

Spécialité Agriculture  
PA ASET

Equipe de Neuro-Ethologie Sensorielle (ENES-CNPS)  
Centre National de la Recherche Scientifique UMR 8195  
Faculté des Sciences et Techniques  
Université Jean Monnet  
32 rue du Dr Michelon  
42023 Saint-Etienne Cedex 2

## Evolution et organisation spatio-temporelle des places de chant chez les oiseaux de forêt tropicale

### Le cas du *Lipaugus vociferans*

Matthieu GRISON



Mémoire de fin d'étude

Promotion 154

Année 2014-2015

Tuteur : Anne Combaud

Maître de stage : Dr. Frédéric Sèbe

## Table des matières

Table des matières .....	2
Table des illustrations.....	4
Table des tableaux.....	5
Résumé .....	6
Abstract .....	6
Remerciements .....	7
Introduction.....	8
État de l’art.....	11
1. La communication acoustique .....	11
1.1. Caractéristiques générales .....	11
1.2. La propagation du son.....	12
1.3. La représentation du son.....	13
2. Les réseaux de communication .....	14
3. Le système de lek .....	16
3.1. Généralités .....	16
3.2. Dynamique spatio-temporelle .....	17
4. Espèce étudiée : Lipaugus vociferans.....	17
5. Signature individuelle.....	19
6. Localisation et triangulation.....	20
Matériel et méthode .....	22
1. Dispositif expérimental .....	22
2. Tri des enregistrements.....	23
3. Signature individuelle.....	23
3.1. La corrélation des spectrogrammes.....	23
3.2. Analyse des paramètres acoustiques.....	25
4. Evolution de la composition du lek et de la position des individus .....	26
4.1. Corrélation des spectrogrammes .....	27
4.2. Analyse Factorielle Discriminante .....	27

5. Localisation des postes de chant au sein d'un territoire de Lipaugus .....	27
5.1. Dispositif mis en place.....	27
5.2. Localisation des vocalisations.....	28
Résultats.....	32
1. Signature individuelle.....	32
1.1. Corrélation des spectrogrammes.....	32
1.2. Analyse des paramètres .....	33
2. Evolution de la composition du lek.....	36
3. Evolution de la position dans le lek.....	38
3.1. Corrélation des spectrogrammes.....	39
3.2. Prédiction de l'AFD.....	39
3.3. Représentation graphique des positions.....	39
4. Localisation des postes de chant au sein d'un territoire de Lipaugus .....	43
Discussion.....	47
Conclusion .....	52
Liste des références bibliographiques.....	53
Annexes .....	56

## Table des illustrations

Figure 1: La fréquence d'une onde sonore..	11
Figure 2: L'intensité d'une onde sonore.....	12
Figure 3: La représentation du son: l'oscillogramme.....	13
Figure 4: La représentation du son: densité spectrale.....	13
Figure 5: La représentation du son: le sonagramme.....	14
Figure 6: Schéma de la communication sous forme dyadique (Sèbe, 2001) .....	15
Figure 7: Représentation des trois principales composantes pouvant se produire au sein d'un réseau de communication.....	16
Figure 8: Distribution du <i>Lipaugus vociferans</i> .....	17
Figure 9: <i>Lipaugus vociferans</i> .....	18
Figure 10: (a) Données obtenues par la bioacoustique; (b) Données obtenues par contacts visuels..	20
Figure 11: Carte des différents leks étudiés.....	22
Figure 12: Deuxième partie du chant de <i>Lipaugus vociferans</i> sous Avisoft.....	24
Figure 13: Deuxième partie du chant de <i>Lipaugus vociferans</i> synthétisé sous Avisoft .....	24
Figure 14: Paramètres acoustiques étudiés pour coder la signature individuelle .....	25
Figure 15: Dispositif de triangulation réalisé pour le lek B1 .....	27
Figure 16: Matériel utilisé pour l'enregistrement.....	28
Figure 17: Principe de la méthode des délais théoriques.....	29
Figure 18: Dispositif et quadrillage de la zone à étudier.....	29
Figure 19: Calcul des délais théoriques.....	30
Figure 20: AFD réalisée sur l'ensemble des individus des trois leks. ....	34
Figure 21: Représentation de l'AFD réalisée sur le lek B2, période a .....	36
Figure 22: Evolution de la composition des trois leks étudiés.....	38
Figure 23: Carte de l'évolution du lek B2 .....	40
Figure 24: Evolution de la position des individus en fonction de leur place dans le lek.....	41
Figure 25: Cartes de l'évolution des leks D1 et B1 .....	42
Figure 26: Dénombrement des postes de chants .....	44
Figure 27: Répartition des postes de chants selon leur taille .....	44
Figure 28: Postes de chant d'un mâle <i>Lipaugus</i> à six mois de l'année.....	45
Figure 29: Nombre de chants par poste en fonction de la distance au centre du territoire .....	46
Figure 30: Détection des signaux de Piauhau hurleur dans les enregistrements de triangulation .....	56
Figure 31: Traitement des signaux: seul le contour du sonagramme est retenu. ....	56

## Table des tableaux

Tableau 1: Matrice des distances entre les micros .....	29
Tableau 2: Tableau de corrélation du lek B2 pour la période b. ....	32
Tableau 3: Tableau récapitulatif de l'ANOVA et du rapport CVb/CVi pour les huit paramètres étudiés (lek B2). ....	33
Tableau 4: AFD: part d'explication de chaque axe .....	34
Tableau 5: Résultats de la validation de l'AFD réalisée sur les individus de l'ensemble des leks .....	35
Tableau 6: Taux d'erreur de classification selon le nombre d'axes pris en compte .....	35
Tableau 7: Tableau de corrélation des individus du lek B2 entre les périodes a et b .....	36
Tableau 8: Tableau de corrélation des individus du lek B2 entre les périodes b et c .....	37
Tableau 9: Tableau de corrélation des individus du lek B2 entre les périodes a et c .....	37
Tableau 10: Evolution de la composition des leks .....	38
Tableau 11: Prédiction des individus B2b à partir du modèle B2a .....	39
Tableau 12: Mobilité individuelle pour les trois leks étudiés .....	40
Tableau 13 : Temps d'enregistrement, nombre de postes et surface des territoires individuels .....	43
Tableau 14: Table de corrélation entre les individus présents à la période a et les individus présents à la période b .....	57
Tableau 15: Table de corrélation entre les individus présents à la période b et les individus présents à la période c .....	57
Tableau 16: Table de corrélation entre les individus présents à la période a et les individus présents à la période b .....	58
Tableau 17: Table de corrélation entre les individus présents à la période b et les individus présents à la période c .....	58

## Résumé

Chez certaines espèces d'oiseau, les mâles se regroupent dans des places de chant, appelés « leks ». Les leks sont généralement visibles uniquement lors de la période de reproduction, et sont de grande importance pour le choix des femelles. Pour d'autres espèces, les leks restent en place toute l'année et la dynamique de leur organisation sociale reste peu étudiée. Ces leks pourraient constituer des réseaux sociaux où les mâles se battent pour les ressources spatiales et temporelles afin d'établir une hiérarchie stable et durable. Cette étude se concentre sur le Piauhau hurleur (*Lipaugus vociferans*), dont les mâles forment des leks d'une dizaine d'individus pendant toute l'année. Ils produisent l'un des chants les plus forts au monde, constitué d'une première partie grave (*roo-roo*) suivie de fortes syllabes plus aiguës (*pee-peeyo*). Nous avons étudié les réseaux sociaux et acoustiques des leks de *Lipaugus* pendant un an, apportant la première description de la dynamique spatiale et temporelle d'un lek permanent d'une espèce non-oscine. 42 individus de 3 leks ont été enregistrés et localisés à trois périodes de l'année entre avril 2011 et avril 2012. En analysant leurs chants, la signature individuelle a été mise en évidence. Cette signature reste assez stable pendant un an pour suivre chaque individu uniquement par son chant. Grâce à la triangulation nous avons étudié la dynamique territoriale d'un individu. Nous avons montré que les individus restent généralement dans le même lek toute l'année, souvent sans changer de territoire. Cependant, de nouveaux arrivants peuvent venir perturber la stabilité du lek. La triangulation a mis en évidence les postes de chant d'un mâle, avec les plus importants au centre du territoire et de nombreux plus petits en périphérie.

## Abstract

In some bird species, males use communal area, known as “leks”, to perform courtship displays. Leks are generally restricted to a mating season and are of primary importance for females' mate choice. In some species however, leks remain active all year-round and the dynamics of their social organization remain poorly explored. One functional hypothesis is that these leks could constitute social networks where males compete for both spatial and temporal resources to establish long-term and possibly stable hierarchies. Here we focus on the Screaming Piha *Lipaugus vociferans*, where males use to form permanent leks of 10 or more individuals. They produce one of the loudest songs, which consists in two parts: one introductive bass *roo-roo* followed by loud syllables *pee-peeyo*. We studied the acoustic and social networks of Screaming Piha's leks during a whole year, providing the first description of the spatial and temporal dynamics of a permanent lek in a non songbird species. 42 individuals from 3 leks have been recorded and localized during three recording sessions between April 2011 and April 2012. By analyzing the acoustic structure of males' song, we found an individual signature and characterized its coding features. We showed that this signature remains stable enough during one year to survey each male by its vocalizations only. Using microphone arrays, we thus investigated the year-round dynamics of one central individual. We found that individuals are faithful to the same lek all year and at the same territory, but new residents can disrupt the stability of the lek. Microphone arrays showed call-posts of one male, with few big ones in the center of territory, and more small ones at the fringes. Our study gives interesting insights of the functional dynamics of lek in tropical forest, and supports the hypothesis that, at least in the studied species, leks constitute permanent social networks with stable and long-term hierarchies, and that this social structure primarily results from signaling interactions between males.

## Remerciements

Je souhaite remercier en premier lieu Frédéric Sèbe, mon maître de stage, pour m'avoir proposé ce sujet, qui j'espère pourra conduire à une publication. Merci pour son encadrement, son aide dans la prise en main des logiciels de bioacoustique et l'interprétation des résultats ; pour son soutien et sa bonne humeur tout au long du stage.

Mes remerciements s'adressent également à mon frère Joseph Grison, qui s'est trouvé être mon collègue de bureau pendant ces six mois, et qui m'a apporté son aide précieuse notamment dans la prise en main de R.

Merci à Chloé Huetz pour m'avoir guidé lors de mes premiers pas sur Matlab, et d'avoir pris le temps de m'expliquer son programme de triangulation. Merci à Thierry Aubin et toute l'équipe d'Orsay présente lors de mes séjours parmi eux pour leur bel accueil.

Merci à toute l'Equipe de Neuro-éthologie sensorielle de Saint-Etienne pour m'avoir si bien accueilli, comme tous leurs stagiaires. Leurs conseils m'ont été précieux.

## Introduction

Les oiseaux tropicaux ont longtemps été délaissés par les scientifiques, ces derniers privilégiant les zones tempérées pour leur terrain d'étude. Notre connaissance des oiseaux est ainsi relativement limitée aux zones tempérées ; pourtant, une grande diversité d'espèces existe en zone tropicale, bien plus que sous nos latitudes, et beaucoup d'oiseaux tempérés trouveraient des ancêtres tropicaux (Stutchbury et Morton, 2001). La biologie des oiseaux est souvent étroitement liée aux saisons : période de reproduction, nidification et migration surviennent à des moments bien précis de l'année, calés sur les saisons. En forêt tropicale il y a peu d'effet saison : la température est relativement stable tout au long de l'année et la nourriture est constamment abondante. L'activité hormonale des oiseaux tropicaux et donc leur comportement est ainsi complètement différent de ce que l'on connaît des oiseaux tempérés, où les contraintes liées aux saisons influencent les systèmes sociaux.

Chez certaines espèces d'oiseaux tropicaux, les males se réunissent en places de chant, appelées « leks », pour attirer les femelles. En milieu tempéré le regroupement en lek est généralement restreint à la période de reproduction et est primordiale dans le choix du partenaire des femelles. Mais pour les espèces tropicales, les leks restent en place durant toute l'année et la dynamique de leur organisation sociale est peu étudiée. C'est le cas du Piauhau hurleur, ou *Lipaugus vociferans*, un suboscine vivant en forêt tropicale. On observe des leks de *Lipaugus* toute l'année. Cependant, leur habitat les rend difficile à suivre : la forêt dense permet peu de contacts visuels, d'autant plus que cette espèce vit en hauteur. Nous avons donc utilisé un autre moyen de les suivre, basé sur la communication vocale des oiseaux.

La bioacoustique s'est largement développée et permet aujourd'hui de réaliser des études approfondies sur les animaux. Les signaux sonores émis par les espèces animales contiennent de nombreuses informations sur leur appartenance spécifique et individuelle, ainsi que sur leur motivation (Catchpole & Slater, 2008). Ils jouent donc un rôle important dans l'organisation et la gestion des interactions sociales. Un individu peut émettre un son pour diverses fonctions biologiques : défendre un territoire, appeler des partenaires ou encore, pour un parent, reconnaître sa progéniture. Les signaux sonores ont également l'avantage de se propager dans toutes les directions, contrairement aux contacts visuels, et peuvent porter sur de très longues distances (Forrest, 1994). Chez les oiseaux, plusieurs projets de recherches utilisent ainsi leurs chants pour étudier leur comportement (Mennill, 2011). Le suivi acoustique offre en effet de nombreux avantages, notamment dans les habitats où les contacts visuels sont difficiles, comme c'est le cas en forêt tropicale (Mennill & Vehrencamp, 2008). De plus, ce type de suivi est non invasif, il ne perturbe pas l'animal et n'influence pas son comportement (McGregor *et al.*, 1997). Même sans voir les émetteurs, le chant permet de distinguer



les espèces, mais également les individus au sein d'une même espèce s'il existe une signature individuelle.

Pour pouvoir étudier les leks de *Lipaugus* sur la base de leurs vocalisations, il faut pouvoir les distinguer les uns des autres uniquement à partir de leur signaux. Le chant simple et caractéristique du Piauhau hurleur est l'un des plus puissants au monde (Nemeth, 2004). Existe-t-il une signature individuelle pour cette espèce ? Fitzsimmons (2008) l'a montré dans une étude, mais ses résultats ont été vivement critiqués (Kroodsma, 2011) : on lui reprochait un nombre d'individus insuffisant et des méthodes pas assez rigoureuses. L'étude présentée ici permettra de confirmer les résultats de Fitzsimmons avec un jeu de donnée plus important et des méthodes plus robustes.

Les mâles *Lipaugus* semblent cohabiter dans les leks tout au long de l'année ; nous pouvons donc nous demander comment cette structure sociale évolue-elle dans ce cas si particulier. Plusieurs éléments peuvent être analysés pour répondre à cette problématique : la composition du lek et les positions successives des individus, et à l'échelle d'un territoire l'organisation des postes de chant d'un individu.

Tout d'abord, la composition d'un lek est-elle stable tout au long de l'année, ou peut-on observer une succession d'individus ? On pourrait croire en effet qu'une fois qu'ils se sont accouplés certains mâles quitteraient le lek, chassés par des mâles plus agressifs en attente de s'accoupler. Il pourrait également y avoir un effet de la saison des pluies, avec une modification de la composition du lek à certaines périodes de l'année. Il sera intéressant de voir si la structure sociale reste stable malgré des variations de composition dans le lek. Chez de nombreuses espèces utilisant ce système, seuls les mâles au centre du lek, généralement les dominants, s'accouplent (Stiles and Wolf, 1979 ; Lill, 1976). De premiers résultats de cette étude montrent une relation entre le type de vocalisation et la distance au centre du lek ; il y aurait donc bien une hiérarchie au sein des groupes de mâles *Lipaugus*. De ce fait, observe-t-on des déplacements d'individus de la périphérie du lek vers le centre ? En effet, on peut supposer que les mâles en périphérie attendent qu'une place plus au centre se libère pour venir l'occuper et améliorer ainsi leur statut, comme on l'a observé chez d'autres espèces (Stiles and Wolf, 1979).

Chaque individu occupe un territoire au sein du lek ; les vocalisations servent également à le défendre et à le maintenir face à ses voisins. Comment un mâle occupe-t-il son territoire et comment celui-ci évolue-t-il ? On peut supposer que chaque individu possède quelques postes de chant stratégiques au sein de son territoire.

L'objectif de l'étude est donc de démontrer l'existence d'une signature individuelle chez le *Lipaugus* vociferans et de l'utiliser pour analyser la dynamique spatiale et temporelle des leks de cette

espèce. Pour répondre à ces questions, des enregistrements ont été réalisés pendant un an au Brésil, dans plusieurs leks de Lipaugus. De nombreux individus identifiés sur le terrain ont été enregistrés et permettront de mettre en évidence les paramètres déterminant la signature individuelle du chant du Piauhau hurleur. Il sera ensuite possible d'assigner les chants enregistrés d'individus inconnus aux chanteurs correspondants. Plusieurs individus ont été localisés sur le terrain, à trois périodes de l'année à six mois d'intervalle ; on aura ainsi la composition des leks à ces trois dates, ainsi que les déplacements éventuels des individus au sein des leks. Pour certains leks, une série de 6 micros a été déployée pour enregistrer en continu les chants des mâles. Les chanteurs peuvent ainsi être localisés en utilisant un algorithme de triangulation acoustique grâce aux enregistrements simultanés des 6 micros. Dans cette dernière partie de l'étude nous nous sommes concentrés uniquement sur un lek pour lequel nous avons utilisé cette méthode. Nous aurons donc pour un mâle le territoire qu'il occupe et son évolution pendant six mois. Cette étude apportera ainsi des informations précieuses pour la compréhension de l'organisation spatio-temporelle des structures sociales en milieu tropical chez une espèce non oscine. L'ensemble de ces résultats permettra d'analyser la dynamique des lek chez un espèce non oscine; et apportera ainsi des informations précieuses pour la compréhension de l'organisation spatiale et temporelle des lek en en milieu tropical.

## État de l'art

Pour beaucoup d'espèces, l'association de plusieurs individus et la mise en place de relations sociales sont indispensables pour leur survie. De ces interactions peuvent dépendre le succès de reproduction ou la capacité d'alimentation. Seulement, un système social n'est possible que si les individus peuvent communiquer entre eux. Plusieurs modalités sensorielles sont utilisées : la communication visuelle, olfactive, tactile, ou acoustique. C'est cette dernière qui nous intéresse dans cette étude.

### 1. La communication acoustique

Les signaux acoustiques comme outils de communications sont très répandus aussi bien chez les animaux terrestres qu'aquatiques. Ils présentent en effet le grand avantage de pouvoir être perçus dans toutes les directions, contrairement aux contacts visuels qui requièrent une ligne droite dégagée pour être efficace. Afin de mieux comprendre ce moyen de communication, cette partie rappelle les principales caractéristiques du son.

#### 1.1. Caractéristiques générales

Le son est un phénomène périodique se propageant dans un milieu élastique, lequel est comprimé de façon alternative. Ainsi il se propage dans les gaz, les liquides et encore mieux dans les solides en cercles concentriques à partir du point d'émission ; il ne se diffuse pas dans le vide. L'onde acoustique est longitudinale ; les particules qui la transmettent oscillent dans le sens de propagation, entraînant compressions et décompressions successives du milieu. Deux principaux paramètres permettent de caractériser un son.

##### 1.1.1. La fréquence

La période  $T$  d'une onde correspond à la durée d'une oscillation complète. La fréquence  $f$  est l'inverse de  $T$ , soit  $f = 1/T$ . Il s'agit du nombre d'oscillation par seconde, qui se mesure en Hertz (Hz). La fréquence d'un son détermine sa hauteur : un son de basse fréquence est grave, tandis qu'un son de haute fréquence est aiguë. L'oreille humaine ne perçoit les sons qu'entre 20Hz et 20 000Hz (20kHz) ; on parle alors de sons audibles. En dessous de 20Hz se trouvent les infrasons, tandis qu'au-delà de 20kHz ce sont les ultrasons.

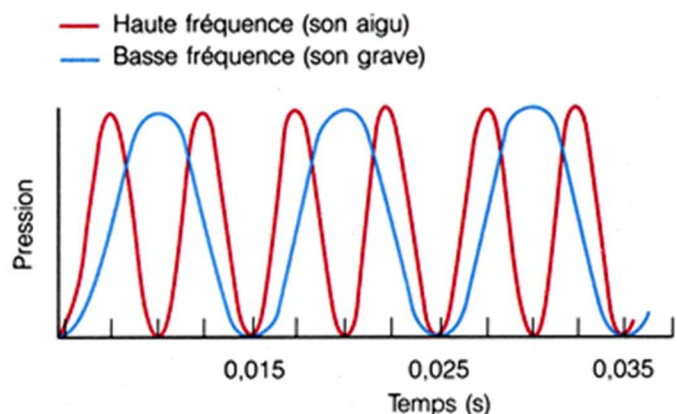


Figure 1: La fréquence d'une onde sonore. Oscillogramme de deux ondes sonores de fréquences différentes.

### 1.1.2. L'intensité

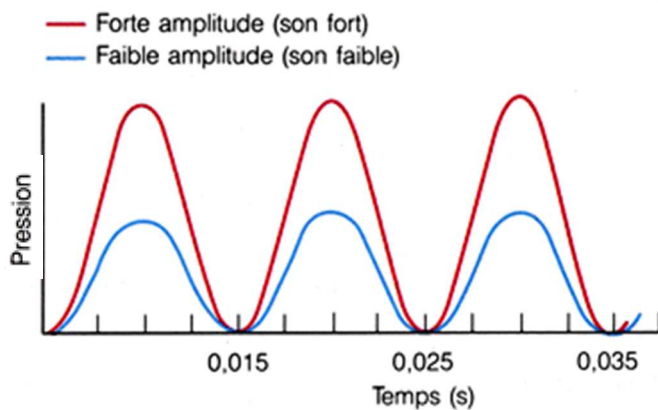


Figure 2: L'intensité d'une onde sonore. Oscillogramme de deux ondes sonores de même fréquence mais d'intensité différente.

L'intensité caractérise le niveau du son, s'il est fort ou faible. Elle correspond à l'amplitude de l'oscillation : plus elle est grande, plus le son est puissant. Elle se mesure en décibel (dB). Une conversation normale a une intensité de 60dB, le bruissement de feuilles 20dB, et un avion au décollage atteint 130dB, la limite douloureuse pour l'oreille humaine.

## 1.2. La propagation du son

L'onde se propage dans le milieu en subissant diverses altérations. Plus l'on s'éloigne de la source du signal, plus l'onde sera modifiée et l'information plus difficile à décoder.

La **dispersion sphérique** d'une onde acoustique entraîne une perte d'intensité liée à l'éloignement de la source. Chaque fois que l'on double la distance à la source, une perte de 6 dB est observée (Forrest, 1994).

L'**excès d'atténuation** correspond à la différence entre l'intensité attendue et l'intensité mesurée à une distance donnée de la source. Elle est due à différents phénomènes physiques, comme la réfraction, la dispersion, l'absorption... La température et l'humidité de l'air sont des facteurs influant l'excès d'atténuation, tout comme le type de sol (Forrest, 1994).

Le **bruit ambiant**, comme le vent ou les cris d'autres animaux, gêne la détection du signal par le récepteur. Le ratio signal sur bruit est généralement utilisé pour quantifier le bruit ambiant. La prise en compte des fréquences est importante : un bruit à des fréquences autres que celles du signal gêne moins la réception.

L'**absorption** par le milieu n'est pas la même pour toutes les fréquences : les basses fréquences sont moins absorbées que les hautes fréquences. Ainsi, dans l'air, un signal à 40kHz perd 1dB/m tandis qu'un signal à 4kHz perd moins de 0,5 dB/m (Forrest, 1994).

La **position de l'émetteur** joue également un rôle dans la propagation du signal : la transmission du signal est meilleure si l'émetteur se situe à quelques mètres au-dessus du sol (Wiley et Richards, 1978). De même, la **position du récepteur** a un effet : au niveau du sol, la réception est moins bonne qu'à quelques mètres de hauteur (Mathevon *et al.*, 2005).

### 1.3. La représentation du son

Il existe trois domaines d'existence du son, soit trois façons de le représenter.

#### 1.3.1. L'oscillogramme

Il s'agit de la forme la plus courante de représentation d'un signal sonore. L'intensité y est représentée en fonction du temps. La fréquence n'y apparaît pas directement.

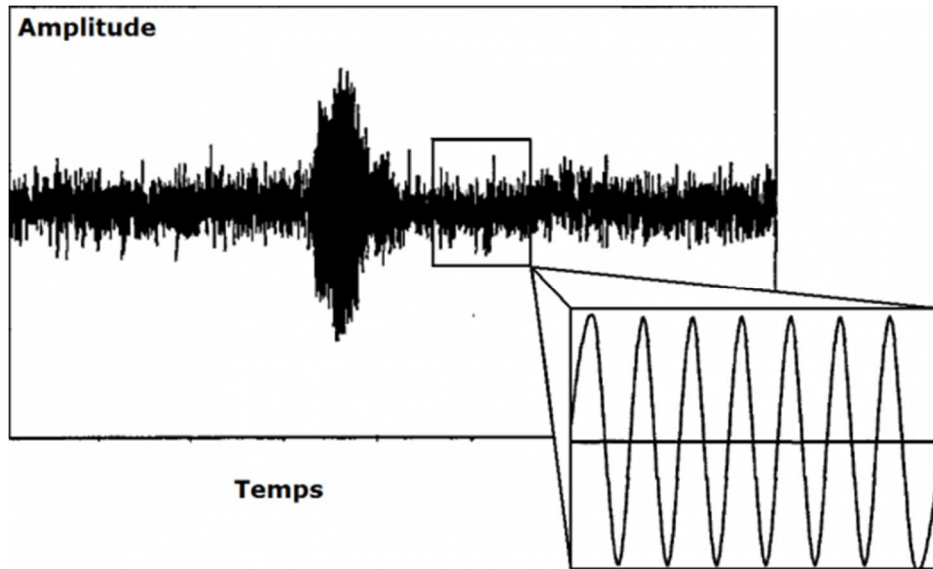


Figure 3: La représentation du son: l'oscillogramme. L'amplitude du signal y est représentée en fonction du temps.

#### 1.3.2. La densité spectrale

Ce troisième domaine est moins connu que les précédents. Il représente l'intensité en fonction de la fréquence, sans prendre en compte le temps. Pour chaque fréquence du signal, on a ainsi l'énergie totale qui lui est associée sur l'ensemble du signal.

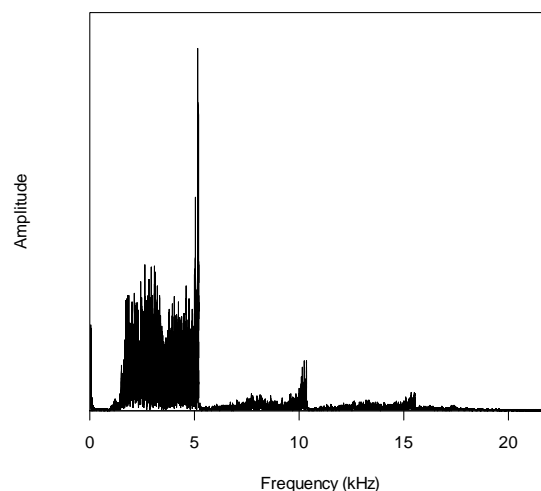


Figure 4: La représentation du son: densité spectrale. L'amplitude du signal y est représentée en fonction de la fréquence.

### 1.3.3. Le sonagramme

Cette forme de représentation du son est la plus utilisée en bioacoustique. Elle représente la fréquence en fonction du temps. L'intensité y est aussi représentée en utilisant un code couleur, généralement du bleu (faible intensité) au rouge (forte intensité). On trouve ainsi les trois caractéristiques fondamentales d'un signal sonore, à savoir la fréquence, l'intensité et la durée. Le sonagramme est calculé à partir de l'oscillogramme en utilisant la transformée de Fourier. Une fenêtre temporelle est glissée le long du signal de l'oscillogramme : une fois la transformée effectuée, la fenêtre est déplacée sur la portion suivante. La taille définie pour la fenêtre détermine la précision que l'on donne au sonagramme sur les facteurs temps et fréquence. Une fenêtre étroite permet d'être plus précis sur le temps, tandis qu'une large fenêtre favorise la précision de la fréquence. Cette représentation est ainsi soumise au principe d'incertitude. Il faut donc trouver un compromis entre les deux afin de garder un maximum d'information.

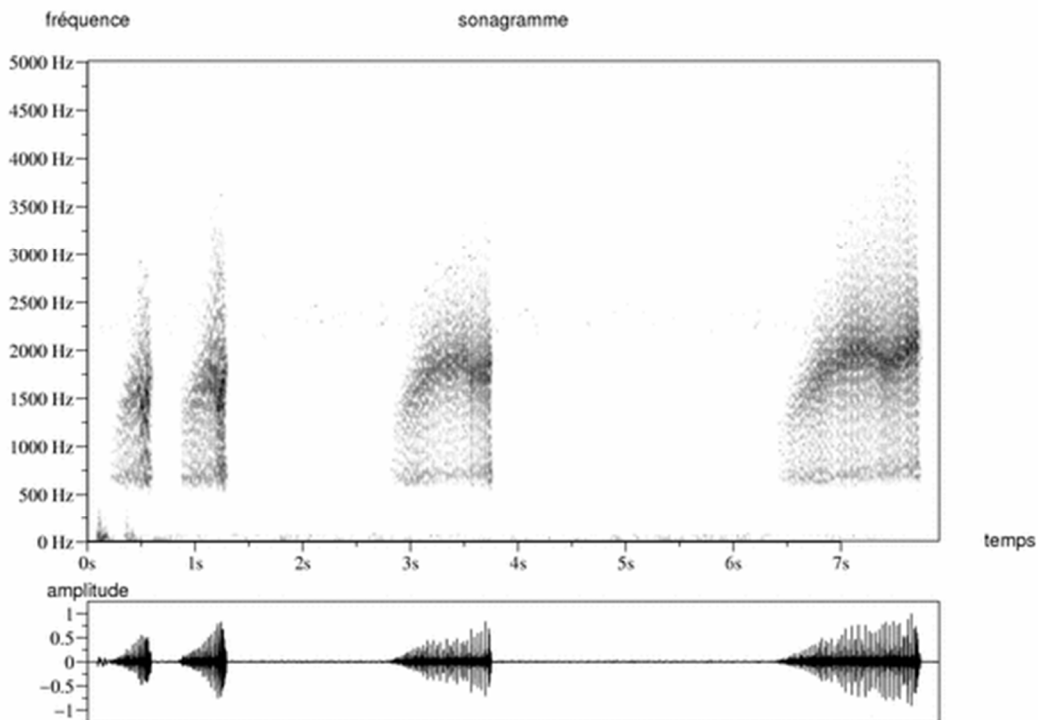


Figure 5: La représentation du son: le sonagramme. La fréquence y est représentée en fonction du temps. L'amplitude y est généralement représentée par des couleurs (ici, les fréquences de fortes amplitude sont plus sombres).

## 2. Les réseaux de communication

La communication, qu'elle soit par voie acoustique ou autre, n'apparaît que dans un comportement social. Cependant, dans les nombreuses études de communication, le contexte social est rarement pris en compte (McGregor, 2005). Jusqu'à récemment, la communication suivait le schéma simple d'un émetteur et d'un récepteur, échangeant de l'information par un signal (figure 6).

## État de l'art

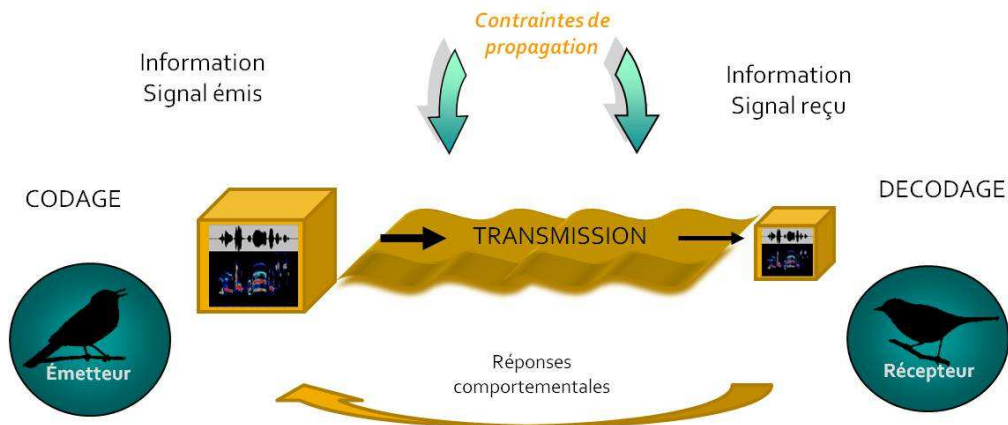


Figure 6: Schéma de la communication sous forme dyadique (Sèbe, 2001) Lors d'un échange d'information entre deux individus, l'émetteur code dans son signal une certaine quantité d'informations. Après propagation, la quantité d'information contenue dans le signal reçu est inférieure à celle du départ. Cette perte d'information s'explique essentiellement par les contraintes environnementales qui s'appliquent sur le signal lors de sa propagation dans le milieu. Il existe un autre type de contrainte appliquée aux processus de communication : les contraintes physiologiques. Elles s'exercent essentiellement sur le codage et le décodage de l'information. La communication n'a de sens que s'il existe un retour (décision de réponse).

Seulement dans la nature, ce système dyadique est souvent inadapté. En effet, on considère désormais le processus de communication dans un réseau de plusieurs individus, dans lequel chacun est à la fois émetteur et récepteur (McGregor, 2005). Si jusqu'à présent la dyade émetteur-récepteur constituait le schéma théorique de toute communication, on considère maintenant que les processus de communication interviennent au sein d'un réseau (McGregor & Peake, 2000). En effet, lorsque deux individus communiquent, d'autres individus sont souvent à portée des signaux échangés. On parle de 'broadcast network' (figure 7a). Ces autres individus constituent tous des récepteurs potentiels pouvant intercepter l'information contenue dans les signaux échangés par les autres membres du groupe, processus appelé 'eavesdropping network' (figure 7b) Mais ils peuvent également interagir, formant ainsi un réseau interactif : 'interactive network' dans lequel tous les membres du groupe peuvent être à la fois émetteurs et récepteurs directs et capteurs indirects d'informations (figure 7c).

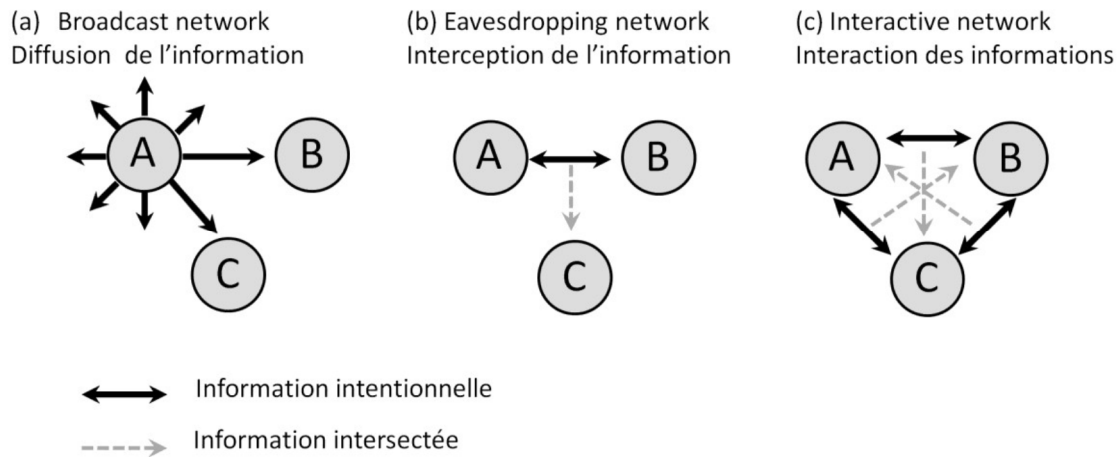


Figure 7: Représentation des trois principales composantes pouvant se produire au sein d'un réseau de communication. (a) diffusion de l'information, (b) interception de l'information, (c) interaction des informations. Figure issue de Burt & Vehrencamp (2005).

Bien que la communication acoustique des oiseaux ait été étudiée depuis longtemps, l'étude des réseaux de communication est assez peu développée, surtout en ce qui concerne l'organisation temporelle et spatiale des interactions et plus généralement les contextes de ces réseaux d'interactions. Ce schéma de communication est d'autant plus important chez les espèces vivant en groupe, comme les oiseaux se regroupant en place de chant pour la reproduction.

### 3. Le système de lek

#### 3.1. Généralités

Le terme « lek » était initialement utilisé pour les espèces d'oiseaux (Lloyd, 1867), bien qu'aujourd'hui on retrouve ce comportement dans de nombreux taxons, comme les amphibiens ou certaines espèces d'insecte (Höglund et Alatalo, 2014). Un lek est caractérisé par le regroupement des mâles d'une espèce sur une surface donnée, chaque mâle possédant un petit territoire très proche de ses voisins. Il existe de nombreuses raisons pour que les individus d'une même espèce se regroupent (Bertram, 1978). Dans le cas des leks, il s'agit de bien plus qu'une agrégation liée à la disposition des ressources ; il s'agit d'un système d'appariement et de reproduction. Ainsi, les mâles s'unissent et chantent ensemble pour attirer les femelles dans leur lek. Pendant la période de reproduction, les femelles visitent le lek et choisissent le mâle avec qui elles veulent s'accoupler. Après cela elles quittent la place de chant pour pondre dans une autre zone, tandis que les mâles restent dans l'espoir d'attirer d'autres femelles. Ainsi, les mâles ne participent aucunement aux soins des petits. Généralement dans ce type de système seuls quelques mâles, les « dominants », parviennent à attirer la majorité des femelles visitant le lek.



### 3.2. Dynamique spatio-temporelle

La dynamique spatiale et temporelle des leks a été étudiée pour quelques espèces d'oiseau (Snow, 1974 ; Stiles and Wolf, 1979). L'étude de Stiles et Wolf sur l'espèce d'oiseau-mouche *Phaethornis superciliosus* semble particulièrement bien menée et détaillée. Au début de la saison de reproduction, les mâles adultes rejoignent le site du lek. Ils établissent chacun leur territoire, reprennent ceux qu'ils occupaient les années précédentes ou tentent d'en acquérir des meilleurs. Ceux qui ne parviennent pas à s'établir dans un lek vont généralement chercher un autre site où s'installer. Après quelques semaines les territoires sont bien délimités et assignés aux individus, et les mâles non établis sont exclus. Pendant une certaine période l'activité dans le lek est relativement calme : les changements correspondent essentiellement à la mort d'un résident aussitôt remplacé, ou à l'arrivée de retardataires en périphérie. Puis arrive la fin de la saison, et les adultes quittent le site jusqu'à l'année suivante. Les jeunes de l'année restent généralement plus longtemps ; de nombreux changements de territoires adviennent alors pendant cette période. Enfin les jeunes eux même se retirent, et le lek est quasiment désert (Stiles and Wolf, 1979).

Au sein d'un lek, les relations entre les mâles sont majoritairement dominant-dominé. Les leaders occupent généralement les territoires centraux ; dès que l'un d'eux est vacant, un mâle en périphérie s'en empare pour améliorer son statut. Les territoires vacants en périphéries, eux, sont pris par de nouveaux arrivants. Ainsi, les mouvements se font toujours vers le centre du lek. Les territoires centraux sont plus stables, les frontières sont bien établies et varient peu. En revanche la périphérie montre plus d'instabilité, avec l'arrivée de nouveaux individus dans le lek avec qui il faut redéfinir les frontières (Stiles and Wolf, 1979).

Chez certaines espèces, des chants différents ont été observés selon le secteur du lek dans lequel l'émetteur se trouve. Ainsi, une fois leur chant acquis, les jeunes individus auraient tendance à se diriger vers le secteur qui leur correspond (Stiles and Wolf, 1979).

## 4. Espèce étudiée : *Lipaugus vociferans*

Le Piauhau hurleur (*Lipaugus vociferans*) est un oiseau suboscine vivant en forêt tropicale en Amérique du Sud. Il est notamment connu pour son chant, reconnu comme l'un des plus sonores au monde (Nemeth, 2004). Ces oiseaux gris bruns appartiennent à la famille de Cotingidae, comprenant souvent des espèces bien plus colorées.



Figure 8: Distribution du *Lipaugus vociferans*

Les mâles se regroupent en leks pour émettre leur chant puissant afin d'attirer les femelles. Leur chant est composé de deux notes introductives (*oo-oo*), suivie de deux syllabes (*pee-haw*) (Nemeth, 2004 ; Fitzsimmons, 2008). La première partie est grave avec une fréquence de 1kHz, permettant au



Figure 9: *Lipaugus vociferans*

signal de se propager assez loin en forêt dense. La deuxième partie présente une modulation de fréquence de 1kHz à 6kHz. Cette modulation des graves aux aigües permet à l'oiseau d'être mieux localiser par ses congénères les plus proches. L'intensité du chant du Piauhau hurleur atteint 111,5 dB à 1 mètre de distance (Nemeth, 2004).

On peut entendre les *Lipaugus* chanter du matin jusqu'au soir. Durant la journée, des périodes de silence peuvent être observées, généralement d'une longueur de 5 à 10 minutes (Snow, 1961). Pendant ce temps, les oiseaux s'éloignent vers la canopée ; les chercheurs supposent qu'ils partent chercher de la nourriture. Le reste du temps, les mâles chantent sur des branches perchées entre 6 et 16m de hauteur, se déplaçant de branches en branches entre les chants, mais en restant toujours sur leur territoire au sein du lek. Ceux-ci s'étendent sur une surface d'environ 35 x 75m. Les leks sont généralement composés de 4 à 10 mâles, mais peuvent atteindre 30 individus.

Le Piauhau hurleur a un régime omnivore : il se nourrit aussi bien de fruit que d'insectes. La proportion de ces aliments varie sans doute selon la saison (Snow, 1982). Dans son menu le *Lipaugus* semble privilégier la figue, dont il avale le fruit tout entier (Tello, 2003). Les autres arbres fruitiers régulièrement visités sont principalement des muscadiers et des goupis.

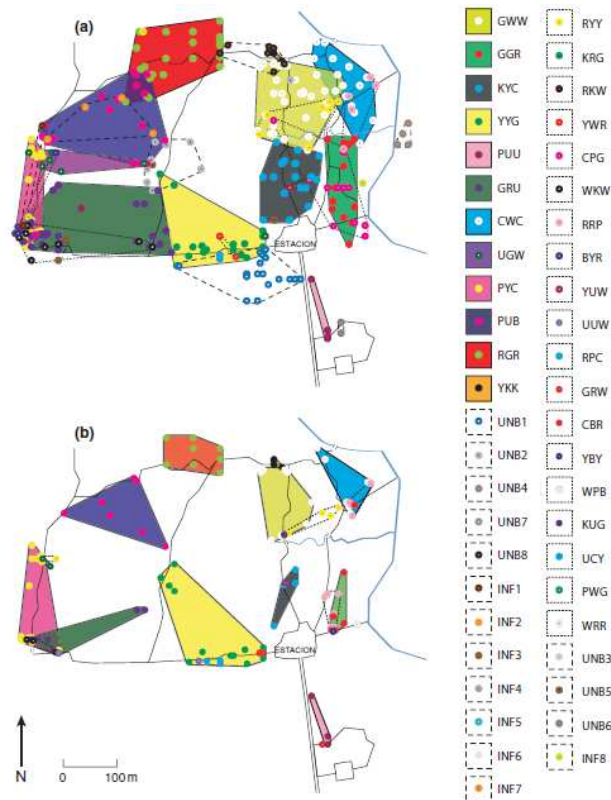
Concernant la reproduction de cet oiseau, il y a très peu d'information. Les quelques nids trouvés étaient perchés à 7 mètres du sol environ, plutôt petit pour la taille de l'oiseau, et composés de diverses brindilles. La femelle ne pond qu'un seul œuf, de couleur claire (Erard, 1982).

Le *Lipaugus vociferans* est très vulnérable aux activités humaines, et disparaît rapidement après la fragmentation de son habitat, surtout si la place de chant est touchée. Il pourrait ainsi être un bon indicateur de dégradation du milieu.

## 5. Signature individuelle

Les signaux acoustiques permettent de coder un certain nombre d'information, et notamment la signature individuelle. Cette information permet aux individus de se reconnaître, ce qui peut s'avérer utile dans plusieurs situations : la reconnaissance parent-jeune, qui permet aux parents d'allouer leur énergie uniquement envers leurs descendants ; la reconnaissance entre partenaire, particulièrement importante pour les espèces vivants en couple ; la reconnaissance de ses voisins qui joue un rôle clef dans des contextes de territorialité. Dans un contexte de réseau, la reconnaissance individuelle semble également avoir de l'importance.

Les oiseaux passeriformes regroupent les espèces oscines et les suboscines. Des études ont montrés que les premières ont un apprentissage de leur chant, tandis que le chant des deuxièmes serait inné (Kroodsma, 1984). Ainsi de nombreuses études ont montré l'existence d'une signature individuelle chez les espèces oscines, mais relativement peu chez les espèces suboscines (Foote, 2012). Fitzsimmons a montré l'existence d'une signature individuelle chez le *Lipaugus vociferans* (Fitzsimmons, 2008), mais cette étude a été vivement critiquée par Kroodsma (Kroodsma, 2011). Pour qu'un oiseau dispose d'une signature individuelle, son chant doit se distinguer des autres membres de son espèce par certains paramètres temporels ou fréquentiels. Ces différences entre les chants des individus leur permettent de se reconnaître, et d'identifier leurs congénères en les entendant chanter. La signature individuelle des oiseaux permet également aux écologistes et éthologistes d'utiliser la bioacoustique pour le suivi et l'étude des populations. Si le chant d'un individu est stable au cours du temps, il est possible d'étudier la dynamique spatiale et temporelle des oiseaux (Kirschel, 2011). D'autant plus que le suivi acoustique est beaucoup moins invasif que le suivi plus conventionnel, qui requiert souvent la capture et le marquage des individus. Kirschel a montré dans son étude que la bioacoustique pouvait même fournir plus d'information, car le contact visuel n'est pas nécessaire (Kirschel, 2011). La figure 10 le montre bien, avec la comparaison de données obtenue par la



bioacoustique et de données visuelles uniquement. C'est pourquoi de plus en plus de chercheurs tendent à utiliser les techniques de bioacoustique.

## 6. Localisation et triangulation

Les oiseaux utilisent constamment les signaux pour localiser leurs congénères. A l'écoute d'un son, il est généralement aisé de trouver la direction d'où il provient, et avoir une idée de la distance de l'émetteur.

Le système de triangulation intéresse beaucoup les écologistes faisant appel à la bioacoustique (Menill, 2011). Elle offre en effet de nombreux avantages : peu de perturbation du milieu, pas besoin de passer du temps à écouter et identifier les individus sur le terrain... La seule contrainte est le matériel qui doit être amené sur place. En forêt tropicale c'est particulièrement marqué avec la forte densité de végétation, rendant laborieuse toute l'installation des micros et des câbles les reliant entre eux. Avec les nouvelles technologies, de nouvelles installations plus pratiques utilisant un réseau sans fil se développent sans nuire à la précision (Collier *et al.*, 2010).

Le système consiste à disposer une série de plusieurs micros dans la zone à étudier. Pour une localisation en 2D, trois micros minimum sont nécessaires, et un quatrième devra être ajouté pour une

localisation en 3D. Les micros enregistrent simultanément la même zone ; on peut donc extraire deux mesures intéressantes de ces enregistrements : l'amplitude d'un même signal pour chacun des micros, et son temps d'arrivée. Ce dernier est le plus utilisé : pour un même signal, on extrait le délai d'arrivée à chacun des micros. Connaissant la vitesse du son, en prenant en compte la température et l'humidité du milieu qui peuvent influencer la propagation du son, on peut calculer la distance de l'émetteur à chaque micro, d'où l'on déduit sa position (Huetz et Aubin, 2012).

De plus en plus d'études utilisent ce système de localisation non invasif : des études sur les duos formés par les couples (Mennill et Vehrencamp, 2008), les réponses acoustiques entre voisins (Burt et Vehrencamp, 2005 ; Fitzsimmons et al., 2008), la densité de population (Dawson et Efford, 2009) ou encore la direction du son (Patricelli et al., 2008).

## Matériel et méthode

### 1. Dispositif expérimental

Les individus de quatre leks ont été enregistrés entre mars 2011 et avril 2012. Une première série d'enregistrements a été effectuée entre mars et mai 2011 (t1), constituant la situation initiale. La deuxième période d'enregistrements s'étend entre août et novembre 2011 (t2), tandis que la troisième et dernière série a été enregistrée en mars 2012 (t3). A chaque enregistrement, la position GPS de l'oiseau a été sauvegardée. Pour cette étude, seuls trois leks ont été retenus, numérotés B1, B2, et D1 (figure 11). Le lek L1 ne comportant que deux individus enregistrés seulement deux fois n'a finalement pas été pris en compte. Le matériel utilisé pour les enregistrements des individus est composé d'un microphone SuperCMIT 2 U et d'un enregistreur Marantz PMD-661MKII.

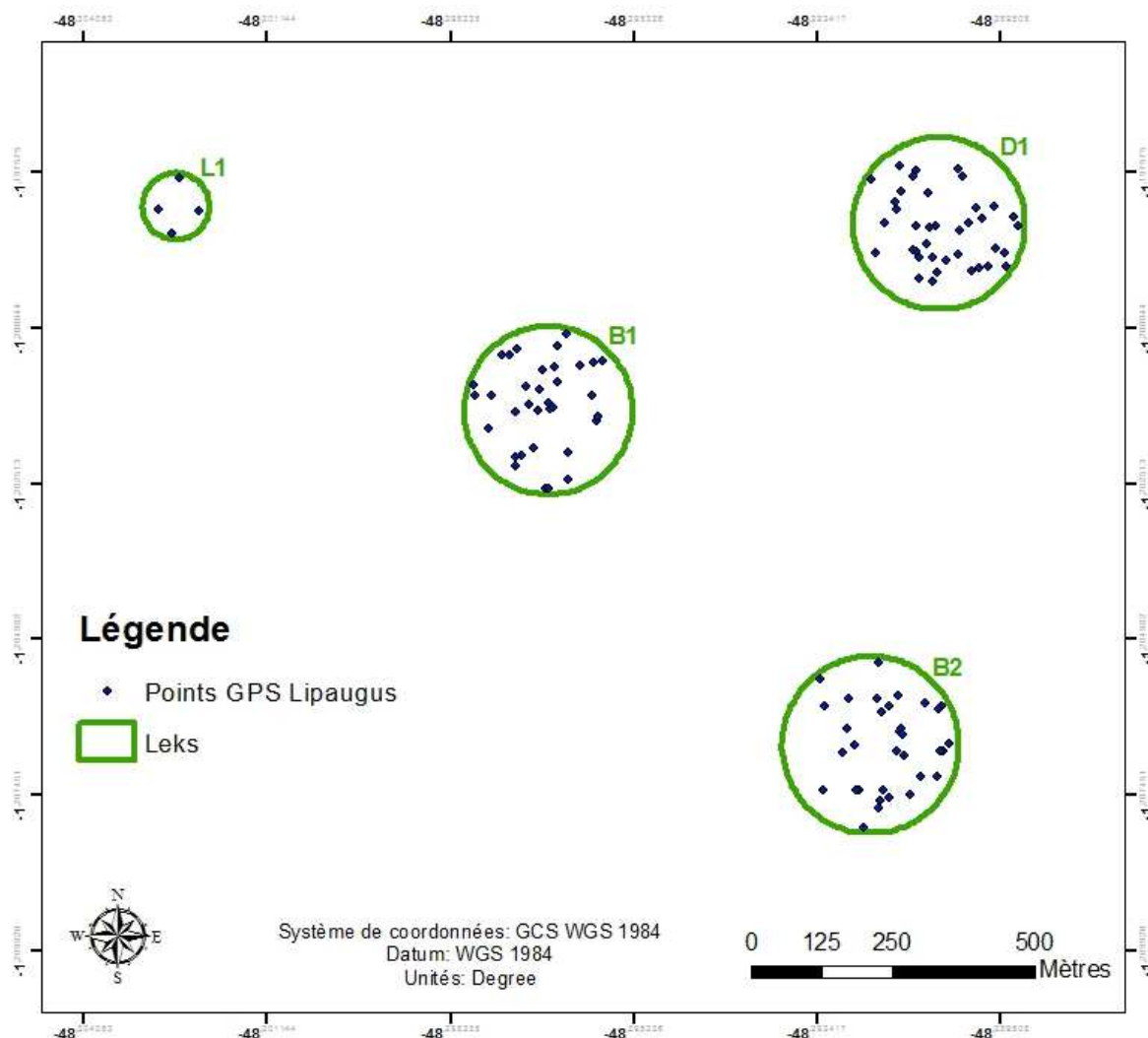


Figure 11: Carte des différents leks étudiés. Les points représentent les relevés GPS des individus sur les trois périodes d'enregistrements.

## 2. Tri des enregistrements

Suite au travail de terrain réalisé entre 2011 et 2012, de nombreux enregistrements ont été sauvegardés. Parmi ces heures d'enregistrements, seules les vocalisations des mâles *Lipaugus* nous intéressent. La première étape consiste donc à extraire les signaux voulus de chaque enregistrement, à les identifier et à les organiser. Pour chaque signal, deux fichiers ont été extraits : le chant complet, comprenant le *roo-roo* et le *pee-haw* lorsque cela était possible ; la deuxième partie du chant, le *pee-haw*, sans la partie introductive. En effet, une étude antérieure a montré que la signature individuelle était codée uniquement dans cette deuxième partie du signal (Fitzsimmons, 2008). Par ailleurs, la partie introductive n'est pas toujours présente. Un tableau regroupant toutes les informations des signaux extraits a été créé, permettant de mieux gérer cette base de données : il indique pour chaque signal le numéro de la carte et de la plage d'où il est extrait, le nom de l'individu, la période d'enregistrement, la position du signal dans l'enregistrement, le type de signal et enfin sa qualité.

## 3. Signature individuelle

### 3.1. La corrélation des spectrogrammes

#### 3.1.1. Spectrogrammes bruts

La signature individuelle peut être déterminée selon plusieurs méthodes (Terry, 2001; Falls, 1982) ; une première méthode consiste à calculer la corrélation des spectrogrammes (Terry *et al.*, 2001). Celle-ci se fait directement sur les signaux préalablement filtrés ; elle se fait donc sans a priori, mais ne permet pas de connaître quels sont les paramètres qui codent réellement la signature individuelle. La corrélation a été réalisée sur le logiciel Avisoft Saslab Pro, version 5.2. Les signaux ont d'abord été filtrés entre 800 et 6500 Hertz. Comme les signaux n'ont pas tous été coupés exactement pareil, la corrélation n'a été programmée qu'entre 2000 et 6500 Hertz. Cela permet de ne pas prendre en compte la traînée de la dernière note du *pee-haw*. Les spectrogrammes des individus enregistrés à un temps donné sont comparés les uns par rapport aux autres. On a ainsi un pourcentage de corrélation entre chaque signal : en cas de signature individuelle, les spectrogrammes d'un même individu devraient être plus corrélés entre eux que des spectrogrammes d'individus différents. Le spectrogramme d'une vocalisation d'un individu est présenté en figure 12. Les basses et les hautes fréquences ont été filtrées afin de ne retenir que le signal souhaité.

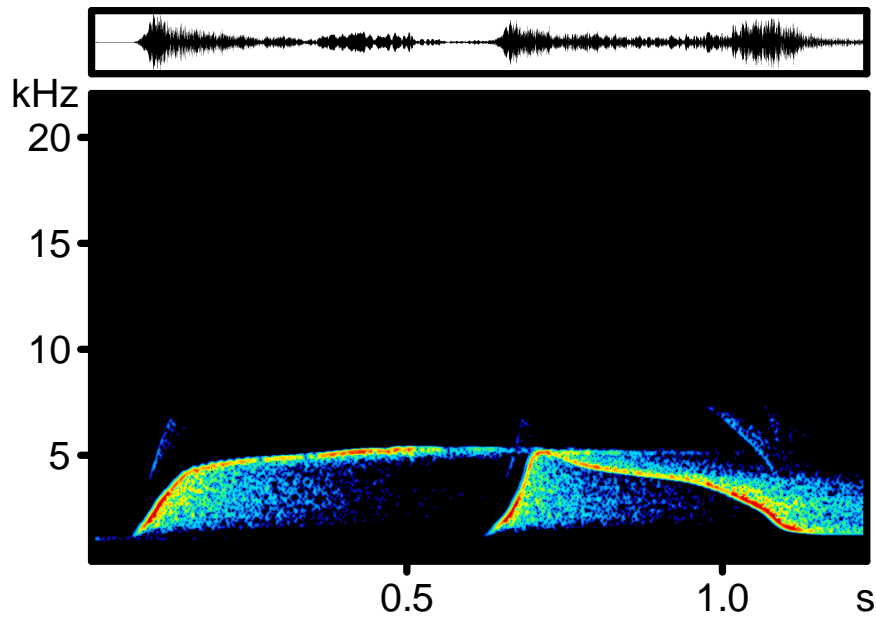


Figure 12: Deuxième partie du chant de *Lipaugus vociferans* sous Avisoft (filtre entre 1000 et 6000 Hz)

### 3.1.2. Spectrogrammes synthétisés

L'inconvénient de cette méthode est la présence du bruit de fond dans les enregistrements, notamment des cigales dans notre cas. De fortes corrélations entre deux signaux d'un même enregistrement pourraient être dues au bruit ambiant et non à la similarité des signaux eux-mêmes. Une deuxième corrélation des spectrogrammes a ainsi été réalisée, mais cette fois ci sur des signaux synthétisés avec le logiciel Avisoft Saslab Pro, version 5.2. La synthèse des signaux consiste à redessiner les sonagrammes par calque. Seule la fréquence dominante du chant est conservée, et tout autre bruit est supprimé (figure 13).

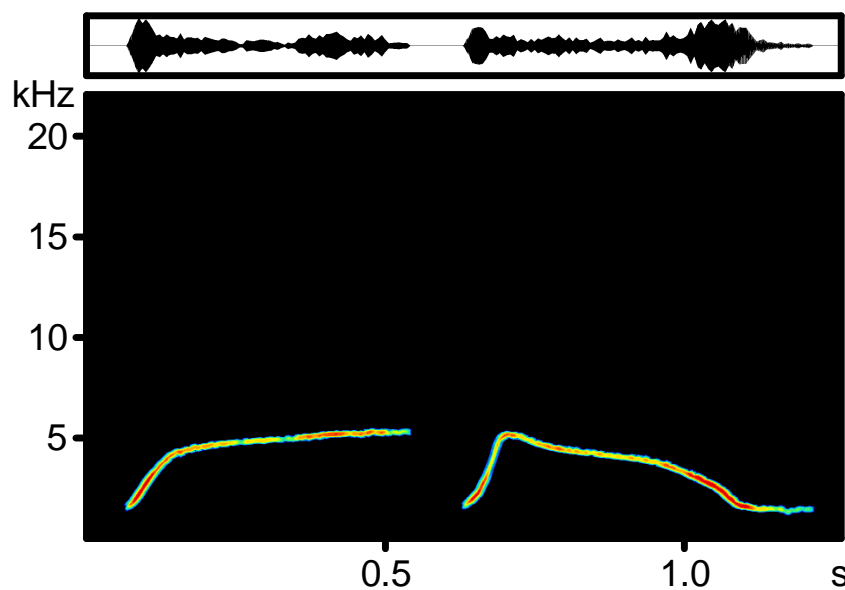


Figure 13: Deuxième partie du chant de *Lipaugus vociferans* synthétisé sous Avisoft



### 3.2. Analyse des paramètres acoustiques

D'autres méthodes largement utilisées dans les études de bioacoustiques requièrent la détermination de différents paramètres à mesurer sur les signaux afin de les comparer entre eux. La première étape de ces méthodes consiste donc à lister les paramètres les plus pertinents pour coder la signature individuelle. Dans notre cas, six paramètres ont été retenus pour décrire le plus simplement possible les signaux de *Lipaugus*, sans perdre trop d'information : la fréquence maximale du signal et les coordonnées temporelles à 2500 Hz et à 4000 Hz. Les paramètres ont été extraits sur le logiciel statistique R à partir des spectrogrammes des signaux, en utilisant le package Seewave dédié au traitement acoustique (Sueur, 2008).

La figure 14 montre les différents paramètres calculés sur chaque signal. Le paramètre 1 sert de référence pour fixer le début du signal. Les paramètres 2, 3, 4, 5 et 6 ont donc été ajustés à partir de la mesure du 1. Ainsi, le paramètre 4 est la différence temporelle entre le point 4 et le point 1. La différence entre le point 6 et le point 4 a également été prise en compte. Les fréquences maximales de chaque partie ont été mesurées et constituent les derniers paramètres.

Les paramètres ont été extraits pour chaque signal avec le logiciel R. Plusieurs analyses statistiques ont ensuite été menées pour mettre en évidence la signature individuelle.

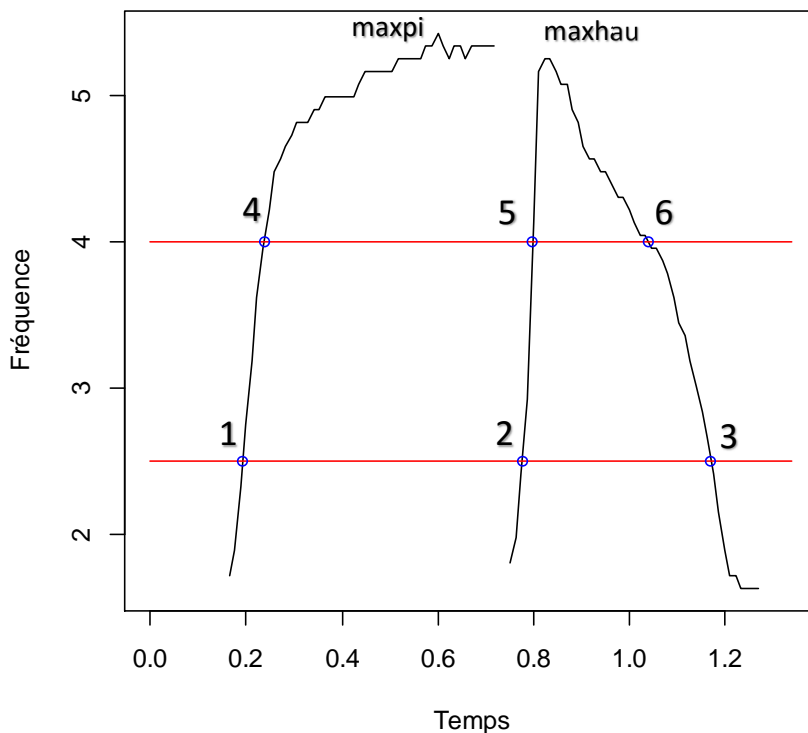


Figure 14: Paramètres acoustiques étudiés pour coder la signature individuelle

### 3.2.1. Analyse de variance

Une première analyse univariée comme l'analyse de variance permet de mettre en évidence les différences entre les groupes pour chaque paramètre. Il s'agit d'une comparaison des moyennes de chaque groupe, avec comme hypothèse  $H_0$  : « les moyennes sont les mêmes ». Si celle-ci est confirmée pour un paramètre, c'est que ce dernier ne permet pas de discriminer les individus entre eux. Cette analyse a été réalisée sur le logiciel Past.

### 3.2.2. Rapport des coefficients de variations intra- et inter-individuels

Cette seconde analyse considère elle aussi les paramètres séparément. Pour qu'un paramètre nous permette de distinguer les individus, il faut que les variations inter-individuelles de la population soient supérieures aux variations intra-individuelles (Sèbe, 2007). Le calcul du coefficient de variation se fait selon la formule suivante :

$$CV = 100 * (1 + 1/4n) * \sigma / \mu, \text{ avec } \sigma : \text{l'écart type et } \mu : \text{moyenne du paramètre}$$

$n$  : nombre de vocalisations

Pour chacun des huit paramètres, le  $CV_i$  est obtenu en faisant la moyenne des CV de chaque groupe d'individu, tandis que le  $CV_b$  est calculé directement sur l'ensemble des individus. Le rapport  $CV_b/CV_i$  est ensuite calculé et comparé à seuil de significativité. Les valeurs sont généralement considérées comme significatives à partir de 2 (Scherrer, 1984). On peut alors utiliser le paramètre pour discriminer les individus.

### 3.2.3. Analyses multivariées

Pour prendre en compte l'ensemble des paramètres, une analyse multivariée est nécessaire. L'AFD (Analyse Factorielle Discriminante) est l'outil adapté à notre jeu de donnée et à notre objectif (Terry *et al.*, 2001). Elle permet de répondre aux questions de la ressemblance des individus, de l'identification de groupes, et de prédiction d'appartenance à un groupe. L'AFD donne les variables (les paramètres) qui discriminent au mieux les signaux d'un individu de ceux des autres individus ; une combinaison de ces variables permet de distinguer au mieux les groupes en entrée. Chaque individu a été classé selon la combinaison linéaire discriminante lors d'une validation croisée ; un pourcentage de reclassification correcte a alors été mesuré. La valeur calculée permet de déterminer la qualité de la discrimination.

## 4. Evolution de la composition du lek et de la position des individus

La signature individuelle bien mise en évidence, il est désormais possible d'étudier l'évolution de la composition du lek au cours du temps. Chaque lek a été enregistré trois fois dans l'année ; à chaque session, on est retourné sur les mêmes postes de chant. Ainsi pour le poste B1A, on dispose de trois

séries de signaux correspondant aux trois sessions d'enregistrements (t1, t2 et t3) : B1Aa, B1Ab, et B1Ac. Les sessions sont comparées les unes aux autres afin de voir si à un même poste, l'individu est le même d'une session à l'autre.

#### 4.1. Corrélation des spectrogrammes

La corrélation des spectrogrammes des individus aux différents temps permet de voir l'évolution de la composition des oiseaux au cours du temps. Les signaux des individus d'une période sont comparés aux signaux d'une autre période. On obtient ainsi une matrice de corrélation entre les deux périodes. Les individus enregistrés pendant la période *a* sont comparés à ceux de la période *b* puis à ceux de la période *c*. De même, les individus des périodes *b* et *c* sont comparés entre eux. Cela permettra d'identifier les individus étant restés dans le lek, ceux qui en sont partis, et ceux qui sont arrivés pendant l'année. L'analyse est réalisée avec le logiciel Avisoft.

#### 4.2. Analyse Factorielle Discriminante

L'AFD permet de prédire l'appartenance d'une observation à un groupe. Les signaux d'une période ont été reclassés selon la combinaison linéaire discriminante calculée à partir d'une autre période. Par exemple, les individus de la période *a* servent à créer la combinaison de l'AFD. Celle-ci reclasse ensuite les signaux de la période *b* parmi les individus de la période *a*. On procède de la même manière pour classer les signaux *b* dans *c* et *c* dans *a*.

### 5. Localisation des postes de chant au sein d'un territoire de Lipaugus

#### 5.1. Dispositif mis en place

Pour étudier en continu les déplacements des mâles au sein de leur territoire, la méthode de triangulation a été appliquée. Pendant plusieurs heures, six balises ont enregistré en continu une partie du lek B1. Ce dispositif a été répété tous les mois de juillet à décembre 2011. Les microphones utilisés étaient des Sennheiser ME62/k6 reliés à un enregistreur multipiste Tascam DR-680.



Figure 15: Dispositif de triangulation réalisé pour le lek B1

Sur chacune des six pistes, les chants de Lipaugus ont été en utilisant un programme réalisé par Maxime Sainlot sur le logiciel Matlab. Chacun des signaux trouvés ont pu être triés par individu grâce à la signature individuelle, sur la base de paramètres fréquentiels.



Figure 16: Matériel utilisé pour l'enregistrement

Les six micros sont reliés à un ordinateur et sont parfaitement synchronisés. Après avoir identifiés les chants des différents individus, le temps d'arrivée à chaque micro a été mesuré. Connaissant la vitesse du son et la différence d'arrivée du signal à chaque micro, on a pu calculer la localisation des individus

enregistrés. Chaque signal indique ainsi la position de l'individu lors d'une vocalisation à un temps donné.

## 5.2. Localisation des vocalisations

Deux méthodes ont été testées pour localiser les chants de *Lipaugus* par triangulation. L'une a été développée par Chloé Huetz (Huetz et Aubin, 2012), l'autre par David Wilson (Wilson et al., 2013). Ces deux méthodes ont une approche différente ; cela nous permettra de choisir la plus adaptée à nos données.

### 5.2.1. Méthode SoundFinder

La méthode SoundFinder est une méthode analytique développée par Wilson en 2013. Elle requiert d'avoir calculé au préalable les délais d'arrivée aux différents micros. Les auteurs ont créé un fichier Excel qu'il suffit de remplir pour obtenir la localisation des sons rentrés. Les données à rentrer sont la position des micros dans un repère métrique, les délais d'arrivée et la température de l'air. Le calcul des délais a été réalisé sous le logiciel Matlab.

### 5.2.2. Méthode des délais théoriques

La méthode développée par Huetz se base sur la comparaison des délais théoriques et des délais calculés. A chaque point de la carte, les délais théoriques entre les micros sont calculés. Pour localiser un son, il suffit par la suite de comparer les délais réels mesurés avec les délais théoriques, et de prendre le point présentant le plus petit écart entre les deux (figure 17). Cette méthode permet de pallier à l'erreur inévitable liée à la position des micros. En effet, celle-ci n'est pas exacte, on peut retrouver jusqu'à 50cm d'erreur dans leur placement. La méthode purement analytique pourrait ne pas trouver de solution, alors qu'ici il en existe toujours une.

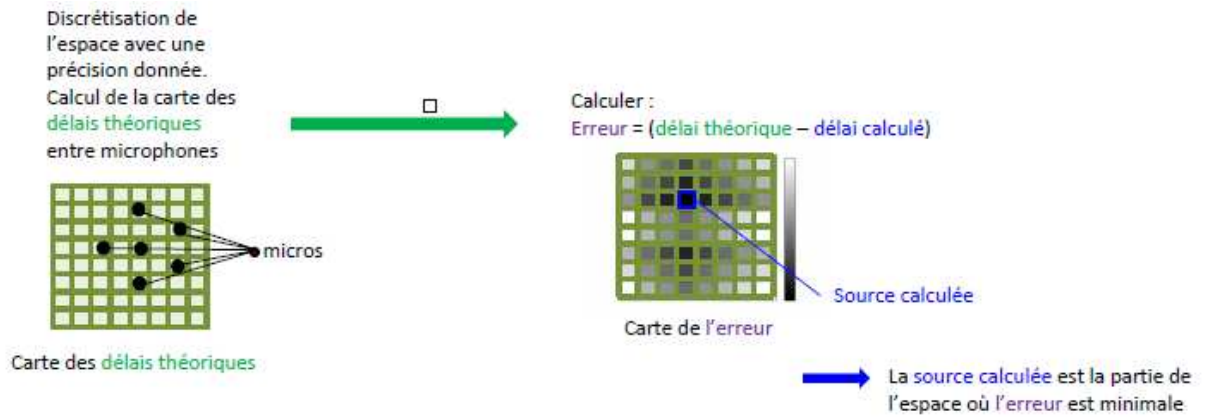


Figure 17: Principe de la méthode des délais théoriques

Tout d'abord, une surface d'analyse autour des micros est délimitée. Dans le cadre de notre étude, les leks ne dépassent pas 300 mètres de diamètre. Nous avons donc définie une carte de 300 m par 300 m. Cette carte a ensuite été quadrillée en prenant une résolution de 1m<sup>2</sup>. Connaissant les distances entre chaque micro, il a été possible de calculer les coordonnées des différents micros dans un repère.

Tableau 1: Matrice des distances entre les micros

Micros	2	3	4	5	6
1	16,29	14,86	9,84	13,22	16,12
2	/	12,71	NA	NA	17,64
3	/	/	18,31	27,87	NA
4	/	/	/	13,51	NA
5	/	/	/	/	20,182

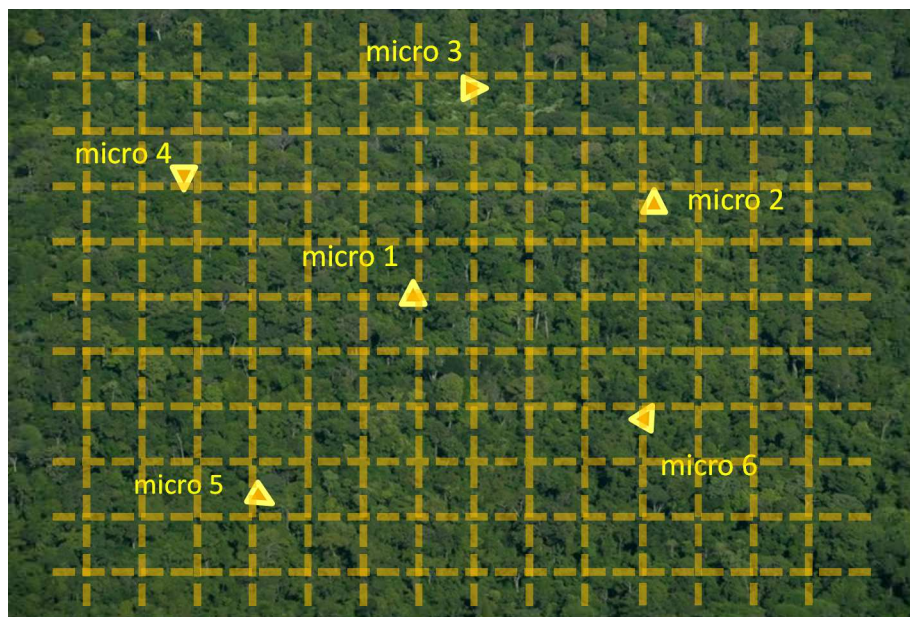


Figure 18: Dispositif et quadrillage de la zone à étudier. Les micros ont été placés à partir des distances calculées entre chacun d'entre eux.



En prenant les sections de labels enregistrés sur le premier micro, les corrélations entre chaque pistes sont effectuées afin d'identifier une même vocalisation sur les six pistes. Pour chaque chant, les délais entre les différents micros sont calculés, comme indiqué en figure 19.

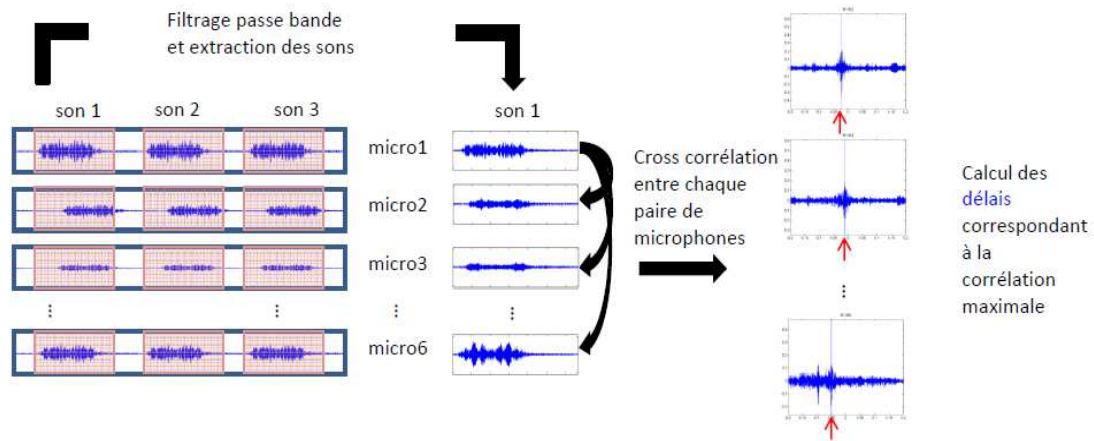


Figure 19: Calcul des délais théoriques

Avec 6 micros, 15 délais ont été obtenus, correspondant aux 15 paires de micros possibles. Parmi ces 15 paires de micros, seules les huit ayant les meilleures corrélations sont retenues pour la suite de l'analyse. Les calculs de localisation sont ensuite réalisés sur 4 paires de micros ; toutes les combinaisons de 4 paires parmi les 8 sélectionnées sont prises en compte, donnant ainsi 70 combinaisons. Pour chacune d'elles, quatre cartes localisant le chanteur à partir d'une paire de micro sont créées. Les délais théoriques par rapport à la paire de micro sont calculés pour chaque point de la carte. Les délais calculés sont soustraits aux délais théoriques. Les quatre cartes obtenues sont additionnées ; le point présentant la différence minimale entre les délais théoriques et calculés représente la source du son.

Cette opération réalisée pour les 70 combinaisons donne donc 70 points possibles pour la vocalisation. La distance entre chaque point est calculée, aboutissant à une matrice de distance. La somme des distances d'un point par rapport à tous les autres est calculée pour chaque point : les 30% les plus éloignés des autres sont retirés. Le barycentre des points restants est calculé et donne la localisation estimée du chanteur.

Un indice de confiance de la localisation a été mesuré sur la base de la matrice des distances, selon la formule :

$$I = 1 - \text{distance moyenne} / \text{diagonale}^2$$

La distance moyenne correspond à la moyenne des distances entre les 70 points ; la diagonale correspond à la distance maximale possible, soit la diagonale de la carte délimitée. Ainsi, plus les points

des 70 combinaisons sont dispersés, plus l'incertitude concernant la localisation est grande. A l'inverse, plus les points sont regroupés, plus la localisation estimée semble correcte, avec un indice de confiance élevé.

## Résultats

### 1. Signature individuelle

#### 1.1. Corrélation des spectrogrammes

La corrélation des spectrogrammes réalisés sur les signaux bruts n'a pas été effectuée, les premiers résultats étant inexploitable en raison de l'importance du bruit de fond, et notamment une espèce d'arthropode, et surtout de sa variabilité entre les différentes sessions d'enregistrement. En revanche, la corrélation sur les signaux synthétisés donne de bien meilleur résultats. Suite au calcul des corrélations entre chacun des signaux, on obtient un tableau de corrélation entre chaque individu.

Tableau 2: Tableau de corrélation du lek B2 pour la période b. Chaque signal est comparé à tous les autres, et une valeur de corrélation est calculée. Puis la moyenne par individu a été calculée, 10 signaux par individu ayant été pris. Les cases en vert montrent les corrélations entre signaux élevées (>0,75). Les cases en rouge montrent les corrélations supérieures à 0,6.

	B2Ab	B2Bb	B2Cb	B2Db	B2Eb	B2Fb	B2Gb	B2Hb	B2Jb	B2Kb
B2Ab	0,785	0,520	0,495	0,537	0,394	0,477	0,389	0,483	0,472	0,500
B2Bb	0,520	0,795	0,445	0,492	0,382	0,351	0,610	0,430	0,471	0,485
B2Cb	0,495	0,445	0,771	0,508	0,328	0,540	0,475	0,506	0,425	0,394
B2Db	0,537	0,492	0,508	0,768	0,391	0,576	0,536	0,757	0,581	0,535
B2Eb	0,394	0,382	0,328	0,391	0,874	0,273	0,302	0,354	0,438	0,290
B2Fb	0,477	0,351	0,540	0,576	0,273	0,861	0,427	0,556	0,396	0,454
B2Gb	0,389	0,610	0,475	0,536	0,302	0,427	0,821	0,544	0,514	0,683
B2Hb	0,483	0,430	0,506	0,757	0,354	0,556	0,544	0,848	0,581	0,564
B2Jb	0,472	0,471	0,425	0,581	0,438	0,396	0,514	0,581	0,792	0,364
B2Kb	0,500	0,485	0,394	0,535	0,290	0,454	0,683	0,564	0,364	0,850

Le tableau 2 montre ainsi la corrélation des individus d'un lek à un même temps, ici la deuxième période d'enregistrement. Chaque valeur correspond à la moyenne des corrélations des différents signaux d'un même individu avec les signaux d'un autre individu. Les signaux appartenant à un même individu sont ainsi beaucoup plus corrélés entre eux qu'avec les signaux d'autres individus. On obtient plus de 75% de corrélation intra-individuelle, contre souvent moins de 50% de corrélation interindividuelle. Le tableau 2 montre que les individus B2Db et B2Hb ont des signaux très corrélés, avec plus de 75%. Comme ils occupent des territoires voisins, il est probable qu'il s'agisse en réalité d'un même individu. Les cases en rouge mettent en évidence les individus ayant des vocalisations très similaires. Il est moins probable d'avoir affaire au même individu, les points d'enregistrement étant cette fois relativement éloignés. Cependant des confusions sont possibles ; il faudra le prendre en compte lors de l'analyse temporelle.



## 1.2. Analyse des paramètres

### 1.2.1. ANOVA

La première analyse consistait à mettre en évidence des différences acoustiques entre les signaux des différents mâles enregistrés. Un test de normalité montre une p-value inférieure à 0,05 : il faut donc utiliser les tests non paramétriques. L'ANOVA de Kruskal Wallis réalisée montre l'existence de différence significative entre les différents individus pour les huit paramètres mesurés sur les signaux (tableau 3).

### 1.2.2. Le rapport CVb sur CVi

L'analyse des coefficients de variation inter et intra individuel montre qu'il existe une plus grande variabilité entre les individus qu'au sein d'un même individu pour tous les paramètres mesurés. En effet, pour le lek B2 par exemple, les rapports CVb/CVi sont strictement supérieurs à 3 pour sept des huit paramètres (tableau 3). Les variations interindividuelles sont donc trois fois supérieures aux variations intra-individuelles, ce qui montre que les paramètres sélectionnés discriminent les individus.

Tableau 3: Tableau récapitulatif de l'ANOVA et du rapport CVb/CVi pour les huit paramètres étudiés (lek B2). Huit individus ont été utilisés, en prenant dix vocalisations par individu.

Paramètres acoustiques	Moyenne	Ecart-type	CVb/CVi	Kruskal Wallis
X2	0,601	0,031	4,435	***
X3	1,016	0,047	4,761	***
X4	0,043	0,009	4,166	***
X5	0,621	0,033	4,547	***
X6	0,894	0,039	3,858	***
maxpi	5,384	0,121	3,770	***
maxhau	5,221	0,083	2,066	***
X6-4	0,851	0,039	3,782	***

### 1.2.3. Analyse multivariée

L'AFD a été réalisée sur la base des huit paramètres acoustiques mesurés sur dix signaux de chaque individu, dans un premier temps sur tous les individus des trois leks, soit 25 mâles. Chaque axe explique la variabilité à différent degrés. Les proportions d'explication de chaque axe sont indiquées dans le tableau 4.

## Résultats

Tableau 4: AFD: part d'explication de chaque axe

Axe	Proportion d'explication	Proportion cumulée
1	35,28	35,28
2	28,53	63,81
3	16,08	79,89
4	9,15	89,04
5	6,24	95,28
6	2,86	98,14
7	1,29	99,43
8	0,58	100

Une représentation graphique de cette AFD est présentée en figure 20. Les deux premiers axes, expliquant 63,81% de la variabilité inter-groupe, ont été utilisés pour construire la figure.

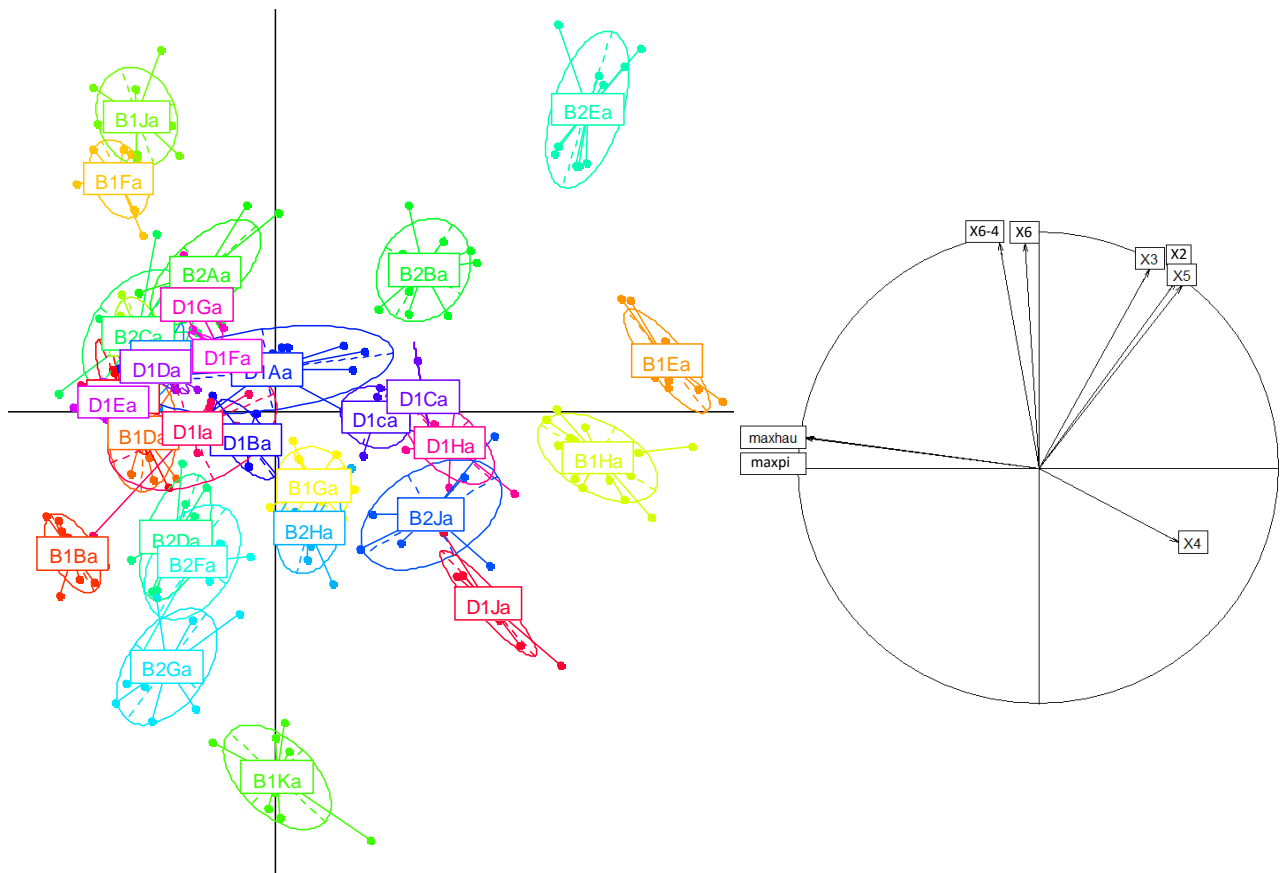


Figure 20: AFD réalisée sur l'ensemble des individus des trois leks. Chaque cercle de couleur correspond à un individu. Le cercle de corrélation est indiqué à droite.

La qualité de la discrimination a été mesurée en réalisant une validation croisée de l'AFD. Le pourcentage d'erreur de classification est déterminé selon le nombre d'axes pris en compte. Le tableau 5 montre les résultats de la validation.

## Résultats

Tableau 5: Résultats de la validation de l'AFD réalisée sur les individus de l'ensemble des leks

Axe	Taux d'erreur (%)
1	73,956
2	36,272
3	16,725
4	10,680
5	9,670
6	8,755
7	8,423
8	8,427

En prenant en compte la totalité des axes, le modèle est capable d'assigner une vocalisation au bon individu dans plus de 90 % des cas. Sachant qu'il y a 31 groupes, une bonne reclassification basée sur la chance n'est que de 3,2%. Le modèle semble donc acceptable.

Cependant, comme l'étude se focalise sur la dynamique des leks, la discrimination des individus d'un seul lek est suffisante pour répondre à la problématique. Afin d'améliorer la qualité du modèle, l'AFD a donc été réalisée sur les leks pris séparément. La représentation graphique montre une meilleure séparation des aires des différents individus (figure 21).

La validation croisée montre elle aussi des taux d'erreur plus faibles, comme l'indique le tableau 6.

Tableau 6: Taux d'erreur de classification selon le nombre d'axes pris en compte, pour chaque lek aux différentes périodes

Axe	Taux d'erreur de classification (%)								
	B1			B2			D1		
	a	b	c	a	b	c	a	b	C
1	41.000	41.295	40.532	29.417	44.539	47.69	44.70	22.021	41.208
2	8.305	17.731	8.377	10.299	18.994	30.79	26.85	8.333	23.375
3	7.461	11.355	6.922	1.243	8.106	22.00	15.60	6.062	11.042
4	7.214	8.697	6.669	1.243	4.906	15.04	12.10	4.521	12.375
5	6.708	9.833	6.623	1.243	4.611	13.23	11.50	5.437	11.417
6	6.175	7.436	5.773	1.243	4.661	12.50	9.95	5.458	10.292
7	6.526	7.380	6.234	1.243	4.356	12.50	9.85	6.125	9.792

D'après le tableau 6, on voit que les trois premiers axes sont généralement nécessaires pour avoir une bonne classification, souvent supérieure à 85%. Prendre en compte les autres axes apporte rarement une réelle amélioration de la classification, et ce quelque soit la période.

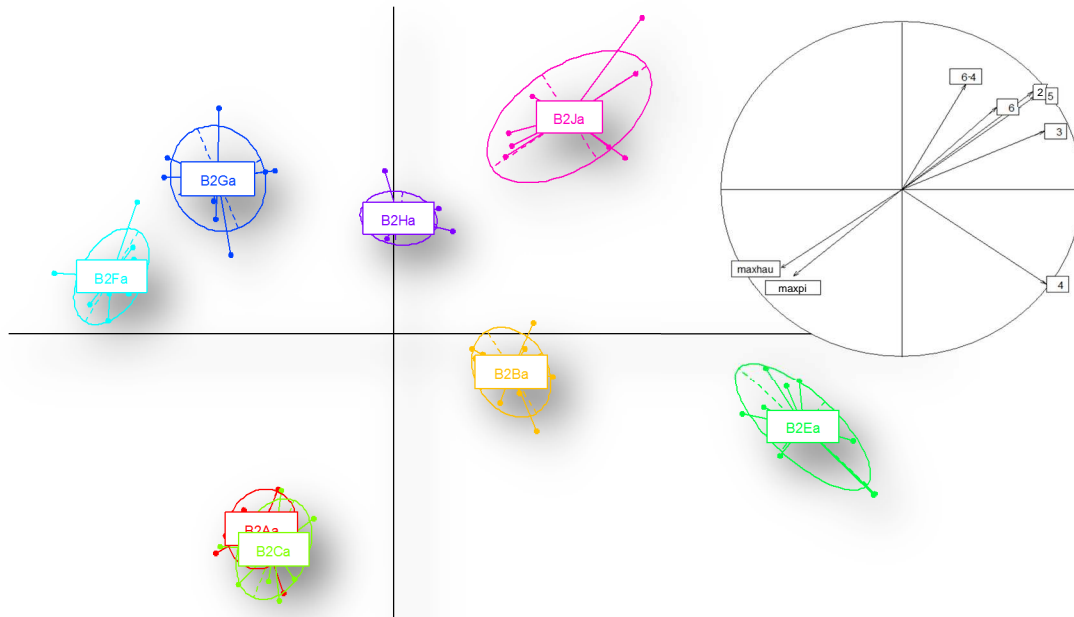


Figure 21: Représentation de l'AFD réalisée sur le lek B2, période a

La figure 21 montre ainsi la représentation de l'AFD réalisée sur le lek B2 à la période a. Presque chaque groupe est entièrement séparé des autres, montrant ainsi la qualité de la discrimination individuelle.

## 2. Evolution de la composition du lek

L'une des questions posées dans cette étude concerne l'évolution de la composition d'un lek de *Lipaugus*. Les individus présents à une période d'enregistrement ont été comparés aux individus enregistrés à des moments différents de l'année. Ainsi, il est possible de savoir si les individus sont restés dans le lek d'une session à l'autre. La corrélation des spectrogrammes réalisée sur Avisoft montre de forte corrélation entre les individus de sessions différentes, parfois aussi importante que les signaux d'un individu d'une même période. Trois tableaux de corrélation ont ainsi été obtenus pour chaque lek, comparant les trois périodes d'enregistrements deux à deux. Le tableau 7 montre ainsi l'exemple du lek B2 entre les périodes a et b.

Tableau 7: Tableau de corrélation des individus du lek B2 entre les périodes a et b. 10 signaux par individu ont été pris. Les valeurs correspondent aux moyennes de corrélation.

	B2Ab	B2Bb	B2Cb	B2Eb	B2Fb	B2Gb	B2Hb	B2Jb	B2Kb
B2Aa	0,720	0,475	0,550	0,375	0,498	0,391	0,509	0,418	0,528
B2Ba	0,537	0,722	0,532	0,409	0,407	0,605	0,490	0,535	0,483
B2Ca	0,438	0,414	0,747	0,275	0,559	0,492	0,536	0,436	0,450
B2Da	0,563	0,410	0,635	0,384	0,590	0,452	0,699	0,530	0,452
B2Ea	0,462	0,431	0,405	0,600	0,341	0,384	0,466	0,495	0,350
B2Fa	0,420	0,435	0,426	0,291	0,491	0,651	0,574	0,345	0,690
B2Ga	0,469	0,342	0,571	0,255	0,702	0,439	0,599	0,456	0,470
B2Ha	0,437	0,410	0,465	0,347	0,514	0,581	0,722	0,422	0,576
B2Ja	0,510	0,423	0,484	0,452	0,463	0,389	0,545	0,535	0,354

Une règle de décision a été établie pour distinguer les individus, notamment pour les cas peu évidents. Pour considérer qu'un individu *a* soit le même qu'un individu *b*, il doit s'agir de la corrélation maximale pour le *a* comme pour le *b*. En d'autres termes, pour relier deux individus, la corrélation doit être la plus haute dans sa ligne et dans sa colonne en regardant le tableau de corrélation. De plus la valeur doit être supérieure à 0,6. C'est clairement le cas des individus B2Aa, B2Ba, B2Ca, B2Ea, B2Fa, B2Ga et B2Ha. En effet ces individus ont des signaux corrélés à plus de 60% à des individus enregistrés lors de la période *b*. L'individu B2Ja n'a pas été retrouvé lors de la période *b*. Il a pu quitter le lek entre les deux sessions d'enregistrement. Ainsi, pour ce lek, sept individus sur huit ont été retrouvés entre les deux premières périodes d'enregistrement.

Tableau 8: Tableau de corrélation des individus du lek B2 entre les périodes *b* et *c*

	B2Ac	B2Bc	B2Cc	B2Ec	B2Fc	B2Hc	B2Jc	B2Kc
B2Ab	0,629	0,488	0,410	0,428	0,492	0,407	0,453	0,492
B2Bb	0,564	0,785	0,406	0,390	0,375	0,438	0,413	0,467
B2Cb	0,629	0,464	0,657	0,368	0,525	0,391	0,420	0,459
B2Eb	0,361	0,398	0,259	0,727	0,282	0,311	0,454	0,327
B2Fb	0,542	0,328	0,588	0,322	0,739	0,455	0,451	0,477
B2Hb	0,519	0,442	0,529	0,392	0,566	0,696	0,444	0,606
B2Jb	0,463	0,455	0,384	0,466	0,393	0,510	0,534	0,401
B2Kb	0,399	0,495	0,473	0,310	0,434	0,598	0,329	0,700

De même entre les périodes *b* et *c* (tableau 8) on observe une certaine stabilité de la composition du lek. Les individus B2Ab, B2Bb, B2Cb, B2Eb, B2Fb, B2Hb et B2Kb possèdent de fortes corrélations avec des individus de la période *c*. Comme lors de l'intervalle précédent, sept individus sur huit sont restés dans le lek, l'individu B2Jb n'ayant pas été retrouvé.

Tableau 9: Tableau de corrélation des individus du lek B2 entre les périodes *a* et *c*

	B2Ac	B2Bc	B2Cc	B2Ec	B2Fc	B2Hc	B2Jc	B2Kc
B2Aa	0,630	0,487	0,451	0,410	0,500	0,400	0,434	0,500
B2Ba	0,589	0,742	0,455	0,420	0,389	0,483	0,469	0,480
B2Ca	0,590	0,422	0,715	0,316	0,520	0,425	0,336	0,489
B2Ea	0,430	0,441	0,320	0,620	0,355	0,422	0,516	0,398
B2Fa	0,399	0,436	0,524	0,323	0,477	0,594	0,337	0,665
B2Ga	0,537	0,315	0,593	0,307	0,669	0,498	0,408	0,504
B2Ha	0,451	0,435	0,475	0,373	0,557	0,680	0,435	0,598
B2Ja	0,532	0,438	0,363	0,501	0,491	0,431	0,642	0,394

En regardant maintenant l'évolution de la composition entre le début (*a*) et la fin (*c*) de l'année étudiée, on retrouve toujours cette même stabilité. Les individus B2Aa, B1Ba, B2Ca, B2Ea, B2Fa, B2Ga, B2Ha et B2Ja sont retrouvés dans le même lek un an plus tard.

Les mêmes tableaux de corrélation pour les leks B1 et D1 sont présentés en annexe. Le tableau 10 synthétise les résultats obtenus pour les différents leks étudiés. Il indique notamment le turn-over observé entre deux période d'enregistrement.

Tableau 10: Evolution de la composition des leks

	Lek B1			Lek B2			Lek D1		
Nb individu par période	a	b	c	a	b	c	a	b	C
	8	9	11	8	8	8	9	8	7
% Turn-over	a-b	b-c	a-c	a-b	b-c	a-c	a-b	b-c	a-c
	44	36	73	12	12	0	25	25	29

La figure 22 représente les même informations mais sous forme de graphiques. Pour chacune des trois périodes d'enregistrement, le pourcentage de résidents enregistrés pour la première fois aux temps *a*, *b*, ou *c* est calculé.

Individus arrivés lors de la période : ■ *a* ■ *b* ■ *c*

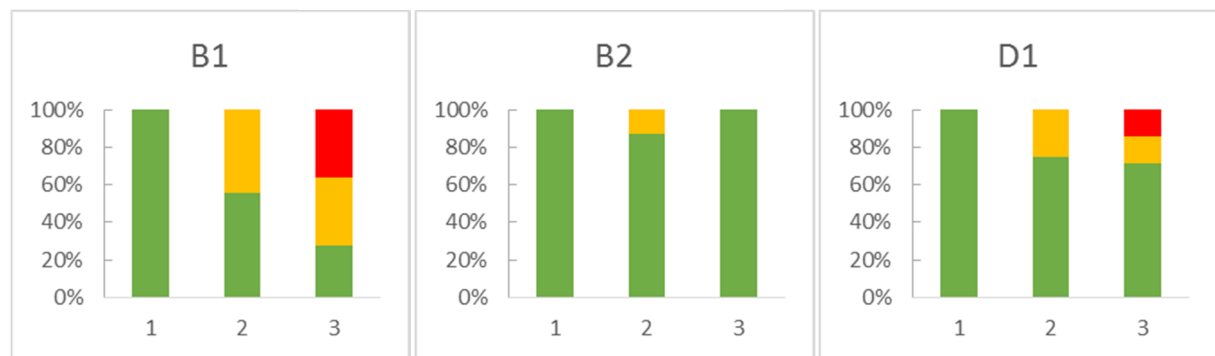


Figure 22: Evolution de la composition des trois leks étudiés

La représentation de la figure 22 est très visuelle : les leks B2 et D1 montrent une grande stabilité de la composition, avec les résidents originaux en grande majorité sur les trois périodes d'enregistrement. En revanche, le pourcentage de résidents d'origine dans le lek B1 décroît considérablement jusqu'à la fin de l'année, laissant la place à de nouveaux individus.

### 3. Evolution de la position dans le lek

Maintenant que nous avons montré que la composition du lek est stable, il convient de répondre à la question suivante : les individus changent-ils de territoire ? Y a-t-il des tendances de déplacement ? Pour y répondre, la corrélation des spectrogrammes et le pouvoir de prédiction de l'AFD sont de bons outils et ont donc été utilisés.

### 3.1. Corrélation des spectrogrammes

Les mêmes tableaux de corrélation utilisés pour étudier l'évolution de la composition des leks servent également à observer les positions successives prises par les individus lors des enregistrements. Ainsi, le tableau 7 montre que les vocalisations de l'individu B2Aa sont très corrélées à celles du B2Ab. Il est donc fort probable qu'il s'agisse du même individu.

### 3.2. Prédiction de l'AFD

L'AFD permet également de prédire l'appartenance de plusieurs observations à un groupe. Avec un modèle créé à partir des enregistrements de la période *a*, les vocalisations de la période *b* ont été assignées à un individu de la première période. Le tableau 11 montre les résultats de cette prédiction pour le lek B2. L'inconvénient de cette méthode est que chaque signal est assigné à un individu déjà identifié. Ainsi, un enregistrement ne correspondant à aucun groupe prédéfini dans le modèle, c'est-à-dire une vocalisation d'un nouvel individu dans notre cas, sera tout de même classé dans le groupe le « moins différent ».

Tableau 11: Prédiction des individus B2b à partir du modèle B2a

	B2Aa	B2Ba	B2Ca	B2Da	B2Ea	B2Fa	B2Ga	B2Ha	B2Ia	B2Ja
B2Ab	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B2Bb	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
B2Cb	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0
B2Db	0	0	0	2	0	0	1	6	0	0
B2Eb	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
B2Fb	0	0	0	1	0	0	3	6	0	0
B2Gb	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0
B2Hb	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0
B2Jb	0	9	0	0	0	0	0	0	0	1
B2Kb	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0

A la lecture du tableau 11, les résultats de l'AFD semblent moins fiables que ceux de la corrélation des spectrogrammes. En effet, il est peu probable que l'individu B2Ha ait ensuite été enregistré au B2Db, B2Fb, B2Gb et B2Hb. Il est normal d'avoir des résultats moins précis avec cette analyse : elle est basée uniquement sur quelques paramètres acoustiques alors que la corrélation prend en compte la totalité du spectrogramme. Cependant, cela permet de confirmer les résultats obtenus avec le logiciel Avisoft.

### 3.3. Représentation graphique des positions

En utilisant les points GPS relevés à chaque prise de son, la carte des positions successives observées pour chaque individu a été réalisée (figure 23). Nous obtenons donc trois cartes représentant les déplacements des individus des trois leks au cours du temps. D'après ces cartes, on observe une grande stabilité de la position des mâles Lipaugus dans le lek B2. Chaque individu présent

à plusieurs enregistrements est resté dans le même secteur. Ainsi pendant l'année étudiée il n'y a pas eu de changements dans le lek. En revanche, c'est moins évident pour les deux autres leks, où les déplacements semblent avoir été plus importants au cours de l'année étudiée (figures 25).

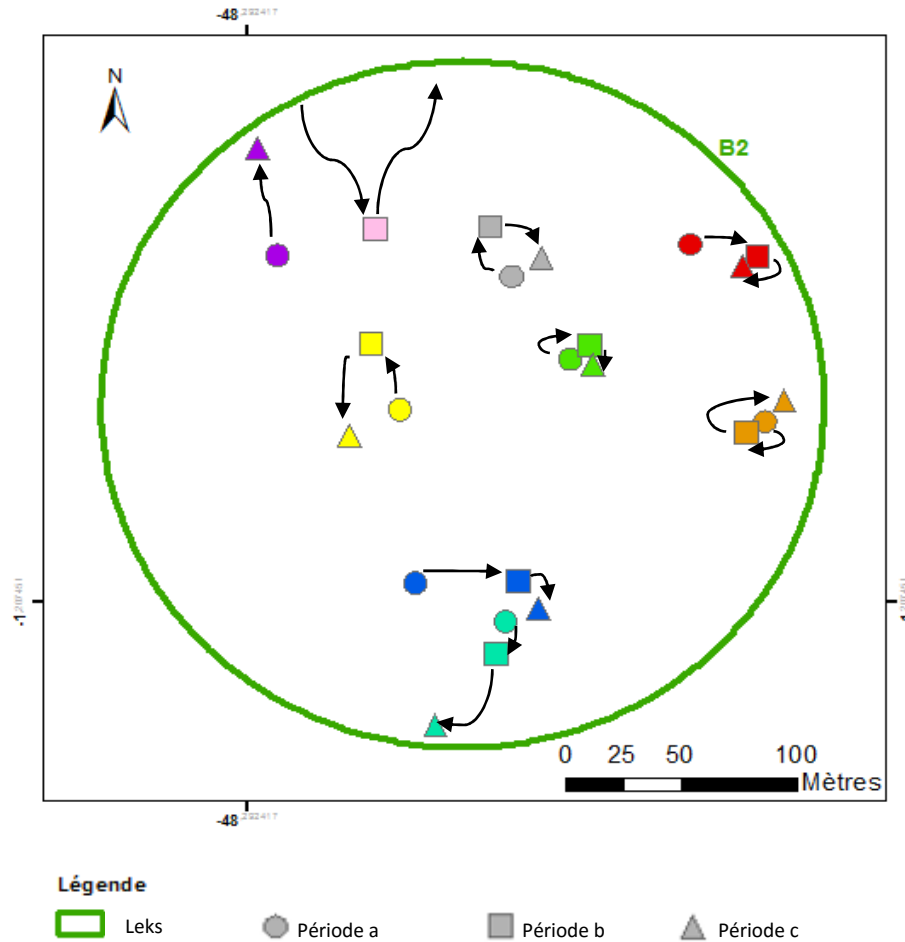


Figure 23: Carte de l'évolution du lek B2. Chaque couleur correspond à un individu. Les symboles correspondent aux périodes d'enregistrement.

Le tableau 12 présente les mouvements moyens observés sur chacun des trois leks. On peut y lire une certaine variabilité entre les leks, mais également au niveau intra-lek.

Tableau 12: Mobilité individuelle pour les trois leks étudiés

	Lek B1	Lek B2	Lek D1
Mobilité individuelle entre deux périodes d'enregistrement	36m (+/- 20m)	23m (+/- 14m)	60m (+/- 59m) Sans les valeurs aberrantes : 36 (+/- 26m)



Une des questions de départ concernait la relation possible entre la position dans le lek et la mobilité des individus. Plusieurs études montraient en effet que les territoires centraux étaient plus stables que ceux en périphéries, et généralement plus petits (Stiles et Wolf, 1979). Pour les résidents qui sont resté au moins six mois dans un lek, nous sommes en mesure d'étudier la relation entre la distance parcourues pendant ces six mois et la distance par rapport au centre du lek. La figure 24 représente la distance séparant deux postes de chant d'un même individu enregistré à six mois d'intervalle en fonction de la distance au centre du lek. Dans ce graphique, les individus des trois leks confondus sont pris en compte.

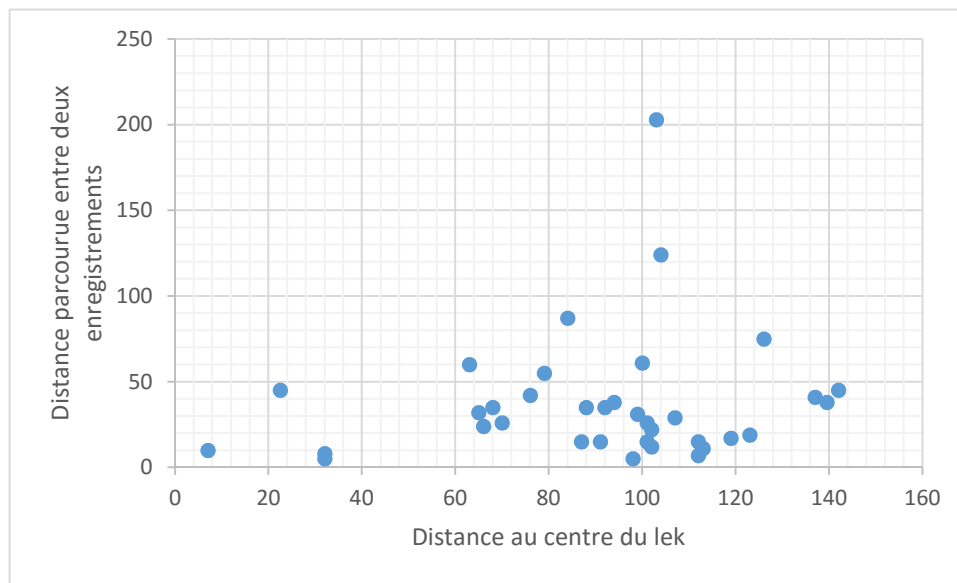


Figure 24: Evolution de la position des individus en fonction de leur place dans le lek

Les figures 24 et 25 sont les cartes d'évolution des leks B1 et D1. Les symboles correspondent aux différentes périodes d'enregistrement, tandis que les couleurs permettent d'identifier les individus.

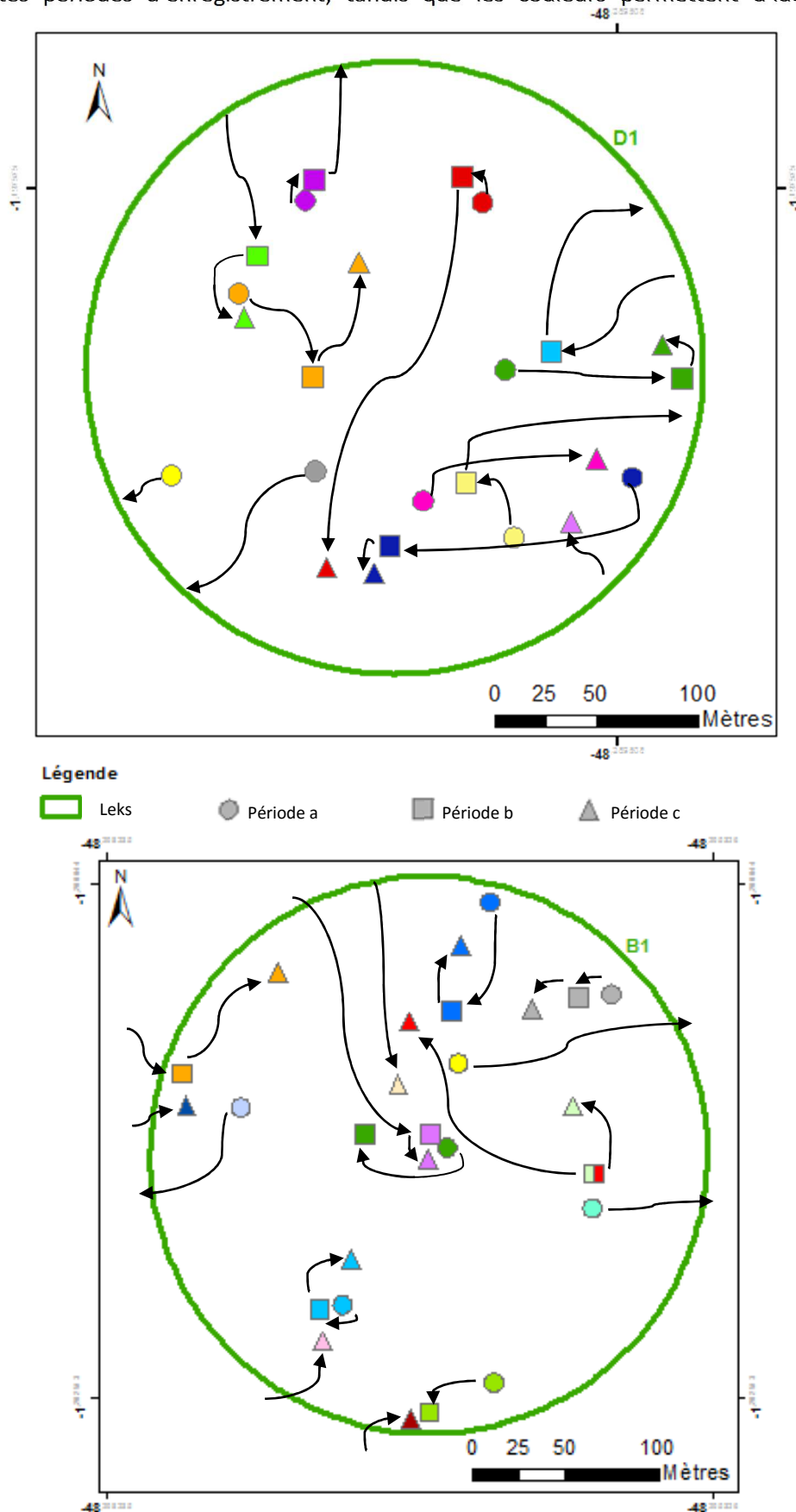


Figure 25: Cartes de l'évolution des leks D1 et B1. Chaque couleur correspond à un individu. Les symboles correspondent aux périodes d'enregistrement.

#### 4. Localisation des postes de chant au sein d'un territoire de Lipaugus

La triangulation a été utilisée pour suivre et étudier le comportement des individus dans leur territoire. Deux méthodes ont été présentées précédemment : la méthode Soundfinder et la méthode développée par Huetz. La première méthode ne donne pas de résultats cohérents avec les données rentrées. En effet, les délais d'arrivée au micro calculés sur le logiciel Matlab nous permettent de savoir quel micro est le plus proche de la source, en étant le premier qui capte le signal. Pour beaucoup de vocalisations, Soundfinder place l'individu plus proche d'un autre micro que celui désigné par les délais d'arrivée. Par ailleurs, la plupart des sons sont localisés au sein de la série de micro. Hors, sur les pistes d'enregistrement, il est possible de distinguer des vocalisations proches et d'autres plus éloignées. Toutes ne sont pas en cohérence avec ce que Soundfinder trouve. Un test du logiciel réalisé préalablement a permis de mettre en évidence ses défauts, et notamment son manque de précision dès que la source est en dehors de la série de micro. Le logiciel développé par Huetz semble quant à lui plus cohérent avec les données rentrées ; nous avons donc poursuivi l'étude uniquement avec cette méthode.

Les résultats de la triangulation nous permettent de suivre uniquement un ou deux individus dans le lek B1, sur une période de 105 à 180 minutes, tous les mois entre juillet et décembre 2011. Le programme de reconnaissance individuelle développée par Maxime Sainlot ne permet pas de distinguer plus de deux individus, les plus proches des micros. Toutes les autres vocalisations enregistrées sont trop altérées pour pouvoir être utilisée par le programme. En outre, ces vocalisations proviennent d'oiseaux éloignés de la série de micros. Leur localisation est trop imprécise pour être considérée dans cette étude. Nous nous sommes donc contentés d'un ou deux individus par enregistrement. Après utilisation des logiciels, tous les chants du ou des individus sont localisés. Le tableau 13 présente les premiers éléments de résultat : le nombre de poste pour chaque individu, et la surface couverte par ces derniers.

Tableau 13 : Temps d'enregistrement, nombre de postes et surface des territoires individuels

	Durée	Nombre de postes	Surface (m <sup>2</sup> )
Juillet	2h30	10	120
Aout1	3h	16	293
Aout2	3h	15	284
Septembre	2h30	14	211
Octobre	2h30	8	124
Novembre1	2h15	11	78
Novembre2	2h15	13	334
Décembre1	1h45	6	57
Décembre2	1h45	6	159

La figure 26a montre les résultats bruts de la triangulation, pour un individu. Chaque point correspond à une vocalisation du mâle. Les postes de chants représentés en 26b ont été définis sur la base des coordonnées des points, mais également en s'aidant de la chronologie des vocalisations. Cela permet de limiter les erreurs liées à l'imprécision de la localisation.

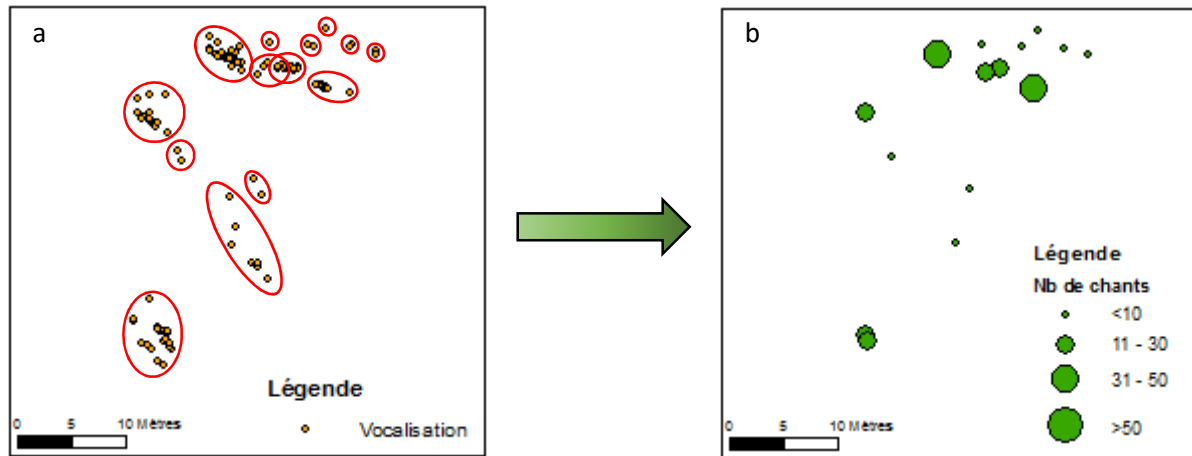


Figure 26: Dénombrement des postes de chants. Les positions successives prises par l'individu sont regroupées en postes de chant. La taille des postes est définie par le nombre de vocalisations réalisées à ce poste.

La figure 28 représente les cartes des postes de chant obtenues pour chacun des mois étudiés. Le nombre de vocalisations à chaque poste est très variable, le plus faible étant 2 alors que le plus grand s'élève à 92 chants consécutifs au même endroit. En moyenne, les mâles réalisent 26 vocalisations par poste avant de se déplacer. La figure 27 représente la répartition des postes en fonction de leur taille, c'est-à-dire du nombre de vocalisations réalisées à chaque poste.

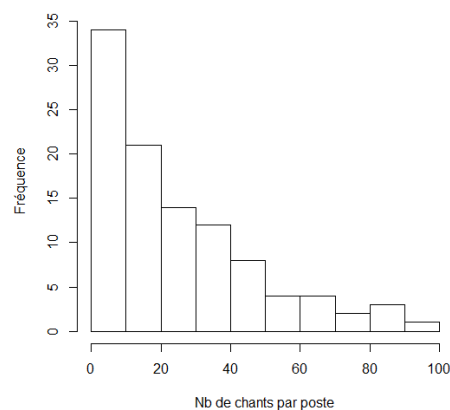


Figure 27: Répartition des postes de chants selon leur taille

Les postes de chants les plus fréquents sont les plus petits. Les mâles *Lipaugus* semblent donc occuper leur territoire avec peu de postes où ils vont chanter à répétition pendant une plus longue durée, et plusieurs postes où ils restent moins longtemps, juste pour quelques vocalisations. Nous avons regardé ensuite s'il existait une relation entre la taille des postes de chants et leur position dans

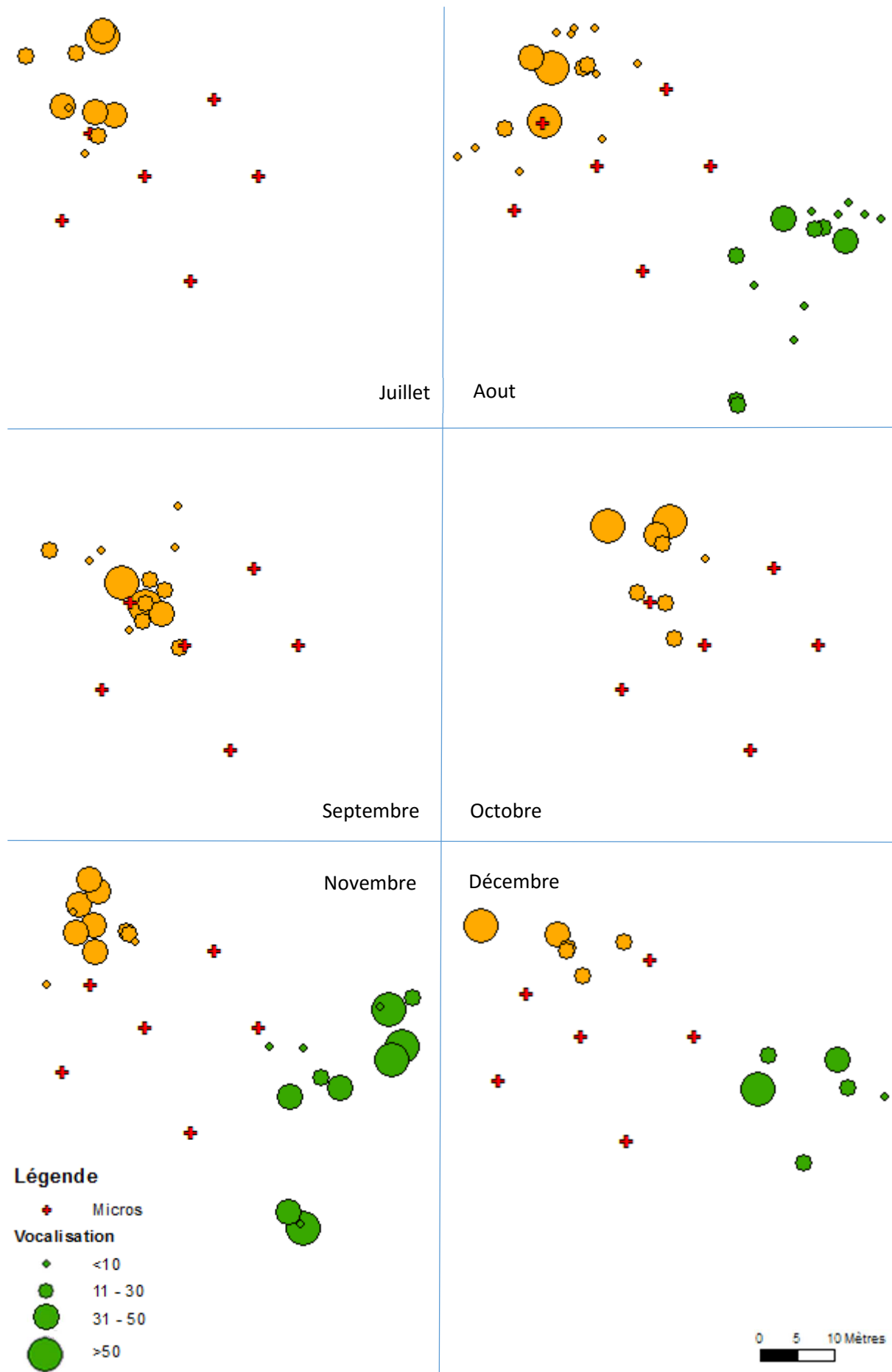


Figure 28: Postes de chant d'un mâle *Lipaugus* à six mois de l'année

le territoire. La distance de chaque poste par rapport au centre du territoire qu'ils forment a été mesurée. En observant le nuage de point du nombre de chant en fonction de la distance au centre du territoire (figure 29), il ne semble pas y avoir de réelle relation entre les deux variables. Le coefficient de corrélation de Spearman est de -0,320 ; il pourrait donc s'agir d'une légère corrélation négative, c'est-à-dire que les mâles privilégient les postes proches du centre pour chanter.

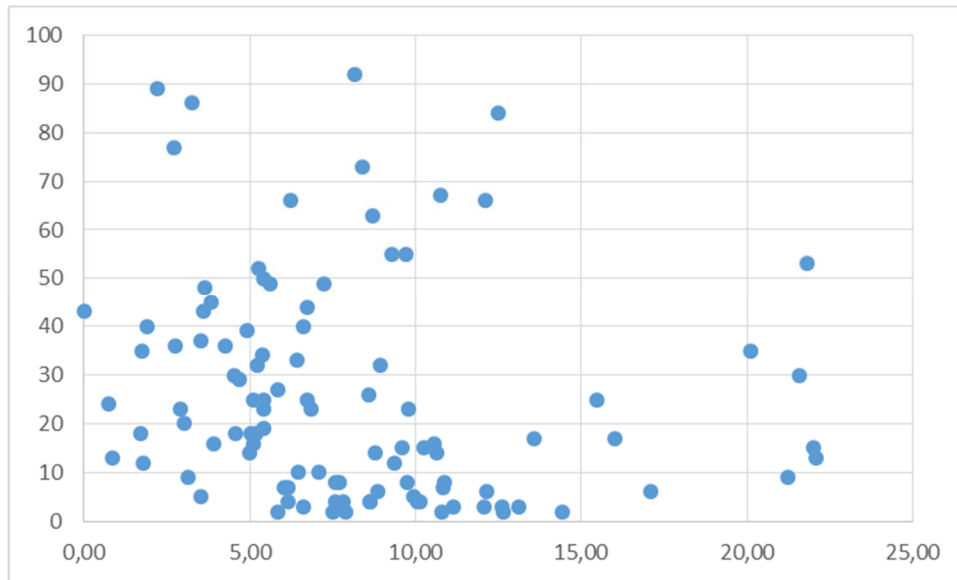


Figure 29: Nombre de chants par poste en fonction de la distance au centre du territoire

## Discussion

### ***Une signature individuelle stable au cours du temps codée par des paramètres fréquentiels***

La signature individuelle de cette espèce avait déjà été montrée par Fitzsimmons (Fitzsimmons et al, 2008), puis critiquée (Kroodsma, 2011). Nous avons montré à nouveau qu'elle existait bel et bien, et qu'elle suffisait à discriminer les individus d'un même lek, généralement une dizaine. Notre étude a utilisé une nouvelle méthode pour parvenir à ce résultat, avec la synthèse des vocalisations enregistrée. Cette méthode, bien que longue et inenvisageable sur de trop gros jeux de données, montre des résultats plus robustes que sur les signaux bruts. Elle permet de passer outre les chevauchements et de réduire l'impact du bruit de fond. Seulement huit paramètres fréquentiels ont suffi pour identifier chaque individu et le suivre tout au long de l'année.

Pour la suite de l'étude, nous avons considéré que la signature individuelle était stable au cours du temps. Cependant, nous n'avons pas pu montrer cette hypothèse, n'ayant pas assez de données le permettant. Pour le faire, il aurait fallu enregistrer plusieurs individus marqués tout au long de l'année, et étudié l'évolution de leurs vocalisations. Ne disposant que de 2 individus marqués, il a été impossible de valider notre hypothèse. En outre, les individus sont très difficiles à voir ; perché à plusieurs mètres au-dessus du sol dans une végétation très dense, les contacts visuels sont peu fréquents. Chez d'autres espèces cependant, des études ont montré la stabilité de la signature individuelle sur plusieurs années (Kirschel, 2011). L'auteur affirmait que sur une courte période, il est possible de suivre les individus uniquement par le chant. La période sur laquelle s'étend notre étude est relativement courte, ce qui rend possible notre hypothèse. Par ailleurs, les résultats que l'on obtient sont favorables à une telle hypothèse : retrouver des individus avec la même signature vocale dans le même territoire tout au long de l'année conforte l'hypothèse d'une signature stable dans le temps. C'est bien ce que l'on observe suite à nos analyses acoustiques sur le lek B2 notamment.

Nos résultats confirment ainsi qu'il est possible et même plus complet de suivre une population en utilisant la bioacoustique. Pour beaucoup d'espèces l'observation visuelle est compliquée, à cause d'un milieu fermé ou d'un mode de vie nocturne. Dans ces cas-là les données acoustiques sont souvent plus fournies et plus complètes (Kirschel, 2011). La signature individuelle, étudiées chez de plus en plus d'espèce, représente un bon outil de suivi des populations (Mennill, 2011).

### ***Une composition stable mais différents modèles de leks***

Sur les trois leks étudiés, deux montrent une plus grande stabilité de la composition des individus d'une période d'enregistrement à l'autre, avec plus de 70% des résidents qui restent dans le lek. Pour l'un d'entre eux, ce sont les mêmes individus que l'on retrouve tout au long de l'année. Ces résultats sont en cohérence avec ce que l'on trouve chez les espèces se regroupant en lek lors de la saison de reproduction. Chez ces espèces, les individus reviennent d'une saison à l'autre dans le même lek (Lill, 1976 ; Stiles et Wolf, 1979 ; Hovi et al., 1996 ; Höglund et Alatalo, 2014). En revanche, le troisième lek présente une composition qui évolue au cours du temps. Ainsi pour le lek B1, seuls 3 individus présents à la dernière période d'enregistrement l'étaient également à la première. Tous les autres sont arrivés au cours de l'année. Le turn-over entre chaque période d'enregistrement est élevé, aux alentours de 40% pour le lek B1. Lors des enregistrements, ce lek montrait des signes d'instabilité. Un individu notamment a vu ses vocalisations se dégrader tout au long de la saison, avec un chant de plus faible intensité et une « voix cassée ». Cette individu se trouve au centre du lek, où il a été montré chez d'autres espèces qu'il s'agit de territoires convoités (Rintamäki et al., 2001). Cette position privilégiée appartient généralement à des mâles dominants (Stiles et Wolf, 1979). La hiérarchie du système sociale s'est ainsi retrouvée bouleversée, permettant à de nouveaux individus de venir prendre un territoire dans le lek. L'individu en difficulté, lui, s'est fait écarter progressivement par les autres individus du lek, et a pu être la cause de l'instabilité de la place de chant toute entière. Cela prouve également le coût énergétique pour les individus de défendre leur place dans le lek. A la moindre défaillance, ils sont remplacés par des mâles plus performants. Une autre explication du niveau de turn-over élevé dans le lek B1 peut être une plus forte mortalité des premiers résidents dans ce lek. La mortalité des individus est en effet la cause la plus évidente de la rotation des individus dans les leks en général (Bradbury, 1989 in Duraes et al., 2008). L'arrivée d'un nombre de nouveaux individus plus conséquent pour ce lek peut être due à la qualité du lek. Ainsi il a été montré que les leks de plus grande taille attirent plus les mâles (Jiguet et Bretagnolle, 2006). Le lek B1 possède quelques individus de plus que les autres, mais sans marquer une grande différence. En revanche, il existe un paramètre que l'on n'a pas mesuré dans cette étude mais qui influence l'arrivée de nouveaux individus : le succès du lek par rapport aux femelles (Duraes et al., 2008). Il est en effet possible que le lek B1 attire plus de femelles que les autres places de chant étudiées, permettant aux mâles d'avoir plus de succès d'accouplement. Les mâles cherchant à s'installer vont ainsi privilégier ce lek, causant un turn-over plus important.



### ***Peu de migration pour les résidents des leks***

Nous avons étudié la position des individus d'un lek à trois périodes de l'année. Comme pour l'évolution de la composition, il existe une variabilité entre les leks, mais également au sein d'un lek. Le lek B2 par exemple montre une très grande stabilité des territoires individuels ; à chacun des trois moments de l'année, les individus sont enregistrés au même endroit. En revanche, les territoires des leks B1 et D1 sont beaucoup moins stables, et l'on a observé plus de déplacements que ce que l'on attendait. Plusieurs individus sont retrouvés à des postes différents du lek d'un enregistrement à l'autre. L'instabilité de ces deux leks peut également s'expliquer par le turn-over plus important pour ceux-ci. Le départ d'individus remet en jeu des territoires, et des nouveaux arrivants arrivent plus facilement. Les frontières sont à redéfinir avec les étrangers, et tout le lek se trouve perturbé. Pour la plupart cependant, les individus se retrouvent dans la même partie du lek d'une session à l'autre.

Plusieurs études ont montrés que les territoires centraux sont généralement plus stables, et souvent de taille plus réduite (Stiles et Wolf, 1979 ; Hoglund et Alatalo, 2014). Ce n'est pas ce que nous avons observé dans notre étude. La distance parcourue par les individus entre deux sessions d'enregistrement ne diffère pas selon que l'individu est au centre ou en périphérie. Il ne faut cependant pas croire que les observations de Stiles et Wolf ne s'appliquent pas aux leks de *Lipaugus*. En effet, dans notre étude nous ne prenons qu'un seul poste de chant par individu et par session. Seulement, les mâles ont généralement plusieurs postes de chants dans leur territoire, comme nous l'avons montré avec la triangulation. Ainsi des différences entre les territoires centraux et périphériques peuvent réellement exister chez le *Lipaugus* ; cela pourrait se traduire par des postes de chants plus espacés pour les individus en périphérie, ou encore plus de postes chez ces mâles.

Un autre phénomène que nous n'avons pas observé chez le *Lipaugus* mais que l'on retrouve chez d'autres espèces : les tendances de déplacement. Plusieurs études montrent que les changements de territoire se font généralement de la périphérie vers le centre (Stiles et Wolf, 1979 ; Hoglund et Alatalo, 2014). En effet, les territoires centraux sont ceux des dominants, et pourrait ainsi être les plus convoités. Chez le *Lipaugus*, une première étude montrait une relation entre les vocalisations et la position dans le lek : les mâles situés au centre réalisent plus de chants complets, et en s'éloignant du centre les chants se limitent de plus en plus aux syllabes introductives, les *roo-roo* plus graves (Sèbe, 2011). Ces observations laissent entendre qu'il existe bien une hiérarchie dans les leks de *Lipaugus*, avec les dominants au centre. Ainsi nous nous attendions à avoir les mêmes tendances de d'orientation des déplacements dans notre étude. Le même problème que celui soulevé précédemment pourrait être une cause de cette absence de tendance : l'absence de délimitation des

territoires. En n'ayant qu'un seul poste par individu à chaque session, on perd de l'information sur les territoires et leur évolution au cours du temps.

### ***Répartition des postes de chant au sein d'un territoire de *Lipaugus****

La triangulation nous a permis de suivre un individu sur son territoire pendant six mois, de juillet à décembre 2011. L'oiseau a ainsi été localisé à chacune de ses vocalisations, nous permettant d'identifier les postes de chants. L'individu suivi ne semble pas avoir de poste préférentiel dans son territoire, il n'y a pas d'organisation particulière des postes de chant, comme Duraes l'avait observé chez une autre espèce tropicale (Durães, 2009). Ses positions successives couvrent une certaine surface, qui pourrait être la taille du territoire de l'individu. D'après de précédentes études, l'aire occupée par les mâles *Lipaugus* dans un lek est d'environ 75 m par 35 m (Snow, 1961). Cela équivaut à une surface de 2625 m<sup>2</sup>, et chaque territoire est distant de 40 à 60 mètres. La surface moyenne couverte par les postes de chant que nous avons identifiés atteint à peine les 200 m<sup>2</sup>, soit dix fois moins que ce que l'on trouve dans la littérature. Lorsque nous avons pu localiser deux individus, ils étaient cependant bien distants d'environ 40 à 50 mètres. On peut expliquer cette différence de taille de territoire de plusieurs façons. Tout d'abord, les micros ont été disposés au centre du lek B1. Les territoires centraux sont généralement plus petit, encerclés par les autres individus (Stiles et Wolf, 1979 ; Høglund et Alatalo, 2014). Par ailleurs, la durée des enregistrements n'est qu'un petit échantillon de l'activité des *Lipaugus*, qui chantent du matin au soir. Ainsi il est possible que l'on ait enregistré l'oiseau uniquement dans une partie de son territoire, et qu'il occupe le reste de sa surface à d'autres heures de la journée. Cette hypothèse semble peu probable : en effet, on a retrouvé l'oiseau à la même place chaque mois. S'il occupait un territoire plus grand, il y aurait eu de grandes chances de couvrir d'autres parties de celui-ci à chaque mois. Une deuxième hypothèse serait l'imprécision de la triangulation. Cette méthode est très précise lorsque la source du son se trouve dans le cercle des micros. Cependant, dès que le son provient de l'extérieur du cercle, l'erreur grandit considérablement (Huetz et Aubin, 2012). La direction de l'émetteur est relativement précise, mais la distance de la source n'est pas assez fiable. Ainsi, il est possible d'avoir une différence entre la localisation réelle et celle calculée de plusieurs mètres, voir dizaines de mètres. Cette erreur est probablement beaucoup plus importante dans un milieu dense comme la forêt tropicale. Le son y est sensiblement altéré par la végétation du fait de divers phénomènes physiques, notamment l'absorption (Forrest, 1994). L'erreur peut également être liée à la position de l'émetteur, et la direction dans laquelle il chante.

Pour suivre avec précision un individu sur son territoire en utilisant la triangulation, il faudrait que le dispositif contienne l'ensemble de la zone à couvrir. Dans notre cas, cela signifie que la disposition optimale des micros aurait sans doute été d'encercler le territoire à étudié, avec un micro

en son centre. Seulement dans un milieu tel que celui auquel nous étions confrontés dans cette étude, il est presque impossible de poser un tel dispositif à cette échelle. En effet, en forêt tropicale, la végétation est très dense, ce qui rend difficile l'apport du matériel d'enregistrement, la disposition des câbles, et surtout le calcul des distances entre les micros. Cependant de tels dispositifs ont déjà été mis en place par certains chercheurs, avec des micros espacés en moyenne de 75 mètres les uns des autres pour couvrir une large surface (Mennill et Vehrencamp, 2008). Avec les progrès techniques, notamment les systèmes sans fils, ces systèmes peuvent être déployés plus facilement (Collier et al., 2010).

Entre autres résultats, les postes de chants nous donnent des indications sur la façon dont le mâle occupe son territoire. Pour les espèces territoriales, il existe généralement deux types de communication : au cœur de son territoire, pour le défendre ou communiquer avec un partenaire, ou plus en périphérie pour un contact plus efficace avec ses voisins (Delgado, 2008). Généralement, la localisation des postes de chants de ces espèces traduisent un compromis entre ces deux comportements (Cerasoli et Penteriani, 1996 ; Delgado, 2008). Nos résultats semblent montrer plus de gros postes de chants au centre du territoire, et des plus petits plus excentrés. On peut donc supposer que l'objectif principal du mâle *Lipaugus* est de montrer sa présence dans son territoire en chantant en son centre. Il ne fait ensuite que de brèves interventions aux frontières pour communiquer avec ses voisins ou redéfinir les limites de son territoire. Ces résultats pourraient être mis en relation avec les interactions entre les individus, afin de remettre l'individu dans son contexte de réseau.

## Conclusion

Le Piauhau hurleur est un oiseau commun de la forêt tropicale qui a développé un chant simple. Nos analyses nous ont permis de montrer l'existence d'une signature individuelle dans les vocalisations de cette espèce. Cette signature a pu être définie sur la base de paramètres fréquentiels très simples et facilement mesurables. En supposant que cette signature reste stable, au moins sur une courte période, nous avons pu suivre la dynamique spatiale et temporelle des leks de *Lipaugus vociferans*. Les enregistrements effectués à trois périodes de l'année sur les leks étudiés ont permis de recenser les individus, et de voir l'évolution de la composition du lek au cours du temps. Celle-ci est stable, avec un turn-over relativement faible sur six mois, mais plus important sur l'année entière pour certains leks. La fidélité des individus à leur place de chant est un signe de la stabilité du lek ; en revanche lorsque le turn-over est important, le lek connaît plus de perturbations. Ainsi, les résidents semblent changer plus souvent de territoires lorsque la composition du lek est instable.

La triangulation nous a permis de suivre un individu sur son territoire pendant six mois. Les postes de chant de cet individu ont été repérés et localisés. Il semblerait que le mâle *Lipaugus* privilégie les postes centraux, avec plus de chants et une durée de vocalisation plus longue pour ces postes-là.

La méthode de triangulation pourrait être utilisée à plus grande échelle, pour couvrir plusieurs territoires, voir le lek entier, et étudier les interactions entre les résidents du lek. Une étude plus approfondie des réseaux de communication chez cette espèce serait ainsi envisageable. Il serait possible d'expliquer la position des postes de chants d'un individu en fonction du contexte social et environnemental, en prenant en compte l'activité vocale et le comportement de ses voisins. Les résultats obtenus pourront ainsi permettre de mieux comprendre l'organisation spatiale des leks de cette espèce tropicale.

## Liste des références bibliographiques

- Bradbury JW, Vehrencamp SL, Gibson RM** (1989a). Dispersion of displaying male sage grouse. I. Patterns of temporal variation. *Behav Ecol Sociobiol* 24:1-14.
- Burt, J. M., & Vehrencamp, S. L.** (2005). Dawn chorus as an interactive communication network. *Animal communication networks*, 320-343.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. B.** 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*
- Cerasoli, M., & PENTERIANI, V.** (1996). Common Buzzards (*Buteo Buteo*) In Central Italy. *J. Raptor Res*, 30(3), 130-135.
- Collier, T. C., Kirschel, A. N., & Taylor, C. E.** (2010). Acoustic localization of antbirds in a Mexican rainforest using a wireless sensor network. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 128(1), 182-189.
- Dawson, D. K., & Efford, M. G.** (2009). Bird population density estimated from acoustic signals. *Journal of Applied Ecology*, 46(6), 1201-1209.
- Delgado, M. D. M., & Penteriani, V.** (2007). Vocal behaviour and neighbour spatial arrangement during vocal displays in eagle owls (*Bubo bubo*). *Journal of Zoology*, 271(1), 3-10.
- Durães, R.** (2009). Lek structure and male display repertoire of blue-crowned manakins in eastern Ecuador. *The Condor*, 111(3), 453-461.
- Durães, R., Loiselle, B. A., & Blake, J. G.** (2008). Spatial and temporal dynamics at manakin leks: reconciling lek traditionality with male turnover. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(12), 1947-1957.
- Érard, C.** (1982), Le nid et la ponte de *Lipaugus vociferans*, Cotingidé, et de *Grallaria varia*, Formicariidé. *Alauda* 50: 311-313.
- Falls, J. B.** (1982). Individual recognition by sounds in birds. *Acoustic communication in birds*, 2, 237-278.
- Fitzsimmons, L. P., Barker, N. K., & Mennill, D. J.** (2011). Further analysis supports the conclusion that the songs of Screaming Pihas are individually distinctive and bear a lek signature. *The Auk*, 128(4), 790-792
- Fitzsimmons, L. P., Barker, N. K., & Mennill, D. J.** (2008). Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *The Auk*, 125(4), 908-914.
- Fitzsimmons, L. P., Foote, J. R., Ratcliffe, L. M., & Mennill, D. J.** (2008). Frequency matching, overlapping and movement behaviour in diurnal countersinging interactions of black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, 75(6), 1913-1920.
- Forrest, T. G.** (1994). From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34(6), 644-654.

**Höglund, J., & Alatalo, R. V.** (2014). *Leks*. Princeton University Press.

**Hovi, M., Alatalo, R. V., Höglund, J., & Lundberg, A.** (1996). Traditionality of black grouse *Tetrao tetrix* leks. *Ornis Fennica*, 73(3), 119-123.

**Huetz, C., & Aubin, T.** (2012). Bioacoustics approaches to locate and identify animals in terrestrial environments. Sensors for ecology, towards integrated knowledge of ecosystems. JJ Le Galliard, JM Guarini, F. Gaill (eds.). CNRS, Paris, 83-96.

**Jiguet, F., & Bretagnolle, V.** (2006). Manipulating lek size and composition using decoys: an experimental investigation of lek evolution models. *The American Naturalist*, 168(6), 758-768.

**Kirschel, A. N., Cody, M. L., Harlow, Z. T., Promponas, V. J., Vallejo, E. E., & Taylor, C. E.** (2011). Territorial dynamics of Mexican Ant-thrushes *Formicarius moniliger* revealed by individual recognition of their songs. *Ibis*, 153(2), 255-268.

**Kroodtsma, D.** (2011). Neither individually distinctive songs nor “lek signatures” are demonstrated in suboscine Screaming Pihas. *The Auk*, 128(4), 789-790.

**Kroodtsma, D. E.** (1984). Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. *The Auk*, 13-24.

**Lloyd, L.** (1867). *Game Birds and Wild Fowl of Sweden and Norway*. London: Frederick Warne.

**Mathevon N., Dabelsteen T. et Blumenrath S.H.** (2005). Are high perches in the blackcap *Sylvia atricapilla* song or listening posts? A sound transmission study. *J Acoust Soc Am* 117: 442-449.

**McGregor, P. K. (Ed.).** (2005). *Animal communication networks*. Cambridge University Press.

**McGregor, P. K., Dabelsteen, T., Clark, C. W., Bower, J. L., & Holland, J.** (1997). Accuracy of a passive acoustic location system: empirical studies in terrestrial habitats. *Ethology Ecology & Evolution*, 9(3), 269-286.

**Mennill, D. J.** (2011). Individual distinctiveness in avian vocalizations and the spatial monitoring of behaviour. *Ibis*, 153(2), 235-238.

**Mennill, D. J., & Vehrencamp, S. L.** (2008). Context-dependent functions of avian duets revealed by microphone-array recordings and multispeaker playback. *Current Biology*, 18(17), 1314-1319.

**Nemeth, E.** (2004). Measuring the sound pressure level of the song of the Screaming Piha *Lipaugus vociferans*: One of the loudest birds in the world?. *Bioacoustics*, 14(3), 225-228.

**Patricelli, G. L., Dantzker, M. S., & Bradbury, J. W.** (2008). Acoustic directionality of red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) song relates to amplitude and singing behaviours. *Animal behaviour*, 76(4), 1389-1401.

**Rintamäki, P. T., Höglund, J., Alatalo, R. V., & Lundberg, A.** (2001, January). Correlates of male mating success on black grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 99-109). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

**Scherrer, B.** (1984). *Biostatistique*. Chicoutimi, Québec: G. Morin, 1984.

**Sèbe, F.** (2011). Vocal Communication in a Lek : Organisation of the vocal exchanges in an amazonian bird: the Screaming Piha. XXIII International Bioacoustics Congress, La Rochelle.

**Sèbe, F.** (2007). Mise en place de la reconnaissance acoustique mère-jeune et identification des caractéristiques de la signature vocale individuelle chez les ovins.

**Sèbe, F.** (2001). Stratégie de codage de la signature individuelle chez un oiseau de forêt tropicale.

**Sueur, J., Aubin, T., Simonis, C.** (2008). Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, 18, pp. 213–226

**Snow, B.** 1961. Notes on the behavior of three Cotingidae. *Auk* 78: 153-157.

**Snow, B. K.** (1974). Lek behaviour and breeding of Guy's hermit hummingbird *Phaethornis guy*. *Ibis*, 116(3), 278-297.

**Snow, D.** (1982). *The Cotingas*. Cornell University Print. Ithaca, New York, USA.

**Stiles, F. G., & Wolf, L. L.** (1979). Ecology and evolution of lek mating behavior in the long-tailed hermit hummingbird. *Ornithological monographs*, iii-78.

**Stutchbury, B. J., & Morton, E. S.** (2001). *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press.

**Tello, J. G.** 2003. Frugivores at a fruiting *Ficus* in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 19: 717-721.

**Terry, A. M. R., McGregor, P. K., & Peake, T. M.** (2001). A comparison of some techniques used to assess vocal individuality. *Bioacoustics*, 11(3), 169-188.

**Wiley R.H. et Richards D.G.** (1978). Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav Ecol Sociobiol* 3: 69-94.

**Wilson, D. R., Battiston, M., Brzustowski, J., & Mennill, D. J.** (2014). Sound Finder: a new software approach for localizing animals recorded with a microphone array. *Bioacoustics*, 23(2), 99-112.

## Annexes

**A. Utilisation de Matlab pour extraire les vocalisations dans les enregistrements**

Pour la réaliser la triangulation, il a tout d'abord fallu extraire les signaux auxquels nous nous intéressons parmi les heures d'enregistrement. Maxime Sainlot a développé un algorithme sur le logiciel Matlab pour automatiser cette tâche. Tout d'abord le programme détecte les pics d'énergie produit par les signaux de Piauhau hurleur.

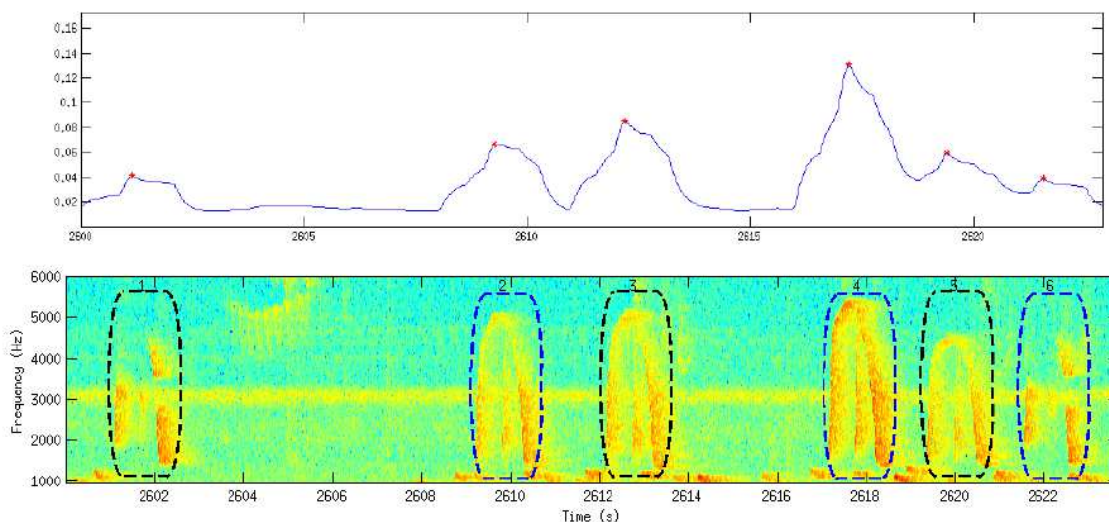


Figure 30: Détection des signaux de Piauhau hurleur dans les enregistrements de triangulation, basé sur la détection des pics d'énergie

Une fois les vocalisations localisées, une étape de traitement est nécessaire pour obtenir les contours du signal uniquement, dans le but de mesurer les paramètres fréquentiels et temporels nécessaires à l'identification de l'individu.

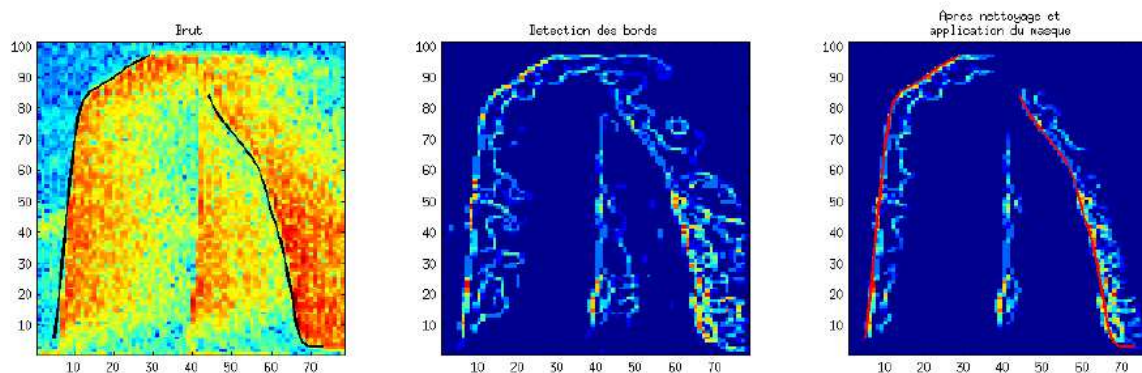


Figure 31: Traitement des signaux: seul le contour du sonagramme est retenu.



## B. Résultats des corrélations de spectrogrammes du lek B1

Voici les tables de corrélation ayant permis de voir l'évolution de la composition et de la position des individus dans le lek B1.

Tableau 14: Table de corrélation entre les individus présents à la période a et les individus présents à la période b

	B1Aa	B1Ba	B1Ea	B1Ga	B1Ha	B1Ia	B1Ja	B1Ka
B1Ab	0,556	0,447	0,399	0,395	0,462	0,669	0,555	0,454
B1Db	0,699	0,500	0,315	0,452	0,405	0,568	0,563	0,384
B1Eb	0,596	0,426	0,372	0,400	0,384	0,588	0,546	0,388
B1Gb	0,524	0,392	0,327	0,718	0,392	0,417	0,361	0,493
B1Hb	0,516	0,411	0,436	0,638	0,474	0,467	0,341	0,555
B1Jb	0,452	0,490	0,438	0,374	0,316	0,562	0,700	0,361
B1Kb	0,545	0,546	0,416	0,537	0,506	0,458	0,342	0,608
B1Lb	0,606	0,472	0,334	0,461	0,333	0,703	0,497	0,406
B1Mb	0,546	0,471	0,336	0,557	0,430	0,593	0,416	0,489

Tableau 15: Table de corrélation entre les individus présents à la période b et les individus présents à la période c

	B1Ac	B1Bc	B1Cc	B1Dc	B1Ec	B1Fc	B1Gc	B1Hc	B1Ic	B1Jc	B1Kc
B1Ab	0,705	0,547	0,466	0,612	0,499	0,564	0,468	0,481	0,630	0,547	0,498
B1Db	0,589	0,607	0,523	0,550	0,531	0,521	0,493	0,500	0,475	0,594	0,426
B1Eb	0,620	0,709	0,508	0,642	0,623	0,525	0,450	0,466	0,446	0,561	0,406
B1Gb	0,436	0,400	0,509	0,403	0,404	0,379	0,548	0,446	0,386	0,450	0,609
B1Hb	0,441	0,403	0,675	0,407	0,392	0,342	0,541	0,508	0,474	0,418	0,618
B1Jb	0,578	0,565	0,402	0,534	0,484	0,751	0,540	0,568	0,460	0,657	0,393
B1Kb	0,441	0,382	0,541	0,406	0,398	0,376	0,464	0,436	0,478	0,434	0,639
B1Lb	0,586	0,406	0,337	0,443	0,447	0,441	0,348	0,368	0,723	0,524	0,396
B1Mb	0,476	0,529	0,653	0,454	0,448	0,417	0,554	0,539	0,454	0,504	0,526

### C. Résultats des corrélations de spectrogrammes du lek D1

Voici les tables de corrélation ayant permis de voir l'évolution de la composition et de la position des individus dans le lek D1.

Tableau 16: Table de corrélation entre les individus présents à la période a et les individus présents à la période b

	D1Aa	D1Ba	D1Ca	D1Da	D1Ea	D1Fa	D1Ga	D1Ha	D1Ia	D1Ja
D1Ab	0,359	0,315	0,307	0,393	0,475	0,507	0,514	0,393	0,363	0,427
D1Cb	0,507	0,470	0,635	0,462	0,432	0,510	0,480	0,419	0,478	0,438
D1Db	0,573	0,806	0,512	0,512	0,561	0,483	0,433	0,464	0,552	0,408
D1Eb	0,499	0,769	0,515	0,499	0,543	0,441	0,390	0,501	0,555	0,403
D1Fb	0,499	0,367	0,363	0,387	0,354	0,677	0,766	0,436	0,351	0,441
D1Gb	0,580	0,661	0,460	0,502	0,572	0,503	0,457	0,431	0,559	0,469
D1Hb	0,396	0,494	0,417	0,374	0,427	0,434	0,412	0,715	0,353	0,462
D1Jb	0,440	0,410	0,391	0,411	0,390	0,446	0,407	0,517	0,454	0,621
D1Kb	0,751	0,532	0,544	0,478	0,478	0,540	0,516	0,450	0,533	0,544

Tableau 17: Table de corrélation entre les individus présents à la période b et les individus présents à la période c

	D1Bc	D1Cc	D1Dc	D1DDc	D1Ec	D1Gc	D1Jc	D1Kc
D1Ab	0,424	0,413	0,322	0,368	0,383	0,455	0,481	0,388
D1Cb	0,453	0,538	0,501	0,509	0,452	0,428	0,515	0,569
D1Db	0,477	0,469	0,720	0,740	0,476	0,613	0,424	0,555
D1Eb	0,454	0,448	0,709	0,675	0,504	0,559	0,419	0,548
D1Fb	0,401	0,557	0,383	0,404	0,417	0,417	0,612	0,479
D1Gb	0,541	0,479	0,648	0,690	0,540	0,714	0,460	0,516
D1Hb	0,373	0,393	0,472	0,516	0,615	0,470	0,459	0,452
D1Jb	0,427	0,319	0,422	0,468	0,517	0,419	0,457	0,445
D1Kb	0,513	0,522	0,545	0,550	0,479	0,549	0,506	0,679