de rappeler ici que la caille japonaise possède un répertoire vocal varié et que nos observations ne concernent que deux types de cris : les cris d'appel et les cris de contact. Ces deux vocalisations, de par leur forte valeur sociale, représentaient un choix judicieux pour revisiter la question des influences sociales sur le développement vocal d'un Gallinacé. Explorer l'ontogenèse d'autres cris pourrait apporter des précisions supplémentaires sur l'effet de l'expérience sociale précoce chez la caille japonaise.

Enfin, au cours de ce travail, nous avons pu apprécier la plasticité vocale de notre modèle d'étude et nous avons été confrontés à quelques difficultés pour distinguer certains cris. Cette plasticité vocale n'est pas sans rappeler celle des oscines (Derégnaucourt et al., 2009) et de nombreuses vocalisations en développement présentent une ambivalence liée à l'état interne de l'oiseau. Ainsi, le jeune peut passer d'une vocalisation à une autre en produisant des formes de structures intermédiaires, dans lesquelles se distinguent certaines composantes de l'une ou l'autre des vocalisations. Cette plasticité vocale est particulièrement fréquente chez la caille japonaise, au jeune âge mais également à l'âge adulte (Guyomarc'h, 1974).

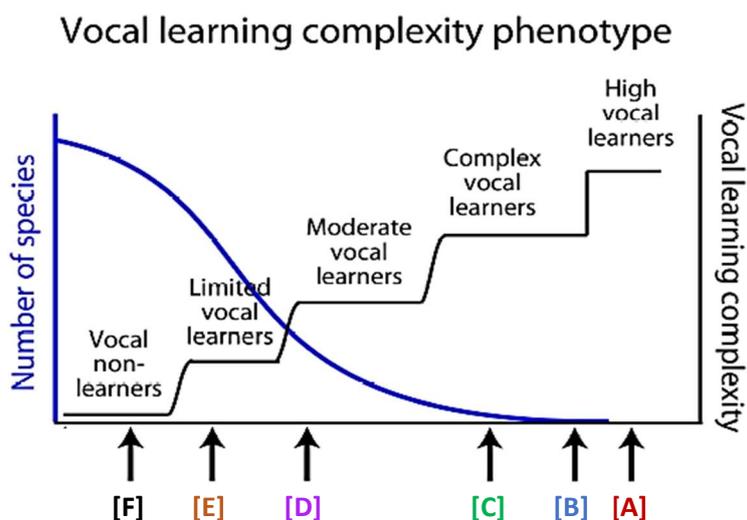


Figure 23. Représentation schématique du continuum (Petkov & Jarvis, 2012).
 [A] humain ; [B] perroquet ; [C] oscine ; [D] souris ; [E] primate non-humain ;
 [F] poule.

V. PERSPECTIVES

A. Interactions des influences maternelles prénatales et postnatales sur le développement vocal des jeunes

Bien que nous n'ayons pas mis en évidence d'interaction entre le stade prénatal et le stade postnatal, ce sujet mériterait davantage d'investigation. En effet, la plupart des recherches menées jusqu'à maintenant ont exploré séparément les effets maternels au cours de ces deux phases de développement. Pourtant, en conditions naturelles, ces deux influences agissent de concert pour moduler le comportement du jeune. Un nombre croissant de recherches, réalisées dans ce sens, explorent notamment l'influence des soins maternels sur la remédiation d'un stress prénatal (Maccari et al., 1995 ; Del Cerro et al., 2010 ; Pérez-Laso et al., 2013). En revanche, les effets d'une interaction entre l'environnement prénatal et postnatal sur le développement vocal ont reçu peu d'attention jusqu'à ce jour. Green & Adkins (1974) ont néanmoins montré que les stimulations auditives pré- et postnatale modifiaient le comportement vocal des jeunes chez la caille japonaise. En effet, les jeunes exposés à la stimulation seulement au stade embryonnaire avaient un taux de production vocale moins important que ceux exposés aux sons lors des deux phases de développement. Chez le colin de Virginie, Harshaw & Lickliter (2011) ont montré que les préférences auditives des jeunes étaient influencées à la fois par les vocalisations perçues au stade prénatal et par celles perçues au stade postnatal. Ainsi, une exposition prénatale aux vocalisations de caille japonaise induit une perte des préférences spécifiques. En revanche, si elle est couplée avec une exposition postnatale les jeunes modifient leur préférence en faveur des cris non spécifiques (Harshaw & Lickliter, 2011). D'autres recherches seraient nécessaires afin de déterminer si la production vocale des jeunes pourrait elle aussi refléter des interactions entre les environnements prénatal et postnatal.

B. Caractérisation des interactions mère-jeune : premières interactions vocales et succès du maternage

La caille japonaise présente un développement rapide et une période de maternage très courte (11 jours). Tout au long de ce travail, les enregistrements ont débuté lorsque les jeunes étaient âgés de trois jours. Or nous avons pu constater que des différences de structures acoustiques pouvaient déjà s'observer à cet âge précoce. Ce résultat invite à explorer les influences maternelles au cours des tout premiers jours de vie. Lors de l'expérience MÈRE-JEUNE, nous avons entrepris d'étudier les premières interactions vocales entre la mère et ses jeunes lors de la phase d'induction. Nous nous sommes notamment demandé si ces premiers échanges pourraient prédire le succès du maternage et les futures interactions mère-jeunes. Pour cela, nous avons enregistré les échanges vocaux entre la mère et les cailleteaux durant la nuit de l'induction du comportement maternel. Les stimulations vocales et tactiles durant les premières heures passées avec la mère participent à l'émergence du comportement maternel chez cette dernière (Richard-Yris, 1994). Afin d'établir un lien entre les interactions vocales précoces et le comportement des mères, un suivi comportemental a été réalisé le lendemain de l'induction et de manière quotidienne jusqu'au jour de la séparation (11^{ème} jour). Ces observations permettront d'établir un profil comportemental pour chacune des femelles en association avec leur comportement vocal. Si l'expression du comportement maternel, et par conséquent la réussite du maternage, peut être influencée par les interactions vocales dès la première nuit, cela pourrait avoir des implications dans les futures recherches menées sur les influences maternelles chez notre modèle.

C. Influences des interactions visuelles sur la communication mère-jeune

La caille japonaise est un oiseau nidifuge, les jeunes sont donc matures à l'éclosion et peuvent se déplacer librement quelques heures seulement après la sortie de l'œuf. En milieu naturel, les conditions environnementales mais aussi les distances interindividuelles pourraient réduire les contacts visuels entre les jeunes et leur mère. Or la dynamique des interactions vocales pourrait dépendre du type d'information sensorielle disponible. En effet, plusieurs études ont mis en évidence l'influence d'une perte de contact visuel sur la

communication vocale à l'âge adulte (Mays et al., 2006 ; Miller & Wang, 2006 ; Perez et al., 2015 ; Liao et al., 2018).

Au cours de l'expérience MÈRE-JEUNE, des enregistrements des échanges vocaux entre la mère et ses cailleteaux ont été réalisés dans trois contextes sociaux donnant accès à différentes modalités sensorielles (aucun contact ; contact auditif seul ; contact auditif, visuel et physique). La comparaison des signaux acoustiques émis dans les différentes situations permettrait en premier lieu de caractériser de manière rigoureuse la communication vocale de la caille japonaise durant la période de maternage. Par ailleurs, il serait possible de comparer le comportement vocal des jeunes selon qu'ils sont ou non en contact visuel avec la mère. En effet, le contexte dans lequel se déroulent les interactions peut avoir une influence sur la dynamique des échanges. L'influence du contact visuel sur le comportement vocal a déjà été mise en évidence chez le diamant mandarin (Perez et al., 2015), le ouistiti commun (Liao et al., 2018), mais aussi chez l'humain (ten Bosch et al., 2004).

D. Effets à long terme et influences à l'âge adulte

Dans le cadre de notre travail, nous avons concentré notre attention sur les influences maternelles pouvant survenir durant les 11 premiers jours de vie et la semaine suivant l'émancipation. Bien qu'il apparaisse que certaines différences acoustiques s'estompent au cours du développement, suggérant une convergence vocale entre nos différents groupes, nous avons également constaté que pour certains paramètres acoustiques des différences apparaissent plus tardivement et se maintiennent jusqu'au 21^{ème} jour. L'analyse des enregistrements réalisés à l'âge d'un et deux mois (expérience PRÉ-POST) permettraient d'explorer les effets à long terme des influences maternelles prénatales et postnatales. La maturité sexuelle étant atteinte entre la 6^{ème} et la 8^{ème} semaine de vie, ces enregistrements pourraient fournir une base pour étudier le rôle des expériences sociales précoces sur la structure des vocalisations à l'âge adulte.

Les cris d'appel et les cris de contact, que nous avons étudiés ici, présentent des structures caractéristiques qui apparaissent progressivement au cours de l'ontogenèse. Ainsi, le cri d'appel, qui est peu modulé au début du développement, présente une structure trillée à l'âge

adulte. Quant au cri de contact, une 3^{ème} syllabe (c) apparaît à la suite des deux premières (ab) au cours du développement. De plus, à l'âge adulte il est souvent émis de manière conjointe au trille de contact. Ainsi, déterminer le moment d'apparition de ces caractéristiques spécifiques des vocalisations matures, mais aussi leur fréquence d'émission, pourrait renseigner sur la vitesse de développement des oiseaux et mettre en évidence d'éventuelles influences maternelles. Par ailleurs, l'influence de la mère sur la structure du cri sexuel du mâle (« crow »), une vocalisation analogue au chant des oscines et émise spécifiquement par les mâles, pourrait également être explorée. Au-delà de sa structure acoustique, l'utilisation de cette vocalisation lors d'interactions avec les femelles pourrait aussi être étudiée. Une telle analyse permettrait d'évaluer les effets de la mère sur la communication vocale dans des contextes d'attraction du partenaire sexuel et de reproduction (Vacher à tête brune : West & King, 1985 ; Smith et al., 2000).

E. Reconnaissance et discrimination vocale : fonction et valeur adaptative des cris

L'existence d'une reconnaissance entre la mère et ses petits est une question centrale lorsque l'on s'intéresse à la communication mère-jeune. L'utilisation de signaux acoustiques dans cette reconnaissance a été démontrée à la fois chez les mammifères (Insley et al., 2003b ; Knörnschild & von Helversen, 2008) et les oiseaux (Gottlieb, 1988 ; Lickliter & Hellewell, 1992 ; Lengagne, 2001 ; Aubin & Jouventin, 2002), bien que des signaux multimodaux soient souvent impliqués. Chez le poussin domestique, une espèce phylogénétiquement proche de notre modèle, la reconnaissance vocale serait unidirectionnelle. En effet, seul le jeune arriverait à discriminer les cris de sa mère (Guyomarc'h, 1974 ; Kent, 1987 ; Kent, 1992). Chez la caille japonaise, un certain nombre d'études ont déjà rapporté l'existence de caractéristiques individuelles encodées dans les vocalisations des adultes (Guyomarc'h, 1974). Plusieurs approches pourraient être envisagées pour tester l'existence d'une reconnaissance vocale entre la mère et ses jeunes. Dans un premier temps, une comparaison de la variabilité intra- et interindividuelle de la structure des cris permettrait d'identifier les paramètres acoustiques susceptibles de coder une signature individuelle. Dans un second temps, des

expériences de repasses pourraient être réalisées afin d’explorer les réponses des individus dans une situation de choix (e.g. mère vs. femelle inconnue ; Mezrai et al., 2014).

Par ailleurs, les différences de structure acoustique que nous avons pu observer durant ce travail pourraient avoir une valeur adaptative. En effet, chez un certain nombre d’espèces, les jeunes oiseaux peuvent moduler leurs vocalisations pour exprimer leurs besoins (Leonard & Horn, 2001). Chez le poussin domestique, les réponses maternelles sont positivement corrélées à la fréquence des cris de détresse (Hughes et al., 1982). Une augmentation des soins parentaux est également observée chez le diamant mandarin en réponse à l’augmentation de la fréquence moyenne des cris de quémante (Perez et al., 2016). Ainsi, les jeunes maternés qui dépendent de leur mère pour leur thermorégulation pourraient ajuster leurs vocalisations afin de solliciter les soins maternels. Dans ce cas, les cris des cailleaux maternés pourraient être mieux adaptés aux interactions mère-jeune. Afin de tester cette hypothèse, deux points semblent essentiels. Tout d’abord, la mère doit être capable de discriminer les cris émis par des jeunes maternés et non maternés. Une procédure de conditionnement opérant pourrait être utilisée pour tester ce premier point (Park & Dooling, 1985 ; Lohr et al., 2006 ; Kondo et al., 2010). Ensuite, les réponses comportementales exprimées par la mère devraient se distinguer en fonction du cri perçu. Ce point pourrait être vérifié par des expériences de repasses avec une procédure de choix (Charrier et al., 2002 ; Perez et al., 2016). Par ailleurs, si les mères sont capables de discriminer les cris des jeunes selon qu’ils ont été ou non maternés, la modification artificielle de la structure des cris (e.g. plus ou moins aigus) permettrait d’identifier les paramètres codant la fonctionnalité du signal (Park & Dooling, 1985 ; Charrier et al., 2002 ; Lohr et al., 2006).

F. Élargissement à d’autres influences sociales et à d’autres espèces

Nos travaux ont mis en évidence le rôle des interactions précoces avec la mère sur le développement vocal de la caille japonaise. D’autres influences sociales pourraient être étudiées, notamment celle des jeunes entre eux, mais aussi celle du père. Chez la caille japonaise, le comportement paternel peut être induit de la même façon que celui de la mère (Richard-Yris, 1994). Il pourrait donc être intéressant de reproduire nos expériences en

remplaçant la mère adoptive par un père adoptif. Bien que le père ne participe pas au soin des jeunes en condition naturelle, cela permettrait de distinguer la part de l'expérience sociale avec un individu adulte de l'influence maternelle au sens strict.

Enfin, des études comparatives chez d'autres espèces semblent nécessaires. La poule domestique, qui présente un répertoire vocal varié (Guyomarc'h, 1974) et dont les influences maternelles ont déjà été démontrées sur de nombreux traits comportementaux (e.g. Roden & Wechsler, 1998 ; Perré et al., 2002 ; Shimmura et al., 2010), pourrait constituer un bon modèle d'étude. Chez un autre Gallinacé, la perdrix grise, les soins parentaux sont réalisés par le mâle et la femelle, chacun s'occupant en parallèle d'une couvée. Cette espèce pourrait donc constituer un modèle pertinent qui permettrait d'explorer de manière indépendante le rôle des influences sociales précoces avec un mâle adulte, une femelle adulte ou un couple.

VI. CONCLUSION

Ce projet de thèse a permis de mettre en évidence le rôle des influences maternelles sur le développement vocal de la caille japonaise, un oiseau traditionnellement considéré comme non-apprenant. Nos travaux invitent ainsi à explorer le rôle des influences sociales sur des espèces non modèles et à revisiter le modèle théorique de l'apprentissage vocal.

Par ailleurs, si notre travail de recherche s'inscrit avant tout dans une approche fondamentale et mécanistique, nos expérimentations suscitent des questionnements sur des enjeux écologiques et évolutifs. En effet, bien que la caille japonaise soit une espèce domestiquée, elle peut néanmoins survivre et se reproduire en milieu naturel (Nichols, 1991). Chez cette espèce, le comportement maternel ne semble pas avoir été altéré par la domestication et peut être facilement induit en laboratoire. Nous pouvons néanmoins nous interroger sur les effets de la domestication sur son comportement vocal. Des investigations pourraient être menées chez une espèce sauvage phylogénétiquement proche, la caille des blés, dont le répertoire vocal a déjà été établi et montre une grande similitude avec celui de la caille japonaise (Guyomarc'h & Guyomarc'h, 1996). Les deux espèces possèdent un répertoire de 24 vocalisations. La principale différence réside dans la forme du chant sexuel émis par le mâle qui se présente sous deux formes distinctes chez la caille des blés. Une

approche comparative entre ces deux espèces permettrait ainsi d'explorer les processus évolutifs impliqués dans l'ontogenèse de la communication vocale. De plus, l'étude du comportement de ces deux sous-espèces constitue un enjeu pour la conservation de la caille des blés. En effet, cette espèce subit un déclin des populations sauvages en Europe, principalement lié à l'introggression par la caille japonaise (Chazara et al., 2010). L'étude de l'ontogenèse des comportements vocaux et des interactions vocales interindividuelles pourrait améliorer notre compréhension des comportements sociaux et de la dynamique des populations de la caille des blés. Cela permettrait non seulement de mettre en place des stratégies de protections adaptées, mais également d'améliorer les conditions d'élevages dans un objectif de réintroduction en milieu naturel.

***Références
bibliographiques***

- Abraham, C. L. & Evans, R. M.** (1999). Metabolic costs of heat solicitation calls in relation to thermal need in embryos of American white pelicans. *Animal Behaviour*, 57(4), 967–975.
- Adret, P.** (2004). Vocal imitation in blindfolded zebra finches (*Taeniopygia guttata*) is facilitated in the presence of a non-singing conspecific female. *Journal of Ethology*, 22(1), 29–35.
- Adret, P.** (2012). Call development in captive-reared Pied Avocets, *Recurvirostra avosetta*. *Journal of Ornithology*, 153(2), 535–546.
- Adret-Hausberger, M.** (1983). Variations dialectales des sifflements de l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) sédentaire en Bretagne. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 62(1), 55–71.
- Aigueperse, N.** (2017). Influence des jeunes sur le comportement maternel et conséquences développementales chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*). Thèse, Université de Rennes 1, France.
- Aigueperse, N., Calandreau, L. & Bertin, A.** (2013). Maternal diet influences offspring feeding behavior and fearfulness in the precocial chicken. *PLoS One*, 8(10), e77583.
- Aigueperse, N., Houdelier, C., Nicolle, C. & Lumineau, S.** (2019). Mother-chick interactions are affected by chicks' sex and brood composition in Japanese quail. *Developmental Psychobiology*, 61(6), 832–842.
- Aigueperse, N., Pittet, F., de Margerie, E., Nicolle, C., Houdelier, C. & Lumineau, S.** (2017). Brood size can influence maternal behaviour and chick's development in precocial birds. *Behavioural Processes*, 138, 96–104.
- Aigueperse, N., Pittet, F., Nicolle, C., Houdelier, C. & Lumineau, S.** (2018). Maternal care affects chicks' development differently according to sex in quail. *Developmental Psychobiology*, 60(8), 1048–1056.
- Aisa, B., Tordera, R., Lasheras, B., Del Río, J. & Ramírez, M. J.** (2007). Cognitive impairment associated to HPA axis hyperactivity after maternal separation in rats. *Psychoneuroendocrinology*, 32(3), 256–266.
- Alladi, P. A., Roy, T., Singh, N. & Wadhwa, S.** (2005a). Developmentally regulated expression of c-Fos and c-Jun in the brainstem auditory nuclei of *Gallus domesticus* is modified by prenatal auditory enrichment. *Journal of Neurobiology*, 62(1), 92–105.
- Alladi, P. A., Roy, T., Singh, N. & Wadhwa, S.** (2005b). Prenatal auditory enrichment with species-specific calls and sitar music modulates expression of Bcl-2 and Bax to alter programmed cell death in developing chick auditory nuclei. *Journal of Developmental Neuroscience*, 23(4), 363–373.
- Altmann, J.** (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227–266.
- Ames, A. E., Zapetis, M. E., Witlicki, K. L., Wielandt, S. J., Cameron, D. M., Walker, R. T. & Kuczaj, S. A.** (2017). Thunks: Evidence for varied harmonic structure in an Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) sound. *International Journal of Comparative Psychology*, 30.
- Anderson, J. R.** (1983). Mirror-image stimulation and short separations in stump-tail monkeys. *Animal Learning & Behavior*, 11(1), 139–143.
- Anderson, J. R.** (1984). Monkeys with mirrors: Some questions for primate psychology. *International Journal of Primatology*, 5(1), 81–98.
- Andrew, R. J.** (1964). Vocalization in chicks, and the concept of "stimulus contrast." *Animal Behaviour*,

12(1), 64–76.

- Anisimov, V. N., Herbst, J. A., Abramchuk, A. N., Latanov, A. V., Hahnloser, R. H. R. & Vysotski, A. L.** (2014). Reconstruction of vocal interactions in a group of small songbirds. *Nature Methods*, 11(11), 1135–1137.
- Archer, J.** (1973). Tests for emotionality in rats and mice: A review. *Animal Behaviour*, 21(2), 205–235.
- Arling, G. L. & Harlow, H. F.** (1967). Effects of social deprivation on maternal behavior of rhesus monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 64(3), 371–377.
- Arriaga, G. & Jarvis, E. D.** (2013). Mouse vocal communication system: Are ultrasounds learned or innate? *Brain and Language*, 124(1), 96–116.
- Arriaga, G., Zhou, E. P. & Jarvis, E. D.** (2012). Of mice, birds, and men: The mouse ultrasonic song system has some features similar to humans and song-learning birds. *PLoS One*, 7(10), e46610.
- Aubin, T. & Jouventin, P.** (2002). How to vocally identify kin in a crowd: The penguin model. *Advances in the Study of Behavior*, 31, 243–277.
- Aubin, T., Mathevon, N., Staszewski, V. & Boulinier, T.** (2007). Acoustic communication in the Kittiwake *Rissa tridactyla*: Potential cues for sexual and individual signatures in long calls. *Polar Biology*, 30(8), 1027–1033.
- Avery, M. L.** (1996). Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preferences of offspring. *Animal Behaviour*, 51(6), 1279–1283.
- Baer, J., Lansford, R. & Cheng, K.** (2015). Chapter 22 - Japanese Quail as a Laboratory Animal Model. In *Laboratory Animal Medicine: Third Edition*, pp. 1087–1108. Academic Press.
- Baker, J. A. & Bailey, E. D.** (1987). Sources of phenotypic variation in the separation call of Northern Bobwhite (*Colinus virginianus*). *Canadian Journal of Zoology*, 65(4), 1010–1015.
- Ballintijn, M. R. & Ten Cate, C.** (1997). Vocal Development and Its Differentiation in a Non-Songbird: the Collared Dove (*Streptopelia Decaocto*). *Behaviour*, 134(7), 595–621.
- Baptista, L.F. & Gaunt, S.** (1997). Social interaction and vocal development in birds.
- Baptista, L. F. & Petrinovich, L.** (1984). Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, 32(1), 172–181.
- Baptista, L. F. & Petrinovich, L.** (1986). Song development in the white-crowned sparrow: social factors and sex differences. *Animal Behaviour*, 34(5), 1359–1371.
- Baptista, L. F. & Schuchmann, K. L.** (1990). Song Learning in the Anna Hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology*, 84(1), 15–26.
- Barbazanges, A., Piazza, P. V., Le Moal, M. & Maccari, S.** (1996). Maternal glucocorticoid secretion mediates long-term effects of prenatal stress. *Journal of Neuroscience*, 16(12), 3943–3949.
- Bardi, M. & Huffman, M. A.** (2002). Effects of maternal style on infant behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Developmental Psychobiology*, 41(4), 364–372.
- Barrington, D.** (1773). Experiments and observations on the singing of birds. *Philosophical Transactions*, 63, 249–291.
- Beani, L., Briganti, F., Campanella, G., Lupo, C. & Dessì-Fulgheri, F.** (2000). Effect of androgens on structure and rate of crowing in the Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Behaviour*, 137(4), 417–

435.

- Beani, L., Panzica, G., Briganti, F., Persichella, P. & Dessì-Fulgheri, F.** (1995). Testosterone-induced changes of call structure, midbrain and syrinx anatomy in partridges. *Physiology and Behavior*, 58(6), 1149–1157.
- Beecher, M. D.** (1982). Signature systems and kin recognition. *Integrative and Comparative Biology*, 22(3), 477–490.
- Beecher, M. D.** (2010). Birdsong and Vocal Learning during Development. In *Encyclopedia of Behavioral Neuroscience* (eds., Koob, G. F., Le Moal, M., Thompson, R. F.), pp. 164–168. Academic Press, Cambridge.
- Beecher, M. D.** (2017). Birdsong learning as a social process. *Animal Behaviour*, 124, 233–246.
- Bell, D. A., Trail, P. W. & Baptista, L. F.** (1998). Song learning and vocal tradition in Nuttall's white-crowned sparrows. *Animal Behaviour*, 55(4), 939–956.
- Berlin, K. E. & Clark, A. B.** (1998). Embryonic Calls as Care-soliciting Signals in Budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Ethology*, 104(6), 531–544.
- Bertin, A., Hausberger, M., Henry, L. & Richard-Yris, M. A.** (2007). Adult and peer influences on starling song development. *Developmental Psychobiology*, 49(4), 362–374.
- Bertin, A., Hausberger, M., Henry, L. & Richard-Yris, M. A.** (2009a). Adult:young ratio influences song acquisition in female European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 123(2), 195–203.
- Bertin, A., Mocz, F., Calandreau, L., Palme, R., Lumineau, S., Darmailacq, A. S., Dickel, L., Arnould, C. & Houdelier, C.** (2019). Human behaviour at the origin of maternal effects on offspring behaviour in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Physiology and Behavior*, 201, 175–183.
- Bertin, A. & Richard-Yris, M. A.** (2005). Mothering during early development influences subsequent emotional and social behaviour in Japanese quail. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 303(9), 792–801.
- Bertin, A., Richard-Yris, M. A., Möstl, E. & Lickliter, R.** (2009b). Increased yolk testosterone facilitates prenatal perceptual learning in Northern bobwhite quail (*Colinus virginianus*). *Hormones and Behavior*, 56(4), 416–422.
- Bilbo, S. D. & Tsang, V.** (2010). Enduring consequences of maternal obesity for brain inflammation and behavior of offspring. *The FASEB Journal*, 24(6), 2104–2115.
- Blaich, C. F., Miller, D. B. & Hicinbothom, G.** (1989). Alarm call responsivity of mallard ducklings: VIII. Interaction between developmental history and behavioral context. *Developmental Psychobiology*, 22(3), 203–210.
- Bohn, K. M., Wilkinson, G. S. & Moss, C. F.** (2007). Discrimination of infant isolation calls by female greater spear-nosed bats, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour*, 73(3), 423–432.
- Bolhuis, J. J.** (1991). Mechanisms of avian imprinting. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 66(4), 303–345.
- Bolhuis, J. J. & Gahr, M.** (2006). Neural mechanisms of birdsong memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(5), 347–357.
- Bolhuis, J. J. & Van Kampen, H. S.** (1992). An Evaluation of Auditory Learning in Filial Imprinting.

- Behaviour*, 122(3–4), 195–230.
- Bonduriansky, R., Crean, A. J. & Day, T.** (2012). The implications of nongenetic inheritance for evolution in changing environments. *Evolutionary Applications*, 5(2), 192–201.
- Boseret, G., Carere, C., Ball, G. F. & Balthazart, J.** (2006). Social context affects testosterone-induced singing and the volume of song control nuclei in male canaries (*Serinus canaria*). *Journal of Neurobiology*, 66(10), 1044–1060.
- Boucaud, I. C. A., Perez, E. C., Ramos, L. S., Griffith, S. C. & Vignal, C.** (2017). Acoustic communication in zebra finches signals when mates will take turns with parental duties. *Behavioral Ecology*, 28(3), 645–656.
- Boughman, J. W. & Moss, C. F.** (2003). Social Sounds: Vocal Learning and Development of Mammal and Bird Calls. In *Acoustic Communication* (eds., Simmons A. M., Popper A. N. & Fay R. R.), pp. 138–213. Berlin, Germany: Springer Press
- Bowles, A. E., Young, W. G. & Asper, E. D.** (1988). Ontogeny of stereotyped calling of a killer whale calf, *Orcinus orca*, during her first year. *Journal of the Marine Research Institute*, XI, 407–442.
- Bradbury, J. & Vehrencamp, S.** (1998). Principles of Animal Communication. *Sinauer Associates Inc; 1st edition*.
- Bredy, T. W., Grant, R. J., Champagne, D. L. & Meaney, M. J.** (2003). Maternal care influences neuronal survival in the hippocampus of the rat. *Journal of Neuroscience*, 18(10), 2903–2909.
- Briefer, E. F.** (2012). Vocal expression of emotions in mammals: Mechanisms of production and evidence. *Journal of Zoology*, 288(1), 1–20.
- Briefer, E. F. & McElligott, A. G.** (2012). Social effects on vocal ontogeny in an ungulate, the goat, *Capra hircus*. *Animal Behaviour*, 83(4), 991–1000.
- Brittan-Powell, E. F. & Dooling, R. J.** (2000). Development of auditory sensitivity in budgerigars. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 107(5), 2785–2785.
- Brittan-Powell, E. F., Dooling, R. J. & Farabaugh, S. M.** (1997). Vocal Development in Budgerigars (*Melopsittacus Undulatus*): Contact Calls. *Journal of Comparative Psychology*, 111(3), 226–241.
- Brown, P.** (1976). Vocal Communication in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 41(1), 34–54.
- Brua, R. B., Nuechterlein, G. L. & Buitron, D.** (1996). Vocal Response of Eared Grebe Embryos to Egg Cooling and Egg Turning. *The Auk*, 113(3), 525–533.
- Brunton, P. J.** (2013). Effects of maternal exposure to social stress during pregnancy: Consequences for mother and offspring. *Reproduction*, 146(5), R175-R189.
- Buckley, D. P., Duggan, M. R. & Anderson, M. J.** (2017). Budgie in the mirror: An exploratory analysis of social behaviors and mirror use in the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Behavioural Processes*, 135, 66–70.
- Budde, C.** (2001). Ontogeny of calls of a nonpasserine species: The grey crowned crane *Balearica regulorum gibbericeps*. *African Journal of Ecology*, 39(1), 33–37.
- Budgen, S. & Evans, R.** (1991). Vocal responsiveness to chilling in embryonic and neonatal American Coots. *The Wilson Bulletin*, 103(4), 712–717.
- Burford, J. E., Friedrich, T. J. & Yasukawa, K.** (1998). Response to playback of nestling begging in the

- red-winged blackbird, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour*, 56(3), 555–561.
- Calatayud, F. & Belzung, C.** (2001). Emotional reactivity in mice, a case of nongenetic heredity? *Physiology and Behavior*, 74(3), 355–362.
- Caldwell, M. C. & Caldwell, D. K.** (1965). Individualized whistle contours in bottle-nosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Nature*, 207(4995), 434–435.
- Caldwell, M. C. & Caldwell, D. K.** (1979). The Whistle of the Atlantic Bottlenosed Dolphin (*Tursiops truncatus*)—Ontogeny. In *Behavior of Marine Animals* (eds., Winn, H. E. & Olla, B. L.), vol 3, pp. 369–401. New York, NY: Plenum Press.
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J. & Minot, E. O.** (2000). Aging and improving reproductive success in horses: Declining residual reproductive value or just older and wiser? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(4), 243–249.
- Carlsen, R. & Lickliter, R.** (1999). Augmented prenatal tactile and vestibular stimulation alters postnatal auditory and visual responsiveness in bobwhite quail chicks. *Developmental Psychobiology*, 35(3), 215–225.
- Carouso-Peck, S. & Goldstein, M. H.** (2019). Female Social Feedback Reveals Non-imitative Mechanisms of Vocal Learning in Zebra Finches. *Current Biology*, 29(4), 631–636.
- Casey, M. B. & Lickliter, R.** (1998). Prenatal visual experience influences the development of turning bias in bobwhite quail chicks (*Colinus virginianus*). *Developmental Psychobiology*, 32(4), 327–338.
- Catchpole, C. & Slater, P.** (2008). Bird song: Biological themes and variations. Cambridge university press, 2nd edition.
- Censky, E. J. & Ficken, M. S.** (1982). Responses of Black-capped Chickadees to mirrors. *The Wilson Bulletin*, 94(4), 590–594.
- Chaiken, M. L., Gentner, T. Q. & Hulse, S. H.** (1997). Effects of Social Interaction on the Development of Starling Song and the Perception of These Effects by Conspecifics. *Journal of Comparative Psychology*, 111(4), 379–392.
- Champagne, F. A., Curley, J. P., Keverne, E. B. & Bateson, P. P. G.** (2007). Natural variations in postpartum maternal care in inbred and outbred mice. *Physiology and Behavior*, 91(2–3), 325–334.
- Chang, G. B., Chang, H., Liu, X. P., Xu, W., Wang, H. Y., Zhao, W. M. & Olowofeso, O.** (2005). Developmental research on the origin and phylogeny of quails. *World's Poultry Science Journal*, 61(1), 105–112.
- Chang, G. B., Liu, X. P., Chang, H., Chen, G. H., Zhao, W. M., Ji, D. J., Chen, R., Qin, Y. R., Shi, X. K. & Hu, G. S.** (2009). Behavior differentiation between wild Japanese quail, domestic quail, and their first filial generation. *Poultry Science*, 88(6), 1137–1142.
- Charrier, I., Aubin, T. & Mathevon, N.** (2010). Mother-calf vocal communication in Atlantic walrus: A first field experimental study. *Animal Cognition*, 13(3), 471–482.
- Charrier, I. & Harcourt, R. G.** (2006). Individual vocal identity in mother and pup Australian sea lions (*Neophoca cinerea*). *Journal of Mammalogy*, 87(5), 929–938.
- Charrier, I., Mathevon, N. & Jouventin, P.** (2001). Mother's voice recognition by seal pups. *Nature*, 412(6850), 873.

- Charrier, I., Mathevon, N. & Jouventin, P.** (2002). How does a fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis*. *Journal of Experimental Biology*, 205(5), 603–612.
- Chaudhury, S., Nag, T. C., Jain, S. & Wadhwa, S.** (2013). Role of sound stimulation in reprogramming brain connectivity. *Journal of Biosciences*, 38(3), 605–614.
- Chaudhury, S., Nag, T. C. & Wadhwa, S.** (2009). Effect of prenatal auditory stimulation on numerical synaptic density and mean synaptic height in the posthatch day 1 chick hippocampus. *Synapse*, 63(2), 152–159.
- Chazara, O., Minvielle, F., Roux, D., Bed'hom, B., Feve, K., Coville, J. L., ... & Rognon, X.** (2010). Evidence for introgressive hybridization of wild common quail (*Coturnix coturnix*) by domesticated Japanese quail (*Coturnix japonica*) in France. *Conservation Genetics*, 11(3), 1051–1062.
- Chelli, D. & Chanoufi, B.** (2008). Audition foétale. Mythe ou réalité? *Journal de Gynécologie Obstétrique et Biologie de La Reproduction*, 37(6), 554–558.
- Cheng, K. M., Bennett, D. C. & Mills, A. D.** (2010). The Japanese Quail. *The UFAW handbook on the care and management of laboratory and other research animals: 8th edition*. Oxford: Wiley-Blackwell, 655–673.
- Chiandetti, C. & Vallortigara, G.** (2019). Distinct effect of early and late embryonic light-stimulation on chicks' lateralization. *Neuroscience*, 414, 1–7.
- Chow, C. P., Mitchell, J. F. & Miller, C. T.** (2015). Vocal turn-taking in a non-human primate is learned during ontogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1807), 20150069.
- Clarke, A. S. & Schneider, M. L.** (1993). Prenatal stress has long-term effects on behavioral responses to stress in juvenile rhesus monkeys. *Developmental Psychobiology*, 26(5), 293–304.
- Clarke, A. S., Soto, A., Bergholz, T. & Schneider, M. L.** (1996). Maternal gestational stress alters adaptive and social behavior in adolescent rhesus monkey offspring. *Infant Behavior and Development*, 19(4), 451–461.
- Clarke, J. A.** (2010). White-tailed ptarmigan food calls enhance chick diet choice: learning nutritional wisdom? *Animal Behaviour*, 79(1), 25–30.
- Clay, Z., Smith, C. L. & Blumstein, D. T.** (2012). Food-associated vocalizations in mammals and birds: What do these calls really mean? *Animal Behaviour*, 83(2), 323–330.
- Cockrem, J. F.** (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, 148(2), 169–178.
- Coe, C. L., Kramer, M., Czéh, B., Gould, E., Reeves, A. J., Kirschbaum, C. & Fuchs, E.** (2003). Prenatal stress diminishes neurogenesis in the dentate gyrus of juvenile Rhesus monkeys. *Biological Psychiatry*, 54(10), 1025–1034.
- Cohen-Salmon, C., Carlier, M., Roubertoux, P., Jouhaneau, J., Semal, C. & Paillette, M.** (1985). Differences in patterns of pup care in mice V-Pup ultrasonic emissions and pup care behavior. *Physiology and Behavior*, 35(2), 167–174.
- Collias, N. E.** (1952). The Development of Social Behavior in Birds. *The Auk*, 69(2), 127–159.
- Colombelli-Négre, D., Hauber, M. E. & Kleindorfer, S.** (2014). Prenatal learning in an Australian songbird: Habituation and individual discrimination in superb fairy-wren embryos. *Proceedings*

of the Royal Society B: Biological Sciences, 281(1797), 20141154–20141154.

- Colombelli-Négrel, D., Hauber, M. E., Robertson, J., Sulloway, F. J., Hoi, H., Griggio, M. & Kleindorfer, S.** (2012). Embryonic learning of vocal passwords in superb fairy-wrens reveals intruder cuckoo nestlings. *Current Biology*, 22(22), 2155–2160.
- Colombelli-Négrel, D., Robertson, J. & Kleindorfer, S.** (2010). Nestling presence affects the anti-predator response of adult superb fairy-wrens (*Malurus cyaneus*). *Acta Ethologica*, 13(2), 69–74.
- Colombelli-Négrel, D., Webster, M. S., Dowling, J. L., Hauber, M. E. & Kleindorfer, S.** (2016). Vocal imitation of mother's calls by begging Red-backed Fairywren nestlings increases parental provisioning. *The Auk*, 133(2), 273–285.
- Coureaud, G., Schaal, B., Hudson, R., Orgeur, P. & Coudert, P.** (2002). Transnatal olfactory continuity in the rabbit: Behavioral evidence and short-term consequence of its disruption. *Developmental Psychobiology*, 40(4), 372–390.
- Cousillas, H., George, I., Henry, L., Richard, J. P. & Hausberger, M.** (2008). Linking social and vocal brains: Could social segregation prevent a proper development of a central auditory area in a female songbird? *PLoS ONE*, 3(5), e2194.
- Cousillas, H., George, I., Mathelier, M., Richard, J. P., Henry, L. & Hausberger, M.** (2006). Social experience influences the development of a central auditory area. *Naturwissenschaften*, 93(12), 588–596.
- Cousillas, H., Richard, J. P., Mathelier, M., Henry, L., George, I. & Hausberger, M.** (2004). Experience-dependent neuronal specialization and functional organization in the central auditory area of a songbird. *European Journal of Neuroscience*, 19(12), 3343–3352.
- Davis, F. C. & Gorski, R. A.** (1988). Development of hamster circadian rhythms: Role of the maternal suprachiasmatic nucleus. *Journal of Comparative Physiology A*, 162(5), 601–610.
- de Margerie, E., Peris, A., Pittet, F., Houdelier, C., Lumineau, S. & Richard-Yris, M. A.** (2013). Effect of mothering on the spatial exploratory behavior of quail chicks. *Developmental Psychobiology*, 55(3), 256–264.
- DeCasper, A. J. & Fifer, W. P.** (1980). Of human bonding: Newborns prefer their mothers' voices. *Science*, 208(4448), 1174–1176.
- DeCasper, A. J. & Spence, M. J.** (1986). Prenatal maternal speech influences newborns' perception of speech sounds. *Infant Behavior and Development*, 9(2), 133–150.
- Del Cerro, M. C. R., Pérez-Laso, C., Ortega, E., Martín, J. L. R., Gómez, F., Pérez-Izquierdo, M. A. & Segovia, S.** (2010). Maternal care counteracts behavioral effects of prenatal environmental stress in female rats. *Behavioural Brain Research*, 208(2), 593–602.
- Delfour, F. & Marten, K.** (2001). Mirror image processing in three marine mammal species: Killer whales (*Orcinus orca*), false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *Behavioural Processes*, 53(3), 181–190.
- Delsaut, M. & Roy, J. C.** (1980). The effect of recorded contact calls on the reinforcing value of self-viewing among lovebirds. *Behavioral and Neural Biology*, 30(3), 341–344.
- Derégnaucourt, S.** (2000). Hybridation entre la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*) et la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*): mise en évidence des risques de pollution génétique des populations naturelles par les cailles domestiques. Thèse, Université de Rennes 1, France.

- Derégnaucourt, S.** (2011). Birdsong learning in the laboratory, with especial reference to the song of the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). *Interaction Studies*, 12(2), 324–350.
- Derégnaucourt, S. & Bovet, D.** (2016). The perception of self in birds. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 69, 1–14.
- Derégnaucourt, S. & Gahr, M.** (2013). Horizontal transmission of the father's song in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Biology Letters*, 9(4), 20130247.
- Derégnaucourt, S. & Guyomarc'h, J. C.** (2003). Mating call discrimination in female European (*Coturnix c. coturnix*) and Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). *Ethology*, 109(2), 107–119.
- Derégnaucourt, S., Guyomarc'h, J. C. & Belhamra, M.** (2005a). Comparison of migratory tendency in European Quail *Coturnix c. coturnix*, domestic Japanese Quail *Coturnix c. japonica* and their hybrids. *Ibis*, 147(1), 25–36.
- Derégnaucourt, S., Guyomarc'h, J. C. & Richard, V.** (2001). Classification of hybrid crows in quail using artificial neural networks. *Behavioural Processes*, 56(2), 103–112.
- Derégnaucourt, S., Mitra, P. P., Fehér, O., Pytte, C. & Tchernichovski, O.** (2005b). How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature*, 433(7027), 710–716.
- Derégnaucourt, S., Poirier, C., Kant, A. Van der, Linden, A. Van der & Gahr, M.** (2013). Comparisons of different methods to train a young zebra finch (*Taeniopygia guttata*) to learn a song. *Journal of Physiology Paris*, 107(3), 210–218.
- Derégnaucourt, S., Saar, S. & Gahr, M.** (2009). Dynamics of crowing development in the domestic Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1665), 2153–2162.
- DeVries, A. C., Glasper, E. R. & Detillion, C. E.** (2003). Social modulation of stress responses. *Physiology and Behavior*, 79(3), 399–407.
- Diamond, J. & Bond, A. B.** (1989). Note on the lasting responsiveness of a kea (*Nestor notabilis*) toward its mirror image. *Avicultural Magazine*, 95(2), 92–94.
- Dietz, M. W. & Drent, R. H.** (1997). Effect of growth rate and body mass on resting metabolic rate in galliform chicks. *Physiological Zoology*, 70(5), 493–501.
- Dloniak, S. M., French, J. A. & Holekamp, K. E.** (2006). Rank-related maternal effects of androgens on behaviour in wild spotted hyaenas. *Nature*, 440(7088), 1190–1193.
- Dowling, J. L., Colombelli-Négre, D. & Webster, M. S.** (2016). Kin signatures learned in the egg? Red-backed fairy-wren songs are similar to their mother's in-nest calls and songs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4, 48.
- Dwyer, C. M.** (2008). The welfare of the neonatal lamb. *Small Ruminant Research*, 76(1–2), 31–41.
- Dwyer, C. M. & Lawrence, A. B.** (2000). Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis aries*): Constancy and change with maternal experience. *Behaviour*, 137(10), 1391–1413.
- Eales, L. A.** (1989). The influences of visual and vocal interaction on song learning in Zebra finches. *Animal Behaviour*, 37(3), 507–508.
- East, M. L. & Hofer, H.** (2002). Conflict and cooperation in a female-dominated society: A reassessment of the “hyperaggressive” image of spotted hyenas. *Advances in the Study of Behavior*, 31, 1–30.
- Eens, M., Pinxten, R. & Verheyen, R. F.** (1992). Song learning in captive European starlings, *Sturnus*

- vulgaris*. *Animal Behaviour*, 44(6), 1131–1143.
- Eglash, A. R. & Snowdon, C. T.** (1983). Mirror-image responses in pygmy marmosets (*Cebuella pygmaea*). *American Journal of Primatology*, 5(3), 211–219.
- Ehret, G. & Bernecker, C.** (1986). Low-frequency sound communication by mouse pups (*Mus musculus*): wriggling calls release maternal behaviour. *Animal Behaviour*, 34(3), 821–830.
- Eising, C. M., Eikenaar, C., Schwabl, H. & Groothuis, T. G. G.** (2001). Maternal androgens in black-headed gull (*Larus ridibundus*) eggs: Consequences for chick development. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1469), 839–846.
- Eising, C. M. & Groothuis, T. G. G.** (2003). Yolk androgens and begging behaviour in black-headed gull chicks: An experimental field study. *Animal Behaviour*, 66(6), 1027–1034.
- Elliott, T. M. & Kelley, D. B.** (2007). Male discrimination of receptive and unreceptive female calls by temporal features. *Journal of Experimental Biology*, 210(16), 2836–2842.
- Eroschenko, V. P., Amstislavsky, S. Y., Schwabel, H. & Ingermann, R. L.** (2002). Altered behaviors in male mice, male quail, and salamander larvae following early exposures to the estrogenic pesticide methoxychlor. *Neurotoxicology and Teratology*, 24(1), 29–36.
- Esser, K. H. & Schmidt, U.** (1989). Mother-Infant Communication in the Lesser Spear-nosed Bat *Phyllostomus discolor* (Chiroptera, Phyllostomidae) — Evidence for Acoustic Learning. *Ethology*, 82(2), 156–168.
- Evans, R. M.** (1975). Stimulus intensity and acoustical communication in young domestic chicks. *Behaviour*, 55(1–2), 73–80.
- Evans, R. M.** (1990). Vocal regulation of temperature by avian embryos: a laboratory study with pipped eggs of the American white pelican. *Animal Behaviour*, 40(5), 969–979.
- Evans, R. M.** (1992). Embryonic and neonatal vocal elicitation of parental brooding and feeding responses in american white pelicans. *Animal Behaviour*, 44(4), 667–675.
- Evans, R. M., Whitaker, A. & Wiebe, M. O.** (1994). Development of vocal regulation of temperature by embryos in pipped eggs of ring-billed gulls. *The Auk*, 111(3), 596–604.
- Fairbanks, L. A.** (1996). Individual Differences in Maternal Style. Causes and Consequences for Mothers and offspring. *Advances in the Study of Behavior*, 25, 579–611.
- Fairbanks, L. A. & McGuire, M. T.** (1988). Long-term effects of early mothering behavior on responsiveness to the environment in vervet monkeys. *Developmental Psychobiology*, 21(7), 711–724.
- Fairbanks, L. A. & McGuire, M. T.** (1993). Maternal protectiveness and response to the unfamiliar in vervet monkeys. *American Journal of Primatology*, 30(2), 119–129.
- Fält, B.** (1978). Differences in aggressiveness between brooded and non-brooded domestic chicks. *Applied Animal Ethology*, 4(3), 211–221.
- Fält, B.** (1981). Development of responsiveness to the individual maternal “clucking” by domestic chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Behavioural Processes*, 6(4), 303–317.
- Farris, H. E.** (1967). Classical conditioning of courting behavior in the Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 10(2), 213–217.
- Faure, J. & Morozeau, F.** (1975). Étude des liaisons entre comportement en open-field et émotivité

- chez le jeune poussin. *Genetics Selection Evolution*, 7(2), 197.
- Fehér, O., Wang, H., Saar, S., Mitra, P. P. & Tchernichovski, O.** (2009). De novo establishment of wild-type song culture in the zebra finch. *Nature*, 459(7246), 564–568.
- Figuroa, J., Solà-Oriol, D., Vinokurovas, L., Manteca, X. & Pérez, J. F.** (2013). Prenatal flavour exposure through maternal diets influences flavour preference in piglets before and after weaning. *Animal Feed Science and Technology*, 183(3–4), 160–167.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M. C., Canali, E. & Jones, R. B.** (2007). A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology and Behavior*, 92(3), 340–374.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A. & Richard-Yris, M. A.** (2008). Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology*, 114(9), 817–826.
- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Houdelier, C. & Lumineau, S.** (2009). Epigenetic maternal effects on endogenous rhythms in precocial birds. *Chronobiology International*, 26(3), 396–414.
- Fortune, E. S., Rodríguez, C., Li, D., Ball, G. F. & Coleman, M. J.** (2011). Neural mechanisms for the coordination of duet singing in wrens. *Science*, 334(6056), 666–670.
- Fraser, D.** (1978). Observations on the behavioural development of suckling and early-weaned piglets during the first six weeks after birth. *Animal Behaviour*, 26, 22–30.
- Freeman, B. & Vince, M. A.** (1974). Development of the avian embryo: a behavioural and physiological study. London: Chapman and Hall.
- Fripp, D., Owen, C., Quintana-Rizzo, E., Shapiro, A., Buckstaff, K., Jankowski, K., Wells, R. & Tyack, P.** (2005). Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) calves appear to model their signature whistles on the signature whistles of community members. *Animal Cognition*, 8(1), 17–26.
- Fusani, L., Beani, L. & Dessì-Fulgherp, F.** (1994). Testosterone Affects the Acoustic Structure of the Male Call in the Grey Partridge (*Perdix Perdix*). *Behaviour*, 128(3–4), 301–310.
- Gallup, G. G.** (1968). Mirror-image stimulation. *Psychological Bulletin*, 70(6p1), 782–793.
- Gallup, G. G.** (1972). Mirror-image stimulation and tonic immobility in chickens. *Psychonomic Science*, 28(5), 257–259.
- Gallup, G. G.** (1977). Tonic Immobility: the Role of Fear and Predation. *The Psychological Record*, 27(1), 41–61.
- Gallup, G. G. & Capper, S. A.** (1970). Preference for mirror-image stimulation in finches (*Passer domesticus domesticus*) and parakeets (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behaviour*, 18, 621–624.
- Gallup, G. G. & McClure, M. K.** (1971). Preference for mirror-image stimulation in differentially reared rhesus monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 75(3), 403–407.
- Gallup, G. G., Montecvecchi, W. A. & Swanson, E. T.** (1972). Motivational Properties of Mirror-Image Stimulation in the Domestic Chicken. *The Psychological Record*, 22(2), 193–199.
- Gallup, G. G. & Suarez, S. D.** (1980). An ethological analysis of open-field behaviour in chickens. *Animal Behaviour*, 28(2), 368–378.
- Ghazanfar, A. A., Liao, D. A. & Takahashi, D. Y.** (2019). Volition and learning in primate vocal behaviour. *Animal Behaviour*, 151, 239–247.

- Gibbs, H. L.** (1990). Cultural evolution of male song types in Darwin's medium ground finches, *Geospiza fortis*. *Animal Behaviour*, 39(2), 253–263.
- Gil, D.** (2008). Chapter 7 Hormones in Avian Eggs: Physiology, Ecology and Behavior. *Advances in the Study of Behavior*, 38, 337–398.
- Gill, L. F., D'Amelio, P. B., Adreani, N. M., Sagunsky, H., Gahr, M. C. & Ter Maat, A.** (2016). A minimum-impact, flexible tool to study vocal communication of small animals with precise individual-level resolution. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1349–1358.
- Gill, S. A. & Bierema, A. M. K.** (2013). On the Meaning of Alarm Calls: A Review of Functional Reference in Avian Alarm Calling. *Ethology*, 119(6), 449–461.
- Giraudeau, M., Ziegler, A. K., Pick, J. L., Ducatez, S., Canale, C. I. & Tschirren, B.** (2017). Interactive effects of yolk testosterone and carotenoid on prenatal growth and offspring physiology in a precocial bird. *Behavioral Ecology*, 28(1), 31–38.
- Goldstein, M. H., King, A. P. & West, M. J.** (2003). Social interaction shapes babbling: Testing parallels between birdsong and speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(13), 8030–8035.
- Gonzalez, A. & Fleming, A. S.** (2002). Artificial rearing causes changes in maternal behavior and c-fos expression in juvenile female rats. *Behavioral Neuroscience*, 116(6), 999–1013.
- Gonzalez, A., Lovic, V., Ward, G. R., Wainwright, P. E. & Fleming, A. S.** (2001). Intergenerational effects of complete maternal deprivation and replacement stimulation on maternal behavior and emotionality in female rats. *Developmental Psychobiology*, 38(1), 11–32.
- Goodwin, D.** (1953). Observations on voice and behaviours of the Red-legged partridge *Alectoris rufa*. *Ibis*, 95(4), 581–614.
- Gottlieb, G.** (1965). Prenatal auditory sensitivity in chickens and ducks. *Science*, 147(3665), 1596–1598.
- Gottlieb, G.** (1976). Conceptions of prenatal development: behavioral embryology. *Psychological Review*, 83(3), 215–34.
- Gottlieb, G.** (1979). Development of species identification in ducklings: V. Perceptual differentiation in the embryo. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 93(5), 831–854.
- Gottlieb, G.** (1988). Development of species identification in ducklings: XV. Individual auditory recognition. *Developmental Psychobiology*, 21(6), 509–522.
- Gottlieb, G.** (1991). Experiential Canalization of Behavioral Development: Results. *Developmental Psychology*, 27(1), 35–39.
- Grant, B. R.** (1984). The significance of song variation in a population of Darwin's finches. *Behaviour*, 89(1-2), 90–116.
- Grassi, S., Ottaviani, F. & Bambagioni, D.** (1990). Vocalization-related stapedius muscle activity in different age chickens (*Gallus gallus*), and its role in vocal development. *Brain Research*, 529(1–2), 158–164.
- Green, J. A. & Adkins, E. K.** (1974). The Effects of Prenatal and Postnatal Auditory Stimulation on Early Vocalization and Approach Behavior in the Japanese Quail (*Coturnix Coturnix Japonica*). *Behaviour*, 52(1–2), 145–153.
- Griffiths, P. E.** (2004). Instinct in the '50s: The British reception of Konrad Lorenz's theory of instinctive

- behavior. *Biology and Philosophy*, 19(4), 609–631.
- Groothuis, T. & Meeuwissen, G.** (1992). The influence of testosterone on the development and fixation of the form of displays in two age classes of young black-headed gulls. *Animal Behaviour*, 43(2), 189–208.
- Groothuis, T. G. G., Hsu, B. Y., Kumar, N. & Tschirren, B.** (2019). Revisiting mechanisms and functions of prenatal hormone-mediated maternal effects using avian species as a model. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1770), 20180115.
- Groothuis, T. G. G., Müller, W., Von Engelhardt, N., Carere, C. & Eising, C.** (2005). Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29(2), 329–352.
- Guibert, F., Richard-Yris, M. A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Bertin, A., Petton, C., Möstl, E. & Houdelier, C.** (2011). Unpredictable mild stressors on laying females influence the composition of Japanese quail eggs and offspring's phenotype. *Applied Animal Behaviour Science*, 132(1–2), 51–60.
- Guibert, F., Richard-Yris, M. A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Guémené, D., Bertin, A., Möstl, E. & Houdelier, C.** (2010). Social instability in laying quail: Consequences on yolk steroids and offspring's phenotype. *PLoS One*, 5(11), e14069.
- Guibert, F., Richard-Yris, M. A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Möstl, E. & Houdelier, C.** (2012). Yolk testosterone levels and offspring phenotype correlate with parental age in a precocial bird. *Physiology and Behavior*, 105(2), 242–250.
- Gultekin, Y. B. & Hage, S. R.** (2017). Limiting parental feedback disrupts vocal development in marmoset monkeys. *Nature Communications*, 8(1), 1–9.
- Gultekin, Y. B. & Hage, S. R.** (2018). Limiting parental interaction during vocal development affects acoustic call structure in marmoset monkeys. *Science Advances*, 4(4), eaar4012.
- Guyomarc'h, J. C.** (1974). Les Vocalisations des Gallinacés: structure des sons et des répertoires: ontogenèse motrice et acquisition de leur sémantique. Thèse, Université de Rennes, France.
- Guyomarc'h, J. C.** (1995). Abrégé d'éthologie. 2^{ème} édition, Paris, Masson.
- Guyomarc'h, J., Combreau, O. & Puigcerver, M.** (1998). Quail. *Birds of the Western Palearctic update*, Vol 2.
- Guyomarc'h, J. C. & Guyomarc'h, C.** (1996). Vocal communication in European quail; Comparison with Japanese quail. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 319(9), 827–834.
- Guyomarc'h, J. C., Yris, M. A., & Fontenelle, G.** (1973). Influence de l'expérience prénatale sur le rythme d'activité du poussin domestique. *Bulletin de la société scientifique de Bretagne*, 48, 49–57.
- Gyger, M. & Marler, P.** (1988). Food calling in the domestic fowl, *Gallus gallus*: the role of external referents and deception. *Animal Behaviour*, 36(2), 358–365.
- Hahn, A. H., Kryslar, A. & Sturdy, C. B.** (2013). Female song in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*): Acoustic song features that contain individual identity information and sex differences. *Behavioural Processes*, 98, 98–105.
- Hall, K. R. L.** (1962). Behaviour of monkeys towards mirror-images. *Nature*, 196(4861), 1258–1261.

- Hamilton, J. B.** (1938). Precocious masculine behavior following administration of synthetic male hormone substance. *Endocrinology*, 23(1), 53–57.
- Hammerschmidt, K. & Fischer, J.** (2008). Constraints in Primate Vocal Production. In *Evolution of communicative flexibility: complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication* (eds., Oller, D. K. & Griebel, U.), pp. 93–119. Cambridge, MA: MIT Press.
- Hammerschmidt, K., Freudenstein, T. & Jürgens, U.** (2001). Vocal development in squirrel monkeys. *Behaviour*, 138(9), 1179–1204.
- Hammerschmidt, K., Newman, J. D., Champoux, M. & Suomi, S. J.** (2000). Changes in rhesus macaque “Coo” vocalizations during early development. *Ethology*, 106(10), 873–886.
- Hardouin, L. A., Reby, D., Bavoux, C., Burneleau, G. & Bretagnolle, V.** (2007). Communication of male quality in owl hoots. *American Naturalist*, 169(4), 552–562.
- Harlow, H. F. & Suomi, S. J.** (1971). Social recovery by isolation-reared monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 68(7), 1534–1538.
- Harlow, H. F. & Suomi, S. J.** (1974). Induced depression in monkeys. *Behavioral Biology*, 12(3), 273–296.
- Harshaw, C. & Lickliter, R.** (2011). Biased embryos: Prenatal Experience Alters the Postnatal Malleability of Auditory Preferences in Bobwhite Quail. *Developmental Psychobiology*, 53(3), 291–302.
- Hausberger, M., Henry, L., Testé, B. & Barbu, S.** (2008). Contextual sensitivity and bird song: A basis for social life. In *Evolution of communicative flexibility: complexity, creativity, and adaptability in human and animal communication* (eds., Oller, D. K. & Griebel, U.), pp. 121–138. Cambridge, MA: MIT Press.
- Hauser, M.** (1996). The evolution of communication. MIT press, Cambridge.
- Heaton, M. B. & Galleher, E.** (1981). Prenatal auditory discrimination in the bobwhite quail. *Behavioral and Neural Biology*, 31(2), 242–246.
- Henderson, B. A.** (1975). Role of the Chick’s Begging Behavior in the Regulation of Parental Feeding Behavior of *Larus glaucescens*. *The Condor*, 77(4), 488.
- Henry, L., Craig, A. J. F. K., Lemasson, A. & Hausberger, M.** (2015). Social coordination in animal vocal interactions. Is there any evidence of turn-taking? The starling as an animal model. *Frontiers in Psychology*. 6, 1924.
- Henry, L., Le Cars, K., Mathelier, M., Bruderer, C. & Hausberger, M.** (2008). The use of a mirror as a “social substitute” in laboratory birds. *Comptes Rendus - Biologies*, 331(7), 526–531.
- Henry, S., Richard-Yris, M. A., Tordjman, S. & Hausberger, M.** (2009). Neonatal handling affects durably bonding and social development. *PLoS One*, 4(4), e5216.
- Hess, E. H.** (1972). “Imprinting” in a natural laboratory. *Scientific American*, 227(2), 24–31.
- Hinde, R. A. & Spencer-Booth, Y.** (1971). Towards understanding individual differences in rhesus mother-infant interaction. *Animal Behaviour*, 19(1), 165–173.
- Höchel, J., Pirow, R. & Nichelmann, M.** (2002). Development of heart rate responses to acoustic stimuli in Muscovy duck embryos. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 131(4), 805–816.

- Hoffman, C. L., Higham, J. P., Mas-Rivera, A., Ayala, J. E. & Maestriperi, D.** (2010). Terminal investment and senescence in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Behavioral Ecology*, 21(5), 972–978.
- Hsu, B. Y., Dijkstra, C., Darras, V. M., de Vries, B. & Groothuis, T. G. G.** (2017). Maternal thyroid hormones enhance hatching success but decrease nestling body mass in the rock pigeon (*Columba livia*). *General and Comparative Endocrinology*, 240, 174–181.
- Hughes, M. K., Hughes, A. L. & Covalt-Dunning, D.** (1982). Frequency and intensity of chick distress calls: Effects on maternal foodcalling in chickens. *Behavioural Processes*, 7(4), 335–340.
- Imfeld-Mueller, S., Van Wezemaal, L., Stauffacher, M., Gyax, L. & Hillmann, E.** (2011). Do pigs distinguish between situations of different emotional valences during anticipation? *Applied Animal Behaviour Science*, 131(3–4), 86–93.
- Immelmann, K.** (1972). Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. *Advances in the Study of Behavior*, 4, 147–174.
- Impekovén, M.** (1973a). Response-contingent prenatal experience of maternal calls in the Peking duck (*Anas platyrhynchos*). *Animal Behaviour*, 21(1), 164–168.
- Impekovén, M.** (1973b). The Response of Incubating Laughing Gulls (*Larus atricilla* L.) to Calls of Hatching Chicks. *Behaviour*, 46(1–2), 94–113.
- Impekovén, M. & Gold, P. S.** (1973). Prenatal Origins of Parent-Young Interactions in Birds: A Naturalistic Approach. In *Studies on the Development of Behavior and the Nervous System* (ed., Gottlieb, G.), vol 1, pp. 325–356. Elsevier.
- Insley, S. J.** (2001). Mother-offspring vocal recognition in northern fur seals is mutual but asymmetrical. *Animal Behaviour*, 61(1), 129–137.
- Insley, S. J., Paredes, R. & Jones, I. L.** (2003a). Sex differences in razorbill *Alca torda* parent—offspring vocal recognition. *Journal of Experimental Biology*, 206(1), 25–31.
- Insley, S. J., Phillips, A. V. & Charrier, I.** (2003b). A review of social recognition in pinnipeds. *Aquatic Mammals*, 29(2), 181–201.
- Jain, S., Sharma, R. & Wadhwa, S.** (2004). Effect of prenatal species-specific and music stimulation on the postnatal auditory preference of domestic chick. *Indian Journal of Physiology and Pharmacology*, 48(2), 174–183.
- Janczak, A. M., Braastad, B. O. & Bakken, M.** (2006). Behavioural effects of embryonic exposure to corticosterone in chickens. *Applied Animal Behaviour Science*, 96(1–2), 69–82.
- Janczak, A. M., Torjesen, P., Palme, R. & Bakken, M.** (2007). Effects of stress in hens on the behaviour of their offspring. *Applied Animal Behaviour Science*, 107(1–2), 66–77.
- Janik, V. M.** (2014). Cetacean vocal learning and communication. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 60–65.
- Janik, V. M. & Sayigh, L. S.** (2013). Communication in bottlenose dolphins: 50 years of signature whistle research. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 199(6), 479–489.
- Janik, V. M. & Slater, P. J. B.** (1997). Vocal Learning in Mammals. *Advances in the Study of Behavior*, 26, 59–99.

- Janik, V. M. & Slater, P. J. B.** (2000). The different roles of social learning in vocal communication. *Animal Behaviour*, 60(1), 1–11.
- Jarvis, E. D.** (2004). Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 749–777.
- Jarvis, E. D.** (2006). Selection for and against vocal learning in birds and mammals. *Ornithological Science*, 5(1), 5–14.
- Jilge, B.** (1995). Ontogeny of the rabbit's circadian rhythms without an external zeitgeber. *Physiology and Behavior*, 58(1), 131–140.
- Johnson, M., Aref, S. & Walters, J. R.** (2008). Parent-offspring communication in the western sandpiper. *Behavioral Ecology*, 19(3), 489–501.
- Jones, G. & Ransome, R. D.** (1993). Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 252(1334), 125–128.
- Jones, R. B.** (1977). Repeated exposure of the domestic chick to a novel environment: Effects on behavioural responses. *Behavioural Processes*, 2(2), 163–173.
- Jones, R. B.** (1983). The open field as a stressor: Fear in domestic chicks. *Applied Animal Ethology*, 11(1), 80–81.
- Jones, R. B.** (1986). The tonic immobility reaction of the domestic fowl: a review. *World's Poultry Science Journal*, 42(1), 82–96.
- Jones, R. B.** (1996). Fear and adaptability in poultry: insights, implications and imperatives. *World's Poultry Science Journal*, 52(2), 131–174.
- Jones, R. B., Bessei, W. & Faure, J. M.** (1982). Aspects of "fear" in Japanese quail chicks (*coturnix coturnix Japonica*) genetically selected for different levels of locomotor activity. *Behavioural Processes*, 7(3), 201–210.
- Jouventin, P. & Aubin, T.** (2002). Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: Individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour*, 64(5), 747–757.
- Kaiser, S., Kruijver, F. P. M., Straub, R. H., Sachser, N. & Swaab, D. F.** (2003). Early social stress in male guinea-pigs changes social behaviour, and autonomic and neuroendocrine functions. *Journal of Neuroendocrinology*, 15(8), 761–769.
- Kaiser, S. & Sachser, N.** (2001). Social stress during pregnancy and lactation affects in guinea pigs the male offsprings' endocrine status and infantilizes their behaviour. *Psychoneuroendocrinology*, 26(5), 503–519.
- Kaiser, S. & Sachser, N.** (2005). The effects of prenatal social stress on behaviour: Mechanisms and function. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29(2), 283–294.
- Kanari, K., Kikusui, T., Takeuchi, Y. & Mori, Y.** (2005). Multidimensional structure of anxiety-related behavior in early-weaned rats. *Behavioural Brain Research*, 156(1), 45–52.
- Katsis, A. C., Davies, M. H., Buchanan, K. L., Kleindorfer, S., Hauber, M. E. & Mariette, M. M.** (2018). Prenatal exposure to incubation calls affects song learning in the zebra finch. *Scientific Reports*, 8(1), 1–10.
- Kendrick, K. M., Haupt, M. A., Hinton, M. R., Broad, K. D. & Skinner, J. D.** (2001). Sex differences in

- the influence of mothers on the sociosexual preferences of their offspring. *Hormones and Behavior*, 40(2), 322–338.
- Kent, J. P.** (1987). Experiments On the Relationship Between the Hen and Chick (*Gallus Gallus*): the Role of the Auditory Mode in Recognition and the Effects of Maternal Separation. *Behaviour*, 102(1–2), 1–13.
- Kent, J. P.** (1992). The relationship between the hen and chick, *Gallus gallus domesticus*: the hen's recognition of the chick. *Animal Behaviour*, 44(5), 996–998.
- Kikusui, T., Isaka, Y. & Mori, Y.** (2005). Early weaning deprives mouse pups of maternal care and decreases their maternal behavior in adulthood. *Behavioural Brain Research*, 162(2), 200–206.
- Kikusui, T., Takeuchi, Y. & Mori, Y.** (2004). Early weaning induces anxiety and aggression in adult mice. *Physiology and Behavior*, 81(1), 37–42.
- Kilner, R. M.** (2006). The evolution of egg colour and patterning in birds. *Biol. Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(3), 383–406.
- King, A. P. & West, M. J.** (1989). Presence of female cowbirds (*Molothrus ater ater*) affects vocal imitation and improvisation in males. *Journal of Comparative Psychology*, 103(1), 39–44.
- Kisilevsky, B. S., Hains, S. M. J., Lee, K., Xie, X., Huang, H., Ye, H. H., Zhang, K. & Wang, Z.** (2003). Effects of experience on fetal voice recognition. *Psychological Science*, 14(3), 220–224.
- Kleindorfer, S., Evans, C., Hauber, M. E. & Colombelli-Négrel, D.** (2018). Could prenatal sound discrimination predict vocal complexity later in life? *BMC Zoology*, 3(1), 11.
- Klenova, A. V., Volodin, I. A. & Volodina, E. V.** (2007). The vocal development of the Red-crowned Crane *Grus japonensis*. *Ornithological Science*, 6(2), 107–119.
- Knörnschild, M.** (2014). Vocal production learning in bats. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 80–85.
- Knörnschild, M., Feifel, M. & Kalko, E. K. V.** (2013). Mother-offspring recognition in the bat *Carollia perspicillata*. *Animal Behaviour*, 86(5), 941–948.
- Knörnschild, M., Nagy, M., Metz, M., Mayer, F. & Von Helversen, O.** (2010). Complex vocal imitation during ontogeny in a bat. *Biology Letters*, 6(2), 156–159.
- Knörnschild, M. & Von Helversen, O.** (2008). Nonmutual vocal mother-pup recognition in the greater sac-winged bat. *Animal Behaviour*, 76(3), 1001–1009.
- Knörnschild, M., Von Helversen, O. & Mayer, F.** (2007). Twin siblings sound alike: isolation call variation in the noctule bat, *Nyctalus noctula*. *Animal Behaviour*, 74(4), 1055–1063.
- Koda, H., Lemasson, A., Oyakawa, C., Rizaldi, Pamungkas, J. & Masataka, N.** (2013). Possible Role of Mother-Daughter Vocal Interactions on the Development of Species-Specific Song in Gibbons. *PLoS One*, 8(8), e71432.
- Kondo, N., Izawa, E. I. & Watanabe, S.** (2010). Perceptual mechanism for vocal individual recognition in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): Contact call signature and discrimination. *Behaviour*, 147(8), 1051–1072.
- Konishi, M.** (1963). The Role of Auditory Feedback in the Vocal Behavior of the Domestic Fowl. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(3), 349–367.
- Konishi, M.** (1964). Effects of Deafening on Song Development in Two Species of Juncos. *Condor*, 66(2), 85–102.

- Konishi, M.** (1965). The Role of Auditory Feedback in the Control of Vocalization in the White Crowned Sparrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22(7), 770–783.
- Konishi, M.** (1973). Development of auditory neuronal responses in avian embryos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 70(6), 1795–1798.
- Konishi, M. & Nottebohm, F.** (1969). Experimental studies on the ontogeny of avian vocalizations. In *Bird vocalizations* (ed., Hinde, R. A.), pp. 29–48, Cambridge University Press.
- Köppl, C. & Nickel, R.** (2007). Prolonged maturation of cochlear function in the barn owl after hatching. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 193(6), 613–624.
- Kovach, J. K.** (1974). The behaviour of Japanese quail: Review of literature from a bioethological perspective. *Applied Animal Ethology*, 1(1), 77–102.
- Krijgsveld, K. L., Visser, G. H. & Daan, S.** (2003). Foraging behavior and physiological changes in precocial quail chicks in response to low temperatures. *Physiology and Behavior*, 79(2), 311–319.
- Kroodtsma, D.** (1974). Song learning, dialects, and dispersal in the Bewick's wren. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 35(4), 352–380.
- Kroodtsma, D. E. & Verner, J.** (1978). Complex Singing Behaviors among *Cistothorus Wrens*. *The Auk*, 95(4), 703–716.
- Kuo, Z. Y.** (1932). Ontogeny of embryonic behavior in Aves. I. The chronology and general nature of the behavior of the chick embryo. *Journal of Experimental Zoology*, 61(3), 395–430.
- Kusayama, T., Bischof, H. J. & Watanabe, S.** (2000). Responses to mirror-image stimulation in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*). *Animal Cognition*, 3(1), 61–64.
- Lade, B. I. & Thorpe, W. H.** (1964). Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature*, 202(4930), 366–368.
- Lattenkamp, E. Z. & Vernes, S. C.** (2018). Vocal learning: a language-relevant trait in need of a broad cross-species approach. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 21, 209–215.
- Lay, D. C. & Wilson, M. E.** (2002). Development of the chicken as a model for prenatal stress. *Journal of Animal Science*, 80(7), 1954–1961.
- Le Bot, O., Lumineau, S., de Margerie, E., Pittet, F., Trabalon, M. & Houdelier, C.** (2014). Long-life partners or sex friends? Impact of parental pair bond on offspring personality. *Journal of Experimental Biology*, 217(23), 4184–4192.
- Lecanuet, J. P. & Jacquet, A. Y.** (2002). Fetal responsiveness to maternal passive swinging in low heart rate variability state: Effects of stimulation direction and duration. *Developmental Psychobiology*, 40(1), 57–67.
- Lefevre, K., Montgomerie, R. & Gaston, A. J.** (1998). Parent-offspring recognition in thick-billed murrelets (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, 55(4), 925–938.
- Lehmann, J., Stöhr, T. & Feldon, J.** (2000). Long-term effects of prenatal stress experience and postnatal maternal separation on emotionality and attentional processes. *Behavioural Brain Research*, 107(1–2), 133–144.
- Lemasson, A., Gautier, J. P. & Hausberger, M.** (2003). Vocal similarities and social bonds Campbell's monkey (*Cercopithecus campbelli*). *Comptes Rendus - Biologies*, 326(12), 1185–1193.

- Lemasson, A., Glas, L., Barbu, S., Lacroix, A., Guilloux, M., Remeuf, K. & Koda, H.** (2011a). Youngsters do not pay attention to conversational rules: Is this so for nonhuman primates? *Scientific Reports*, 1(1), 22.
- Lemasson, A., Mikus, M. A., Blois-Heulin, C. & Lodé, T.** (2014). Vocal repertoire, individual acoustic distinctiveness, and social networks in a group of captive Asian small-clawed otters (*Aonyx cinerea*). *Journal of Mammalogy*, 95(1), 128–139.
- Lemasson, A., Ouattara, K., Petit, E. J. & Zuberbühler, K.** (2011b). Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 362.
- Lengagne, T.** (2001). Temporal stability in the individual features in the calls of eagle owls (*Bubo Bubo*). *Behaviour*, 138(11–12), 1407–1419.
- Leonard, M. L. & Horn, A. G.** (2001). Acoustic signalling of hunger and thermal state by nestling tree swallows. *Animal Behaviour*, 61(1), 87–93.
- Levine, S., Haltmeyer, G. C., Karas, G. G. & Denenberg, V. H.** (1967). Physiological and behavioral effects of infantile stimulation. *Physiology and Behavior*, 2(1), 55–59.
- Liao, D. A., Zhang, Y. S., Cai, L. X. & Ghazanfar, A. A.** (2018). Internal states and extrinsic factors both determine monkey vocal production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(15), 3978–3983.
- Lickliter, R.** (2011). The Integrated Development of Sensory Organization. *Clinics in Perinatology*, 38(4), 591–603.
- Lickliter, R. & Hellewell, T. B.** (1992). Contextual determinants of auditory learning in bobwhite quail embryos and hatchlings. *Developmental Psychobiology*, 25(1), 17–31.
- Lickliter, R. & Stoumbos, J.** (1992). Modification of Prenatal Auditory Experience Alters Postnatal Auditory Preferences of Bobwhite Quail Chicks. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 44(3–4), 199–214.
- Ligout, S., Dentressangle, F., Mathevon, N. & Vignal, C.** (2016). Not for Parents Only: Begging Calls Allow Nest-Mate Discrimination in Juvenile Zebra Finches. *Ethology*, 122(3), 193–206.
- Lingle, S., Wyman, M. T., Kotrba, R., Teichroeb, L. J. & Romanow, C. A.** (2012). What makes a cry a cry? A review of infant distress vocalizations. *Current Zoology*, 58(5), 698–726.
- Lipkind, D., Marcus, G. F., Bemis, D. K., Sasahara, K., Jacoby, N., Takahasi, M., ... & Tchernichovski, O.** (2013). Stepwise acquisition of vocal combinatorial capacity in songbirds and human infants. *Nature*, 498(7452), 104–108.
- Liu, D., Diorio, J., Day, J. C., Francis, D. D. & Meaney, M. J.** (2000). Maternal care, hippocampal synaptogenesis and cognitive development in rats. *Nature Neuroscience*, 3(8), 799–806.
- Logue, D. M., Chalmers, C. & Gowland, A. H.** (2008). The behavioural mechanisms underlying temporal coordination in black-bellied wren duets. *Animal Behaviour*, 75(5), 1803–1808.
- Lohr, B., Dooling, R. J. & Bartone, S.** (2006). The discrimination of temporal fine structure in call-like harmonic sounds by birds. *Journal of Comparative Psychology*, 120(3), 239–251.
- Lonsdorf, E. V.** (2006). What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)? *Animal Cognition*, 9(1), 36–46.
- Lopatina, O., Inzhutova, A., Pichugina, Y. A., Okamoto, H., Salmina, A. B. & Higashida, H.** (2011).

- Reproductive experience affects parental retrieval behaviour associated with increased plasma oxytocin levels in wild-type and Cd38-knockout mice. *Journal of Neuroendocrinology*, 23(11), 1125–1133.
- Maccari, S., Piazza, P. V., Kabbaj, M., Barbazanges, A., Simon, H. & Le Moal, M.** (1995). Adoption reverses the long-term impairment in glucocorticoid feedback induced by prenatal stress. *Journal of Neuroscience*, 15(1), 110–116.
- Maestripietri, D. & Call, J.** (1996). Mother-Infant Communication in Primates. *Advances in the Study of Behavior*, 25, 613–642.
- Mager, J. N., Walcott, C. & Piper, W. H.** (2007). Male common loons, *Gavia immer*, communicate body mass and condition through dominant frequencies of territorial yodels. *Animal Behaviour*, 73(4), 683–690.
- Magrath, R. D., Platzen, D. & Kondo, J.** (2006). From nestling calls to fledgling silence: Adaptive timing of change in response to aerial alarm calls. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2335–2341.
- Makler, P., Kreith, M. & Willis, E.** (1962). An analysis of testosterone-induced crowing in young domestic cockerels. *Animal Behaviour*, 10(1–2), 48–54.
- Mann, N. I. & Slater, P. J. B.** (1995). Song tutor choice by zebra finches in aviaries. *Animal Behaviour*, 49(3), 811–820.
- Manser, M. B.** (2010). The generation of functionally referential and motivational vocal signals in mammals. In *Handbook of behavioral neuroscience* (ed., Brudzynski, S. M.), pp. 477–486, London, UK: Academic Press.
- Mariette, M. M. & Buchanan, K. L.** (2016). Prenatal acoustic communication programs offspring for high posthatching temperatures in a songbird. *Science*, 353(6301), 812–814.
- Marler, P.** (1970). A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71(2p2), 1–25.
- Marler, P. & Waser, M. S.** (1977). Role of auditory feedback in canary song development. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(1), 8–16.
- Martin, J. P., Doucet, S. M., Knox, R. C. & Mennill, D. J.** (2011). Body size correlates negatively with the frequency of distress calls and songs of Neotropical birds. *Journal of Field Ornithology*, 82(3), 259–268.
- Masin, S., Massa, R. & Bottoni, L.** (2004). Evidence of tutoring in the development of subsong in newly-fledged Meyer's Parrots *Poicephalus meyeri*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2), 231–236.
- Mateo, J. M. & Holmes, W. G.** (1997). Development of alarm-call responses in Belding's ground squirrels: The role of dams. *Animal Behaviour*, 54(3), 509–524.
- Matsumura, S.** (1979). Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): development of vocalization. *Journal of Mammalogy*, 60(1), 76–84.
- Matsumura, S.** (1981). Mother-infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): vocal communication in three-week-old infants. *Journal of Mammalogy*, 62(1), 20–28.
- Matsunaga, E. & Okanoya, K.** (2009). Evolution and diversity in avian vocal system: An Evo-Devo model from the morphological and behavioral perspectives. *Development Growth and Differentiation*,

51(3), 355–367.

- Maul, K. K., Voss, H. U., Parra, L. C., Salgado-Commissariat, D., Ballon, D., Tchernichovski, O. & Helekar, S. A.** (2010). The development of stimulus-specific auditory responses requires song exposure in male but not female zebra finches. *Developmental Neurobiology*, 70(1), 28–40.
- Mays, H. L., Yao, C. Te & Yuan, H. W.** (2006). Antiphonal duetting in Steere's liocichla (*Liocichla steerii*): Male song individuality and correlation between habitat and duetting behavior. *Ecological Research*, 21(2), 311–314.
- McAfee, L. M., Mills, D. S. & Cooper, J. J.** (2002). The use of mirrors for the control of stereotypic weaving behaviour in the stabled horse. *Applied Animal Behaviour Science*, 78(2–4), 159–173.
- McArthur, P. D.** (1982). Mechanisms and development of parent-young vocal recognition in the piñon jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*). *Animal Behaviour*, 30(1), 62–74.
- McBride, G., Parer, I. & Foenander, F.** (1969). The Social Organization and Behaviour of the Feral Domestic Fowl. *Animal Behaviour Monographs*, 2, 125–181.
- McCasland, J. S.** (1987). Neuronal control of bird song production. *Journal of Neuroscience*, 7(1), 23–29.
- McCracken, G. F.** (1993). Locational memory and female-pup reunions in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Animal Behaviour*, 45(4), 811–813.
- McIntyre, E., Horn, A. G. & Leonard, M. L.** (2014). Do nestling Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) respond to parental alarm calls? *The Auk*, 131(3), 314–320.
- Meaney, M. J., Mitchell, J. B., Aitken, D. H., Bhatnagar, S., Bodnoff, S. R., Iny, L. J. & Sarrieau, A.** (1991). The effects of neonatal handling on the development of the adrenocortical response to stress: Implications for neuropathology and cognitive deficits in later life. *Psychoneuroendocrinology*, 16(1–3), 85–103.
- Medina, F. S., Taylor, A. H., Hunt, G. R. & Gray, R. D.** (2011). New Caledonian crows' responses to mirrors. *Animal Behaviour*, 82(5), 981–993.
- Medvin, M. B. & Beecher, M. D.** (1986). Parent-offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Behaviour*, 34(6), 1627–1639.
- Mehler, J., Jusczyk, P., Lambertz, G., Halsted, N., Bertoincini, J. & Amiel-Tison, C.** (1988). A precursor of language acquisition in young infants. *Cognition*, 29(2), 143–178.
- Melo, A. I., Lovic, V., Gonzalez, A., Madden, M., Sinopoli, K. & Fleming, A. S.** (2006). Maternal and littermate deprivation disrupts maternal behavior and social-learning of food preference in adulthood: Tactile stimulation, nest odor, and social rearing prevent these effects. *Developmental Psychobiology*, 48(3), 209–218.
- Mendl, M., Burman, O. H., & Paul, E. S.** (2010). An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696), 2895–2904.
- Mezrai, N., Lumineau, S., & Houdelier, C.** (2014). Effet du stress prénatal sur le développement comportemental chez la caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*). Rapport de stage de master 2, Université Rennes 1, France.
- Miller, C. T., Beck, K., Meade, B. & Wang, X.** (2009). Antiphonal call timing in marmosets is behaviorally significant: Interactive playback experiments. *Journal of Comparative Physiology A:*

- Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 195(8), 783–789.
- Miller, C. T. & Wang, X.** (2006). Sensory-motor interactions modulate a primate vocal behavior: Antiphonal calling in common marmosets. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 192(1), 27–38.
- Miller, P. J. O. & Bain, D. E.** (2000). Within-pod variation in the sound production of a pod of killer whales, *Orcinus orca*. *Animal Behaviour*, 60(5), 617–628.
- Millington, S. J. & Price, T. D.** (1985). Song Inheritance and Mating Patterns in Darwin's Finches. *The Auk*, 102(2), 342–346.
- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M. & Faure, J. M.** (1997). The Behavior of the Japanese or Domestic Quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21(3), 261–281.
- Mills, A. D. & Faure, J. M.** (1991). Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, 105(1), 25–38.
- Mills, D. S. & Davenport, K.** (2002). The effect of a neighbouring conspecific versus the use of a mirror for the control of stereotypic weaving behaviour in the stabled horse. *Animal Science*, 74(1), 95–101.
- Miura, I.** (1993). Switching pauses in adult-adult and child-child turn takings: An initial study. *Journal of Psycholinguistic Research*, 22(3), 383–395.
- Modir, F., Elahdadi Salmani, M., Goudarzi, I., Lashkarboluki, T. & Abrari, K.** (2014). Prenatal stress decreases spatial learning and memory retrieval of the adult male offspring of rats. *Physiology and Behavior*, 129, 104–109.
- Moffatt, C. A. & Hogan, J. A.** (1992). Ontogeny of chick responses to maternal food calls in the Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*). *Journal of Comparative Psychology*, 106(1), 92–96.
- Monclús, R., Tiulim, J. & Blumstein, D. T.** (2011). Older mothers follow conservative strategies under predator pressure: The adaptive role of maternal glucocorticoids in yellow-bellied marmots. *Hormones and Behavior*, 60(5), 660–665.
- Mondloch, C. J.** (1995). Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Animal Behaviour*, 49(3), 601–613.
- Montevecchi, W. A., Gallup, G. G. & Dunlap, W. P.** (1973). The peep vocalization in group reared chicks (*Gallus domesticus*): Its relation to fear. *Animal Behaviour*, 21(1), 116–123.
- Montevecchi, W. A. & Noel, P. E.** (1978). Temporal effects of mirror-image stimulation on pecking and peeping in isolate, pair- and group-reared domestic chicks. *Behavioral Biology*, 23(4), 531–535.
- Monticelli, P. F., Tokumaru, R. S. & Ades, C.** (2004). Isolation induced changes in Guinea Pig *Cavia porcellus* pup distress whistles. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(2), 368–372.
- Moore, R. J., Vadeyar, S., Fulford, J., Tyler, D. J., Gribben, C., Baker, P. N., James, D. & Gowland, P. A.** (2001). Antenatal determination of fetal brain activity in response to an acoustic stimulus using functional magnetic resonance imaging. *Human Brain Mapping*, 12(2), 94–99.
- Morales, J., Lucas, A. & Velando, A.** (2018). Maternal programming of offspring antipredator behavior in a seabird. *Behavioral Ecology*, 29(2), 479–485.
- Morgane, P. J., Austin-LaFrance, R., Bronzino, J., Tonkiss, J., Díaz-Cintra, S., Cintra, L., Kemper, T. &**

- Galler, J. R.** (1993). Prenatal malnutrition and development of the brain. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 17(1), 91–128.
- Morton, E. S.** (1977). On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds. *The American Naturalist*, 111(981), 855–869.
- Mousseau, T. A. & Fox, C. W.** (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(10), 403–407.
- Müller, M. S., Roelofs, Y., Erikstad, K. E. & Groothuis, T. G. G.** (2012). Maternal Androgens Increase Sibling Aggression, Dominance, and Competitive Ability in the Siblicidal Black-Legged Kittiwake (*Rissa tridactyla*). *PLoS One*, 7(10), e47763.
- Newman, J. D. & Symmes, D.** (1974). Vocal pathology in socially deprived monkeys. *Developmental Psychobiology*, 7(4), 351–358.
- Nichols, C. R.** (1991). A comparison of the reproductive and behavioural differences in feral and domestic Japanese quail. Thèse, University of British Columbia, Canada.
- Nicol, C. J. & Pope, S. J.** (1996). The maternal feeding display of domestic hens is sensitive to perceived chick error. *Animal Behaviour*, 52(4), 767–774.
- Nicolai, J.** (1959). Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). *Journal of Ornithology*, 100(1), 39–46.
- Nottebohm, F.** (1968). Auditory experience and song development in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 110(4), 549–568.
- Nottebohm, F.** (1972). The Origins of Vocal Learning. *The American Naturalist*, 106(947), 116–140.
- Nottebohm, F. & Nottebohm, M. E.** (1971). Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened ring doves (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour*, 19(2), 313–327.
- Nottebohm, F., Stokes, T. M. & Leonard, C. M.** (1976). Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *Journal of Comparative Neurology*, 165(4), 457–486.
- Novakov, M. & Fleming, A. S.** (2005). The effects of early rearing environment on the hormonal induction of maternal behavior in virgin rats. *Hormones and Behavior*, 48(5), 528–536.
- Núñez, J. F., Ferré, P., Escorihuela, R. M., Tobeña, A. & Fernández-Teruel, A.** (1996). Effects of postnatal handling of rats on emotional, HPA-Axis, and prolactin reactivity to novelty and conflict. *Physiology and Behavior*, 60(5), 1355–1359.
- Okabe, S., Nagasawa, M., Mogi, K. & Kikusui, T.** (2012). The importance of mother-infant communication for social bond formation in mammals. *Animal Science Journal*, 83(6), 446–452.
- Okuliarová, M., Škrobánek, P. & Zeman, M.** (2007). Effect of increasing yolk testosterone levels on early behaviour in Japanese quail hatchlings. *Acta Veterinaria Brno*, 76(3), 325–331.
- Okuyama, M.** (2004). Current Status of Japanese Quail *Coturnix japonica* as a Game Bird. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology*, 35(2), 189–202.
- Orcutt, F. S. J. & Orcutt, A.** (1976). Nesting and Parental Behavior in Domestic Common Quail. *The Auk*, 93(1), 135–141.
- Ottinger, M. A., Lavoie, E. T., Abdelnabi, M., Quinn, M. J., Marcell, A. & Dean, K.** (2009). An overview of dioxin-like compounds, PCB, and pesticide exposures associated with sexual differentiation of neuroendocrine systems, fluctuating asymmetry, and behavioral effects in birds. *Journal of*

Environmental Science and Health - Part C Environmental Carcinogenesis and Ecotoxicology Reviews, 27(4), 286–300.

- Owren, M. J., Dieter, J. A., Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L.** (1992). 'Food' Calls Produced by Adult Female Rhesus (*Macaca Mulatta*) and Japanese (*M. Fuscata*) Macaques, their Normally-Raised Offspring, and Offspring Cross-Fostered Between Species. *Behaviour*, 120(3–4), 218–231.
- Owren, M. J., Dieter, J. A., Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L.** (1993). Vocalizations of rhesus (*Macaca mulatta*) and Japanese (*M. Fuscata*) macaques cross-fostered between species show evidence of only limited modification. *Developmental Psychobiology*, 26(7), 389–406.
- Padgett, C. A. & Ivey, W. D.** (1959). Coturnix quail as a laboratory research animal. *Science*, 129(3344), 267–268.
- Palleroni, A., Hauser, M. & Marler, P.** (2005). Do responses of galliform birds vary adaptively with predator size? *Animal Cognition*, 8(3), 200–210.
- Panicker, H., Wadhwa, S. & Roy, T. S.** (2002). Effect of prenatal sound stimulation on medio-rostral neostriatum/hyperstriatum ventrale region of chick forebrain: A morphometric and immunohistochemical study. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 24(2), 127–135.
- Park, T. J. & Dooling, R. J.** (1985). Perception of species-specific contact calls by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 99(4), 391–402.
- Partecke, J. & Schwabl, H.** (2008). Organizational effects of maternal testosterone on reproductive behavior of adult house sparrows. *Developmental Neurobiology*, 68(14), 1538–1548.
- Patel, R., Mulder, R. A. & Cardoso, G. C.** (2010). What makes vocalisation frequency an unreliable signal of body size in birds? A study on black swans. *Ethology*, 116(6), 554–563.
- Patin, V., Lordi, B., Vincent, A. & Caston, J.** (2005). Effects of prenatal stress on anxiety and social interactions in adult rats. *Developmental Brain Research*, 160(2), 265–274.
- Payne, R. B.** (1981). Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour*, 29(3), 688–697.
- Pepperberg, I. M.** (1994). Vocal Learning in Grey Parrots (*Psittacus erithacus*): Effects of Social Interaction, Reference, and Context. *The Auk*, 111(2), 300–313.
- Pepperberg, I. M.** (2010). Vocal learning in Grey parrots: A brief review of perception, production, and cross-species comparisons. *Brain and Language*, 115(1), 81–91.
- Pepperberg, I. M., Garcia, S. E., Jackson, E. C. & Marconi, S.** (1995). Animal Studies Repository Mirror Use by African Grey Parrots (*Psittacus erithacus*) Mirror Use by African Grey Parrots (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(2), 182.
- Perera, F. P., Wang, S., Rauh, V., Zhou, H., Stigter, L., Camann, D., Jedrychowski, W., Mroz, E. & Majewska, R.** (2013). Prenatal exposure to air pollution, maternal psychological distress, and child behavior. *Pediatrics*, 132(5), e1284-94.
- Perez, E. C., Elie, J. E., Soulage, C. O., Soula, H. A., Mathevon, N. & Vignal, C.** (2012). The acoustic expression of stress in a songbird: Does corticosterone drive isolation-induced modifications of zebra finch calls? *Hormones and Behavior*, 61(4), 573–581.
- Perez, E. C., Fernandez, M. S. A., Griffith, S. C., Vignal, C. & Soula, H. A.** (2015). Impact of visual contact on vocal interaction dynamics of pair-bonded birds. *Animal Behaviour*, 107, 125–137.

- Perez, E. C., Mariette, M. M., Cochard, P., Soulage, C. O., Griffith, S. C. & Vignal, C.** (2016). Corticosterone triggers high-pitched nestlings' begging calls and affects parental behavior in the wild zebra finch. *Behavioral Ecology*, 27(6), arw069.
- Pérez-Laso, C., Ortega, E., Martín, J. L. R., Pérez-Izquierdo, M. A., Gómez, F., Segovia, S. & Del Cerro, M. C. R.** (2013). Maternal care interacts with prenatal stress in altering sexual dimorphism in male rats. *Hormones and Behavior*, 64(4), 624–633.
- Perré, Y., Wauters, A. M. & Richard-Yris, M. A.** (2002). Influence of mothering on emotional and social reactivity of domestic pullets. *Applied Animal Behaviour Science*, 75(2), 133–146.
- Petkov, C. I. & Jarvis, E. D.** (2012). Birds, primates, and spoken language origins: Behavioral phenotypes and neurobiological substrates. *Frontiers in Evolutionary Neuroscience*, 4, 12.
- Pfefferle, D. & Fischer, J.** (2006). Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons, *Papio hamadryas*. *Animal Behaviour*, 72(1), 43–51.
- Pfefferle, E. E. D. & Fischer, J.** (2007). Do age- and sex-related variations reliably reflect body size in non-human primate vocalizations? A review. *Primates*, 48(4), 253–267.
- Pham, T. M., Söderström, S., Henriksson, B. G. & Mohammed, A. H.** (1997). Effects of neonatal stimulation on later cognitive function and hippocampal nerve growth factor. *Behavioural Brain Research*, 86(1), 113–120.
- Pickering, S. P. C. & Duverge, L.** (1992). The influence of visual stimuli provided by mirrors on the marching displays of lesser flamingos, *Phoeniconais minor*. *Animal Behaviour*, 43(6), 1048–1050.
- Pika, S., Wilkinson, R., Kendrick, K. H. & Vernes, S. C.** (2018). Taking turns: Bridging the gap between human and animal communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1880), 20180598.
- Pike, T. W.** (2011). Egg recognition in Japanese quail. *Avian Biology Research*, 4(4), 231–236.
- Pillay, N., Rimbach, R. & Rymer, T.** (2016). Pre- and postnatal dietary protein deficiency influences anxiety, memory and social behaviour in the African striped mouse *Rhabdomys dilectus chakae*. *Physiology and Behavior*, 161, 38–46.
- Pilz, K. M., Quiroga, M., Schwabl, H. & Adkins-Regan, E.** (2004). European starling chicks benefit from high yolk testosterone levels during a drought year. *Hormones and Behavior*, 46(2), 179–192.
- Pistorio, A. L., Vintch, B. & Wang, X.** (2006). Acoustic analysis of vocal development in a New World primate, the common marmoset (*Callithrix jacchus*). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120(3), 1655–1670.
- Pitcher, B. J., Harcourt, R. G. & Charrier, I.** (2012). Individual identity encoding and environmental constraints in vocal recognition of pups by Australian sea lion mothers. *Animal Behaviour*, 83(3), 681–690.
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M. A. & Lumineau, S.** (2012). Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS One*, 7(5), e36835.
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M. A. & Lumineau, S.** (2013a). Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird. *Animal Behaviour*, 85(4), 797–805.
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M. A. & Lumineau, S.** (2014a).

- Maternal styles in a precocial bird. *Animal Behaviour*, 87, 31–37.
- Pittet, F., Houdelier, C., Le Bot, O., Leterrier, C. & Lumineau, S.** (2014b). Fearfulness affects quail maternal care and subsequent offspring development. *PLoS One*, 9(7), e102800.
- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M. A. & Lumineau, S.** (2013b). Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more fearful and less socially motivated offspring. *Developmental Psychobiology*, 56(4), 622–634.
- Poirier, C., Henry, L., Mathelier, M., Lumineau, S., Cousillas, H. & Hausberger, M.** (2004). Direct social contacts override auditory information in the song-learning process in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 179–193.
- Poole, J. H., Tyack, P. L., Stoeger-Horwath, A. S. & Watwood, S.** (2005). Elephants are capable of vocal learning. *Nature*, 434(7032), 455–456.
- Prat, Y., Taub, M. & Yovel, Y.** (2015). Vocal learning in a social mammal: Demonstrated by isolation and playback experiments in bats. *Science Advances*, 1(2), e1500019.
- Pratt, B. L. & Goldman, B. D.** (1986). Maternal Influence on Activity Rhythms and Reproductive Development in Djungarian Hamster Pups. *Biology of Reproduction*, 34(4), 655–663.
- Price, J. J.** (1998). Family- and sex-specific vocal traditions in a cooperatively breeding songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395), 497–502.
- Pryce, C. R., Bettschen, D., Bahr, N. I. & Feldon, J.** (2001). Comparison of the effects of infant handling, isolation, and nonhandling on acoustic startle, prepulse inhibition, locomotion, and HPA activity in the adult rat. *Behavioral Neuroscience*, 115(1), 71–83.
- Querleu, D., Renard, X., Versyp, F., Paris-Delrue, L. & Crèpin, G.** (1988). Fetal hearing. *European Journal of Obstetrics and Gynecology and Reproductive Biology*, 28(3), 191–212.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemanse, N. J.** (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291–318.
- Reese, E. P., Reese, T. W., Bartlett, M. & Wetherbee, D. K.** (1962). The quail, *Coturnix coturnix*, as a laboratory animal. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 5(2), 265–270.
- Reichmuth, C. & Casey, C.** (2014). Vocal learning in seals, sea lions, and walruses. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 66–71.
- Rendall, D., Owren, M. J., Weerts, E. & Hienz, R. D.** (2004). Sex differences in the acoustic structure of vowel-like grunt vocalizations in baboons and their perceptual discrimination by baboon listeners. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 115(1), 411–421.
- Rendell, L. & Whitehead, H.** (2001). Culture in Whales and Dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(2), 309–324.
- Reppert, S. M. & Schwartz, W. J.** (1983). Maternal coordination of the fetal biological clock in utero. *Science*, 220(4600), 969–971.
- Richard, J. P.** (1991). Sound analysis and synthesis using an amiga micro-computer. *Bioacoustics*, 3(1), 45–60.
- Richard, S., Arnould, C., Guémené, D., Leterrier, C., Mignon-Grasteau, S., & Faure, J. M.** (2008). Etude de la réactivité émotionnelle chez la caille: une approche intégrée du bien-être animal. *Productions Animales*, 21(1), 71-77.

- Richard-Yris, M. A.** (1987). Étude expérimentale des facteurs de régulation du comportement maternel chez la poule domestique. Thèse, Université de Rennes 1, France.
- Richard-Yris, M. A.** (1994). Comportement parental chez les gallinacés : importance du facteur émotivité sur la vitesse d'émergence des réponses parentales : apport du modèle caille japonaise. In *Comportement et adaptation des animaux domestiques aux contraintes de l'élevage : bases techniques du bien-être animal* (Picard, M., Porter, R. H. & Signoret, J. P.), pp. 61–76, Editions Quae.
- Richard-Yris, M. A., Michel, N. & Bertin, A.** (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Developmental Psychobiology*, 46(1), 1–12.
- Riedstra, B. & Groothuis, T. G. G.** (2004). Prenatal light exposure affects early feather-pecking behaviour in the domestic chick. *Animal Behaviour*, 67(6), 1037–1042.
- Riska, D. E.** (1986). An Analysis of Vocal Communication in the Adult Brown Noddy (*Anous stolidus*). *The Auk*, 103(2), 359–369.
- Rivera, M., Louder, M. I. M., Kleindorfer, S., Liu, W. chun & Hauber, M. E.** (2018). Avian prenatal auditory stimulation: progress and perspectives. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7), 112.
- Rivera-Cáceres, K. D., Quirós-Guerrero, E., Araya-Salas, M., Templeton, C. N. & Searcy, W. A.** (2018). Early development of vocal interaction rules in a duetting songbird. *Royal Society Open Science*, 5(2), 171791.
- Roden, C. & Wechsler, B.** (1998). A comparison of the behaviour of domestic chicks reared with or without a hen in enriched pens. *Applied Animal Behaviour Science*, 55(3–4), 317–326.
- Rodricks, C. L., Miller, S. L., Jenkin, G. & Gibbs, M. E.** (2006). The role of corticosterone in prehatch-induced memory deficits in chicks. *Brain Research*, 1123(1), 34–41.
- Rodriguez, J. S., Rodríguez-González, G. L., Reyes-Castro, L. A., Ibáñez, C., Ramírez, A., Chavira, R., Larrea, F., Nathanielsz, P. W. & Zambrano, E.** (2012). Maternal obesity in the rat programs male offspring exploratory, learning and motivation behavior: Prevention by dietary intervention pre-gestation or in gestation. *International Journal of Developmental Neuroscience*, 30(2), 75–81.
- Rogers, L. J.** (1990). Light input and the reversal of functional lateralization in the chicken brain. *Behavioural Brain Research*, 38(3), 211–221.
- Rogers, L. J.** (2012). The two hemispheres of the avian brain: Their differing roles in perceptual processing and the expression of behavior. *Journal of Ornithology*, 153(1), 61–74.
- Rogers, L. J. & Deng, C.** (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioural Brain Research*, 98(2), 277–287.
- Rogers, L. J. & Workman, L.** (1989). Light exposure during incubation affects competitive behaviour in domestic chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, 23(3), 187–198.
- Rosenblatt, J. S., Mayer, A. D. & Siegel, H. I.** (1985). Maternal Behavior among the Nonprimate Mammals. In *Reproduction - Handbook of behavioral neurobiology* (eds., Adler, N., Pfaff, D. & Goy, R.W.), pp. 229–298. Springer, Boston, MA.
- Rotella, J. J. & Ratti, J. T.** (1988). Seasonal Variation in Gray Partridge Vocal Behavior. *The Condor*, 90(2), 304–310.
- Roush, R. S. & Snowdon, C. T.** (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, 107(5), 415–429.

- Roussel, S., Hemsworth, P. H., Boissy, A. & Duvaux-Ponter, C.** (2004). Effects of repeated stress during pregnancy in ewes on the behavioural and physiological responses to stressful events and birth weight of their offspring. *Applied Animal Behaviour Science*, 85(3–4), 259–276.
- Ruben, R. J.** (1992). The ontogeny of human hearing. *Acta Oto-Laryngologica*, 112(2), 192–196.
- Rumpf, M. & Tzschentke, B.** (2014). Perinatal Acoustic Communication in Birds: Why Do Birds Vocalize in the Egg? *The Open Ornithology Journal*, 3(1), 141–149.
- Rushen, J., Boissy, A., Terlouw, E. M. C. & De Passillé, A. M. B.** (1999). Opioid peptides and behavioral and physiological responses of dairy cows to social isolation in unfamiliar surroundings. *Journal of Animal Science*, 77(11), 2918–2924.
- Ruuskanen, S. & Hsu, B. Y.** (2018). Maternal thyroid hormones: An unexplored mechanism underlying maternal effects in an ecological framework. *Physiological and Biochemical Zoology*, 91(3), 904–916.
- Ryan, M. J.** (1978). Mirror image versus conspecific stimulation in adult male zebra finches. *The Wilson Bulletin*, 90(2), 295–297.
- Sachser, N. & Kaiser, S.** (1996). Prenatal social stress masculinizes the females' behaviour in guinea pigs. *Physiology and Behavior*, 60(2), 589–594.
- Sanvito, S. & Galimberti, F.** (2000). Bioacoustics of southern elephant seals. i. acoustic structure of male aggressive vocalisations. *Bioacoustics*, 10(4), 259–285.
- Sanvito, S., Galimberti, F. & Miller, E. H.** (2007). Observational evidences of vocal learning in southern elephant seals: A longitudinal study. *Ethology*, 113(2), 137–146.
- Saranathan, V., Hamilton, D., Powell, G. V. N., Kroodsma, D. E. & Prum, R. O.** (2007). Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). *Molecular Ecology*, 16(17), 3689–3702.
- Sayigh, L.** (1992). Development and functions of signature whistles of free-ranging bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. Thèse, University of Pennsylvania, United-States.
- Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Scott, M. D. & Irvine, A. B.** (1995). Sex difference in signature whistle production of free-ranging bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(3), 171–177.
- Schaal, B., Coureaud, G., Marlier, L. & Soussignan, R.** (2001). Fetal Olfactory Cognition Preadapts Neonatal Behavior in Mammals. In *Chemical Signals in Vertebrates* (eds., Marchlewska-Koj, A., Lepri, J. L., & Muller-Schwarze, D.), vol 9, pp. 197–204. New York: Kluwer Academic/Plenum.
- Schaal, B. & Orgeur, P.** (1992). Olfaction in Utero: Can the Rodent Model be Generalized? *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 44(3–4), 245–278.
- Schaal, B., Schaal, B., Orgeur, P. & Arnould, C.** (1995). Olfactory Preferences in Newborn Lambs: Possible Influence of Prenatal Experience. *Behaviour*, 132(5–6), 351–365.
- Scheiber, I. B. R., Weiß, B. M., Kingma, S. A. & Komdeur, J.** (2017). The importance of the altricial – precocial spectrum for social complexity in mammals and birds – a review. *Frontiers in Zoology*, 14(1), 3.
- Scheumann, M., Linn, S. & Zimmermann, E.** (2017). Vocal greeting during mother-infant reunions in a nocturnal primate, the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Scientific Reports*, 7(1), 10321.

- Schino, G., Speranza, L. & Troisi, A.** (2001). Early maternal rejection and later social anxiety in juvenile and adult Japanese macaques. *Developmental Psychobiology*, 38(3), 186–190.
- Schjelderup-Ebbe, T.** (1923). Weitere Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift Für Psychologie*, 92, 60–87.
- Schleidt, W. M. & Shalter, M. D.** (1973). Stereotypy of a Fixed Action Pattern During Ontogeny in *Coturnix coturnix coturnix*. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 33(1), 35–37.
- Schneirla, T. C.** (1965). Aspects of Stimulation and Organization in Approach/Withdrawal Processes Underlying Vertebrate Behavioral Development. *Advances in the Study of Behavior*, 1, 1–74.
- Schulman, A. H. & Anderson, J. N.** (1974). The effects of early rearing conditions upon responses to mirror-image stimulation in domestic chicks and turkeys. *Animal Learning & Behavior*, 2(1), 66–68.
- Schusterman, R. J.** (2008). Vocal learning in mammals with special emphasis on pinnipeds. In *The Evolution of Communicative Flexibility: Complexity, Creativity, and Adaptivity in Human and Animal Communication* (eds., Oller, D. K. & Griebel, U.) pp. 41–70, Cambridge, MA: MIT Press.
- Schwabl, H.** (1993). Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90(24), 11446–11450.
- Schwabl, H.** (1996). Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Physiology*, 114(3), 271–276.
- Schwartz, C. & Schwartz, E.** (1949). A Reconnaissance of the Game Birds in Hawaii. *The Auk*, 67(1), 115–115.
- Seay, B., Alexander, B. K. & Harlow, H. F.** (1964). Maternal behavior of socially deprived Rhesus monkeys. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, 69(4), 345–354.
- Seay, B. & Harlow, H. F.** (1965). Maternal separation in the rhesus monkey. *The Journal of Nervous and Mental Disease*, 140(6), 434–41.
- Sèbe, F., Aubin, T., Boué, A. & Poindron, P.** (2008). Mother-young vocal communication and acoustic recognition promote preferential nursing in sheep. *Journal of Experimental Biology*, 211(22), 3554–3562.
- Sèbe, F., Nowak, R., Poindron, P. & Aubin, T.** (2007). Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Developmental Psychobiology*, 49(4), 375–386.
- Sewall, K. B.** (2011). Early learning of discrete call variants in red crossbills: Implications for reliable signaling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 157–166.
- Sewall, K. B., Young, A. M. & Wright, T. F.** (2016). Social calls provide novel insights into the evolution of vocal learning. *Animal Behaviour*, 120, 163–172.
- Seyfarth, R. M. & Cheney, D. L.** (1986). Vocal development in vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 34(6), 1640–1658.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L. & Marler, P.** (1980). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, 28(4), 1070–1094.
- Sherry, D. F.** (1977). Parental food-calling and the role of the young in the Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*). *Animal Behaviour*, 25, 594–601.

- Shimmura, T., Kamimura, E., Azuma, T., Kansaku, N., Uetake, K. & Tanaka, T.** (2010). Effect of broody hens on behaviour of chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, 126(3–4), 125–133.
- Siebert, K., Langbein, J., Schön, P. C., Tuchscherer, A. & Puppe, B.** (2011). Degree of social isolation affects behavioural and vocal response patterns in dwarf goats (*Capra hircus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 131(1–2), 53–62.
- Simitzis, P. E., Deligeorgis, S. G., Bizelis, J. A. & Fegeros, K.** (2008). Feeding preferences in lambs influenced by prenatal flavour exposure. *Physiology and Behavior*, 93(3), 529–536.
- Simitzis, P. E., Skoupa, E. P., Goliomytis, M., Kominakis, A. & Deligeorgis, S. G.** (2013). The effects of mild maternal undernutrition on the post-weaning behaviour of rabbits. *Applied Animal Behaviour Science*, 148(1–2), 157–163.
- Smith, V. A., King, A. P. & West, M. J.** (2000). A role of her own: Female cowbirds, *Molothrus ater*, influence the development and outcome of song learning. *Animal Behaviour*, 60(5), 599–609.
- Smolker, R. & Pepper, J. W.** (1999). Whistle convergence among allied male bottlenose dolphins (Delphinidae, *Tursiops* sp.). *Ethology*, 105(7), 595–617.
- Sneddon, H., Hadden, R. & Hepper, P. G.** (1998). Chemosensory learning in the chicken embryo. *Physiology and Behavior*, 64(2), 133–139.
- Snowdon, C. & Elowson, M.** (2001). “Babbling” in pygmy marmosets: Development after infancy. *Behaviour*, 138(10), 1235–1248.
- Snowdon, C. T. & Hausberger, M.** (1997). Social influences on vocal development. Cambridge University Press.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. R. & Catchpole, C. K.** (2003). Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*, 44(2), 132–139.
- Stevens, V. C.** (1961). Experimental Study of Nesting by Coturnix Quail. *The Journal of Wildlife Management*, 25(1), 99–101.
- Stoeger, A. S. & Manger, P.** (2014). Vocal learning in elephants: neural bases and adaptive context. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 101–107.
- Stresemann, E.** (1947). Baron Von Pernau, Pioneer Student of Bird Behavior. *The Auk*, 64(1), 35–52.
- Sturdy, C. B., Phillmore, L. S., Sartor, J. J. & Weisman, R. G.** (2001). Reduced social contact causes auditory perceptual deficits in zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, 62(6), 1207–1218.
- Sullivan, E. L., Grayson, B., Takahashi, D., Robertson, N., Maier, A., Bethea, C. L., Smith, M. S., Coleman, K. & Grove, K. L.** (2010). Chronic consumption of a high-fat diet during pregnancy causes perturbations in the serotonergic system and increased anxiety-like behavior in nonhuman primate offspring. *Journal of Neuroscience*, 30(10), 3826–3830.
- Sumitani, M.** (2014). Mirror Effects on Feeding Black-Capped Chickadees (*Poecile atricapillus*). *Journal of Young Investigators*, 26(5), 23–31.
- Suomi, S. J.** (1997). Early determinants of behaviour: Evidence from primate studies. *British Medical Bulletin*, 53(1), 170–184.
- Suomi, S. J., Harlow, H. F. & Kimball, S. D.** (1971). Behavioral effects of prolonged partial social

- isolation in the rhesus monkey. *Psychological Reports*, 29(3), 1171–1177.
- Suthers, R. A. & Zollinger, S. A.** (2004). Producing song: The vocal apparatus. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 109–129.
- Suzuki, T. N.** (2011). Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology*, 21(1), R15–R16.
- Svendsen, G. E. & Armitage, K. B.** (1973). Mirror-Image Stimulation Applied to Field Behavioral Studies. *Ecology*, 54(3), 623–627.
- Takahashi, D. Y., Fenley, A. R. & Ghazanfar, A. A.** (2016). Early development of turn-taking with parents shapes vocal acoustics in infant marmoset monkeys. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1693), 20150370.
- Takahashi, D. Y., Liao, D. A. & Ghazanfar, A. A.** (2017). Vocal Learning via Social Reinforcement by Infant Marmoset Monkeys. *Current Biology*, 27(12), 1844–1852.
- Takahashi, D. Y., Narayanan, D. Z. & Ghazanfar, A. A.** (2013). Coupled oscillator dynamics of vocal turn-taking in monkeys. *Current Biology*, 23(21), 2162–2168.
- Talmage-Riggs, G., Winter, P., Ploog, D. & Mayer, W.** (1972). Effect of deafening on the vocal behavior of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). *Folia Primatologica*, 17(5–6), 404–420.
- Tanaka, M., Sun, F., Li, Y. & Mooney, R.** (2018). A mesocortical dopamine circuit enables the cultural transmission of vocal behaviour. *Nature*, 563(7729), 117–120.
- Tchernichovski, O., Lints, T. J., Derégnaucourt, S., Cimenser, A. & Mitra, P. P.** (2004). Studying the song development process: Rationale and methods. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 348–363.
- Tchernichovski, O., Lints, T., Mitra, P. P. & Nottebohm, F.** (1999). Vocal imitation in zebra finches is inversely related to model abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(22), 12901–12904.
- Tchernichovski, O. & Nottebohm, F.** (1998). Social inhibition of song imitation among sibling male zebra finches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(15), 8951–8956.
- Tchernichovski, O., Nottebohm, F., Ho, C. E., Pesaran, B. & Mitra, P. P.** (2000). A procedure for an automated measurement of song similarity. *Animal Behaviour*, 59(6), 1167–1176.
- Tembrock, G.** (1963). Acoustic behaviour of mammals. In *Acoustic Behaviour of Animals* (ed., Busnel, R. G.), pp. 751–786, Elsevier Publishing Company, New York.
- Ten Bosch, L., Oostdijk, N. & De Ruiter, J. P.** (2004). Durational aspects of turn-taking in spontaneous face-to-face and telephone dialogues. In *Text, Speech and Dialogue* (eds., Sojka, P., Kopeček, I. & Pala, K.), vol 3206, pp. 563–570, Springer, Heidelberg.
- Terry, L. M. & Johanson, I. B.** (1996). Effects of altered olfactory experiences on the development of infant rats' responses to odors. *Developmental Psychobiology*, 29(4), 353–377.
- Theis, K. R., Greene, K. M., Benson-Amram, S. R. & Holekamp, K. E.** (2007). Sources of variation in the long-distance vocalizations of spotted hyenas. *Behaviour*, 144(5), 557–584.
- Thielcke, G.** (1970). Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 8(1), 309–320.

- Thielcke, G.** (1984). Lebenslange Stabilität des Gesangs handaufgezogener Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*). *Journal of Ornithology*, 125(4), 447–454.
- Thorhallsdottir, A. G., Provenza, F. D. & Balph, D. F.** (1990). Ability of lambs to learn about novel foods while observing or participating with social models. *Applied Animal Behaviour Science*, 25(1–2), 25–33.
- Thornhill, R.** (1989). Nest Defense by Red Jungle Fowl (*Gallus gallus spadiceus*) Hens: The Roles of Renesting Potential, Parental Experience and Brood Reproductive Value. *Ethology*, 83(1), 31–42.
- Thorpe, W. H.** (1958). The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch *Fringilla colebs*. *Ibis*, 100(4), 535–570.
- Torriani, M. V. G., Vannoni, E. & McElligott, A. G.** (2006). Mother-young recognition in an ungulate hider species: A unidirectional process. *American Naturalist*, 168(3), 412–420.
- Tramontin, A. D., Wingfield, J. C. & Brenowitz, E. A.** (1999). Contributions of social cues and photoperiod to seasonal plasticity in the adult avian song control system. *Journal of Neuroscience*, 19(1), 476–483.
- Tschanz, B.** (1968). Trottellummen: die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel und Eltern. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie*.
- Tuculescu, R. A. & Griswold, J. G.** (1983). Prehatching interactions in domestic chickens. *Animal Behaviour*, 31(1), 1–10.
- Tyack, P. L. & Sayigh, L. S.** (1997). Vocal learning in cetaceans. In *Social influences on vocal development* (eds., Snowdon, C. T. & Hausberger, M.), pp. 208–233, Cambridge University Press.
- Vankova, D. & Malek, J.** (1997). Characteristics of the vocalizations of red deer *Cervus elaphus* hinds and calves. *Bioacoustics*, 7(4), 281–289.
- Vergara, V. & Barrett-Lennard, L. G.** (2008). Vocal development in a Beluga calf (*Delphinapterus leucas*). *Aquatic Mammals*, 34(1), 123–143.
- Vergara, V., Michaud, R. & Barrett-Lennard, L. G.** (2010). What can Captive Whales tell us About their Wild Counterparts? Identification, Usage, and Ontogeny of Contact Calls in Belugas (*Delphinapterus leucas*). *International Journal of Comparative Psychology*, 23(3), 278–309.
- Vernes, S. & Wilkinson, G.** (2019). Behaviour, biology, and evolution of vocal learning in bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375(1789), 20190061.
- Villain, A. S., Boucaud, I. C. A., Bouchut, C. & Vignal, C.** (2015). Parental influence on begging call structure in zebra finches (*Taeniopygia guttata*): Evidence of early vocal plasticity. *Royal Society Open Science*, 2(11), 150497.
- Vince, M. A. & Cheng, R.** (1970). The retardation of hatching in Japanese quail. *Animal Behaviour*, 18, 210–214.
- Viswanathan, N.** (1990). Role of relative durations of presence/absence of mother mouse (*Mus booduga*) in circadian rhythm of pups. *Current Science*, 409–411.
- Viswanathan, N. & Chandrashekar, M. K.** (1985). Cycles of presence and absence of mother mouse entrain the circadian clock of pups. *Nature*, 317(6037), 530–531.
- Volman, S. F. & Khanna, H.** (1995). Convergence of Untutored Song in Group-Reared Zebra Finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Comparative Psychology*, 109(3), 211–221.

- Wadhwa, S., Anand, P. & Bhowmick, D.** (1999). Quantitative study of plasticity in the auditory nuclei of chick under conditions of prenatal sound attenuation and overstimulation with species specific and music sound stimuli. *International Journal of Developmental Neuroscience*, 17(3), 239–253.
- Walcott, C., Mager, J. N. & Piper, W.** (2006). Changing territories, changing tunes: Male loons, *Gavia immer*, change their vocalizations when they change territories. *Animal Behaviour*, 71(3), 673–683.
- Walsh, R. N. & Cummins, R. A.** (1976). The open-field test: A critical review. *Psychological Bulletin*, 83(3), 482–504.
- Ward, B. C., Nordeen, E. J. & Nordeen, K. W.** (2001). Anatomical and ontogenetic factors producing variation in HVC neuron number in zebra finches. *Brain Research*, 904(2), 318–326.
- Wasserman, F. E.** (1977). Intraspecific acoustical interference in the white-throated sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Animal Behaviour*, 25, 949–952.
- Watwood, S.** (2003). Whistle use and whistle sharing by allied male bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. Thèse, University of Nebraska-Lincoln, United States.
- Wauters, A. M., Perré, Y., Bizeray, D., Leterrier, C. & Richard-Yris, M. A.** (2002a). Mothering influences the distribution of activity in young domestic chicks. *Chronobiology International*, 19(3), 543–559.
- Wauters, A. M. & Richard-Yris, M. A.** (2002). Mutual influence of the maternal hen's food calling and feeding behavior on the behavior of her chicks. *Developmental Psychobiology*, 41(1), 25–36.
- Wauters, A. M. & Richard-Yris, M. A.** (2003). Maternal food calling in domestic hens: Influence of feeding context. *Comptes Rendus - Biologies*, 326(6), 677–686.
- Wauters, A. M., Richard-Yris, M. A., Pierre, J. S., Lunel, C. & Richard, J. P.** (1999). Influence of chicks and food quality on food calling in broody domestic hens. *Behaviour*, 136(7), 919–933.
- Wauters, A. M., Richard-Yris, M. A. & Talec, N.** (2002b). Maternal influences on feeding and general activity in domestic chicks. *Ethology*, 108(6), 529–540.
- Webb, T. J., Olson, V. A., Székely, T. & Freckleton, R. P.** (2010). Who cares? Quantifying the evolution of division of parental effort. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(3), 221–230.
- Weiner, I., Schnabel, I., Lubow, R. E. & Feldon, J.** (1985). The effects of early handling on latent inhibition in male and female rats. *Developmental Psychobiology*, 18(4), 291–297.
- Weinstock, M.** (1997). Does prenatal stress impair coping and regulation of hypothalamic- pituitary-adrenal axis? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 21(1), 1–10.
- Weinstock, M.** (2001). Alterations induced by gestational stress in brain morphology and behaviour of the offspring. *Progress in Neurobiology*, 65(5), 427–451.
- Weinstock, M.** (2008). The long-term behavioural consequences of prenatal stress. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 32(6), 1073–1086.
- Welberg, L. A. M. & Seckl, J. R.** (2001). Prenatal stress, glucocorticoids and the programming of adult disease. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 13(2), 113–128.
- Wells, D. L. & Hepper, P. G.** (2006). Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Animal Behaviour*, 72(3), 681–686.
- West, M. J. & King, A. P.** (1985). Social Guidance of Vocal Learning by Female Cowbirds: Validating its Functional Significance. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 70(3), 225–235.

- West, M. J. & King, A. P.** (1988). Female visual displays affect the development of male song in the cowbird. *Nature*, 334(6179), 244–246.
- Wetherbee, D. K.** (1961). Investigations in the Life History of the Common Coturnix. *American Midland Naturalist*, 65(1), 168–186.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G.** (1982). Adaptations for Acoustic Communication in Birds: Sound Transmission and Signal Detection. In *Acoustic Communication in Birds* (eds., Kroodsma, D. E. & Miller, E. H.), pp. 131–181, New York, NY, USA: Academic Press.
- Williams, H.** (1990). Models for song learning in the zebra finch: fathers or others? *Animal Behaviour*, 39(4), 745–757.
- Williams, H.** (2004). Birdsong and Singing Behavior. *Annals-New York Academy of sciences*, 1–30.
- Winter, P., Handley, P., Ploog, D. & Schott, D.** (1973). Ontogeny of Squirrel Monkey Calls Under Normal Conditions and Under Acoustic Isolation. *Behaviour*, 47(3–4), 230–239.
- Wirthlin, M., Chang, E. F., Knörnschild, M., Krubitzer, L. A., Mello, C. V., Miller, C. T., Pfenning, A. R., Vernes, S. C., Tchernichovski, O. & Yartsev, M. M.** (2019). A Modular Approach to Vocal Learning: Disentangling the Diversity of a Complex Behavioral Trait. *Neuron*, 104(1), 87–99.
- Woolf, N. K., Bixby, J. L. & Capranica, R. R.** (1976). Prenatal experience and avian development: Brief auditory stimulation accelerates the hatching of Japanese quail. *Science*, 194(4268), 959–960.
- Yamashina, Y.** (1961). Quail breeding in Japan. *The journal of the Bombay Natural History Society*, 38, 216–222.
- Zagon, G. & Weinstock, M.** (2006). Maternal adrenal hormone secretion mediates behavioural alterations induced by prenatal stress in male and female rats. *Behavioural Brain Research*, 175(2), 323–328.
- Zuberbühler, K.** (2009). Survivor signals: the biology and psychology of animal alarm calling. *Advances in the Study of Behavior*, 40, 277–322.

Annexes

ANNEXE 1 : Échantillons de vocalisations

Des échantillons de cris d'appel et de cris de contact sont disponibles aux adresses suivantes :

Forme juvénile du cri de contact :

<https://figshare.com/s/91be67c9fc1101ea01ce>

Forme adulte du cri de contact :

<https://figshare.com/s/b936e0e306f85cb73c4f>

Forme juvénile du cri d'appel :

<https://figshare.com/s/a6951fc22fcdc48ecd09>

Forme adulte du cri d'appel :

<https://figshare.com/s/35c2a75ac9056e702d40>

ANNEXE 2 : Bilan professionnel

PUBLICATIONS

Desmedt, L., George, I., Mohamed Benkada, A., Hervé, M., Aubin, T., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Maternal presence influences vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). Soumis dans *Ethology*.

Desmedt, L., George, I., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Perinatal maternal environment affects vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). En préparation.

COMMUNICATIONS

- **Communications dans des congrès internationaux**

Desmedt, L., George, I., Nicolle, C., Forestier, L., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Maternal influences on vocal development in a precocial bird, the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). European Conference on Behavioural Biology (9 - 12 Août 2018), Liverpool, Angleterre. **Poster**.

Desmedt, L., Mohamed Benkada, A., George, I., Aigueperse, N., Aubin, T., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Influence of maternal deprivation on vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). International Ethological Conference (30 Juillet - 4 Août 2017), Estoril, Portugal. **Poster**.

- **Communications dans des congrès nationaux**

Desmedt, L., George, I., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Influences maternelles et développement vocal chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*). Colloque annuel de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (19 - 21 Juin 2018), Rennes, France. **Oral**.

Desmedt, L., Mohamed Benkada, A., George, I., Aigueperse, N., Aubin, T., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Influence of maternal deprivation on vocal development in the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). Colloque annuel de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal (15 - 17 Mai 2017), Gif-sur-Yvette, France. **Poster** (Prix Castor).

- **Autre communication**

Desmedt, L., George, I., Nicolle, C., Forestier, L., Derégnaucourt, S., Lumineau, S. Study of pre- and postnatal maternal influences on the vocal development of the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). Journées Scientifiques de l'École Doctorale Biologie Santé (12 - 13 Décembre 2018), Rennes, France. **Oral**.

ACTIVITÉS D'ENSEIGNEMENT À L'UNIVERSITÉ

- **Année 2018 - 2019 : Mission d'enseignement - 30h de travaux pratiques en Ethologie**

L2 Biologie - *L'animal et son milieu.*

M1 Comportement animal et humain - *Evolution de la communication.*

- **Année 2017 - 2018 : Mission d'enseignement - 64h de travaux pratiques en Ethologie**

L2 Biologie - *L'animal et son milieu.*

L2 Biologie - *Biologie intégrée des oiseaux.*

L3 Biologie - *Comportements sociaux, sexuels, parentaux.*

- **Année 2016 - 2017 : Mission d'enseignement - 64h de travaux pratiques en Ethologie**

L1 Biologie - *Système nerveux et comportement.*

L2 Biologie - *Biologie intégrée des oiseaux.*

M1 Comportement animal et humain - *Outils statistiques et méthodologiques.*

ACTIVITÉS D'ENCADREMENT

Caroline Rébillard : « Influences maternelles périnatales sur l'ontogenèse du cri de contact de la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*) ». Stage volontaire, Janvier à Mars 2019.

Léa Langerome : « Caractérisation des interactions vocales mère-jeune chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*) ». Stage de Licence, Juin 2019.

AUTRE ACTIVITÉ

Années 2016 - 2019 : Membre du comité de l'**association des doctorants** LUCA.

« La nature fait les choses sans se presser et pourtant tout est accompli. »

Lao-Tseu

Titre : Influences maternelles sur le développement vocal de la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*)

Mots clés : développement vocal, influences maternelles, communication mère-jeune, *Galliformes*

Résumé : Les influences sociales sur le développement vocal ont été particulièrement étudiées chez les oiseaux chanteurs. Chez ces espèces, les jeunes sont capables d'apprentissage vocal, c'est-à-dire qu'ils modifient la structure de leurs vocalisations suite aux interactions vocales avec les congénères, bien souvent les parents. A l'inverse, chez les oiseaux non-oscines, il est généralement admis que le développement vocal des jeunes n'est pas influencé par l'environnement social, mais présente un fort déterminisme génétique. Dans ce contexte, nous avons exploré le rôle des influences sociales, et plus particulièrement le rôle de la mère, sur le développement vocal des jeunes chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*), une espèce considérée comme non-apprenante. Dans un premier temps, nous avons étudié le rôle de la mère sur le développement vocal des jeunes au cours des premiers jours de vie. Notre expérience a mis en évidence des différences de structures vocales entre des cailliteaux maternés et non-

maternés. Dans un deuxième temps, nous avons testé l'existence d'effets synergiques entre les influences maternelles prés- et postnatales sur le développement vocal de la caille japonaise. Nos résultats n'ont pas révélé d'interactions entre les influences maternelles au cours des deux phases de développement. Néanmoins, nous montrons les effets d'une stimulation auditive prénatale et de la présence de la mère au cours des premiers jours de vie sur le développement vocal des jeunes. Enfin, nous avons cherché à caractériser les échanges vocaux mère-jeunes durant la période du maternage. Cette expérience révèle l'influence du comportement maternel et notamment de son expérience de maternage sur les interactions vocales avec les jeunes. L'ensemble de nos travaux montre l'existence d'une influence sociale sur le développement vocal de la caille japonaise et invite ainsi à revisiter le modèle de l'apprentissage vocal qui oppose les espèces apprenantes aux espèces non apprenantes.

Title: Maternal influences on the vocal development of the Japanese quail (*Coturnix c. japonica*)

Keywords: vocal development, maternal influences, mother-young communication, *Galliformes*

Abstract: Social influences on vocal development have been particularly studied in songbirds. In these species, young are able of vocal learning, that is to say, they modify the structure of their vocalizations following vocal interactions with the congeners, often parents. Conversely, in non-vocal learners birds, it is generally accepted that the vocal development of young is not influenced by the social environment, but has a strong genetic determinism. In this context, we explored the role of social influences, and more specifically the role of the mother, on the vocal development of chicks in Japanese quail (*Coturnix c. japonica*), a species considered as a non-vocal learner. At first, we studied the role of the mother on the vocal development of young during the first days of life. Our experience has shown differences in vocal structures between mothered and non-mothered chicks. In a second step, we tested the existence of

synergistic effects between pre- and postnatal maternal influences on the vocal development of Japanese quail. Our results did not reveal interactions between maternal influences during the two developmental stages. Nevertheless, we show the effects of both prenatal auditory stimulation and the presence of the mother during the first days of life on the chicks' vocal development. Finally, we sought to characterize mother-young vocal exchanges during the mothering period. This experiment reveals the influence of maternal behavior and especially of mothering experience on vocal interactions with chicks. All of our work shows the existence of a social influence on the vocal development of the Japanese quail and thus invites us to revisit the model of vocal learning that opposes learning species to non-learning species.