Thèse 2023-2026

Ecole Doctorale Environnement Sante Université de Bourgogne Franche Comté

Laboratoire Biogéosciences

**L'urbanisation impacte-t-elle la compétition interspécifique ?**

**Réponses acoustiques et comportementales chez la mésange bleue et la mésange charbonnière**

**Résumé**

Comprendre les mécanismes de la coexistence entre espèces est non seulement un des fondements de l’Ecologie mais est aussi devenu un enjeux sociétal majeur en raison de l’accélération du déclin de la biodiversité à l’Anthropocène. Alors que l’avènement récent de l’Ecologie urbaine met en lumière l’effet des nouvelles contraintes anthropiques au niveau de la composition et de la structuration des communautés ou encore de la dynamique des populations et des caractéristiques individuelles, la prise en compte des mécanismes comportementaux de la coexistence entre espèces proches écologiquement est un aspect encore négligé de la discipline et qui doit être exploré. De façon inédite, cette thèse évaluera spécifiquement l’impact de la pollution acoustique due aux activités anthropiques urbaines sur la compétition entre la mésange charbonnière (*Parus major*) et la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) et les répercussions que cela engendre sur la communication (le chant) et les réponses territoriales chez ces deux espèces. La thèse visera à i) tester les caractéristiques du chant des deux espèces le long de gradients d’urbanisation et de compétition interspécifique en France, ii) déterminer l’effet de ces changements de la communication sur les réponses territoriales et iii) aborder le(s) processus de variations du chant en estimant l’héritabilité de ce trait. Ainsi, cette étude empirique de terrain testera l’effet de la pollution acoustique sur les mécanismes fins de la coexistence, aspect novateur de l’Ecologie urbaine.

**Contexte**

Dans le contexte actuel de changements environnementaux globaux, comprendre les mécanismes qui permettent aux espèces de coexister est devenu un enjeu scientifique et sociétal majeur (Parmesan, 2006; Van der Putten, 2012). L’étude de la coexistence entre espèces prend racine dans les débuts de l'écologie moderne (Gause, 1934; Lotka, 1932; Volterra, 1926), et s’est concentrée ces dernières décennies sur l'identification des conditions dans lesquelles la coexistence peut s’opérer (Chesson, 2000; Tilman, 1982). Ainsi, la compétition interspécifique a été identifiée comme un agent d’évolution puissant (Grant, 1972; Losos, 2009), particulièrement entre les espèces écologiquement proches qui partagent des caractéristiques communes (morphologie, comportements et ressources ; Violle et al., 2011). De manière schématique, si la compétition interspécifique est supérieure à la compétition intraspécifique, deux issues sont possibles : l’exclusion de l’espèce dominée (Gause, 1934; Lotka, 1932; Volterra, 1926), ou alors une « réponse » des espèces par plasticité phénotypique (Pfennig & Pfennig, 2012) ou par adaptation génétique (Brown & Wilson, 1956; Grant, 1972; Schluter, 2000). L’évolution phénotypique en réponse à la compétition interspécifique est au centre de la recherche sur la coexistence avec notamment le concept de déplacement de caractères (Brown & Wilson, 1956; Grant, 1972; Schluter, 2000; Stuart & Losos, 2013). Ce processus évolutif s’exprime par un changement sur des traits (écologique ou reproducteur) minimisant la compétition interspécifique via le partitionnement de la niche écologique entre les espèces en compétition, et induisant une coexistence stable entre elles (Brown & Wilson, 1956; C. M. Dufour et al., 2019, 2020; C. M. S. Dufour et al., 2017; Grant, 1972; Pfennig & Pfennig, 2012; Schluter, 2000)

Les changements anthropiques actuels (ex. changement climatique, fragmentation des habitats, urbanisation) remodèlent les contraintes environnementales exercées sur les organismes et la composition des communautés. Alors que l’effet des nouvelles contraintes anthropiques est intensément étudié au niveau de la composition et de la structuration des communautés ou encore de la dynamique des populations et des caractéristiques individuelles (donnant naissance à des disciplines nouvelles en Ecologie telle que l’Ecologie urbaine), l’effet de ces pressions anthropiques sur la compétition interspécifique et donc les mécanismes fins de la coexistence entre espèces proches écologiquement est un aspect encore négligé. Pourtant les conditions imposées par l’anthropisation de l’environnement peuvent exacerber, voire au contraire réduire, la compétition entre espèces. Ceci est particulièrement envisageable dans le contexte d’urbanisation.

La prise en compte des mécanismes comportementaux de la coexistence entre espèces proches écologiquement est un axe original de l’écologie urbaine. De façon inédite, cette thèse visera spécifiquement à évaluer l’impact de la pollution acoustique due aux activités anthropiques urbaines (trafic routier et autres activités bruyantes) sur la compétition entre la mésange charbonnière (*Parus major*) et la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) et les répercussions que cela engendre sur la communication (le chant) et les réponses comportementales (territoriales par exemple) chez ces deux espèces.

L’étude de la compétition entre la mésange bleue et la mésange charbonnière a joué un rôle important dans la compréhension des mécanismes de coexistence (Dhondt, 2012). Ces deux passereaux — proches écologiquement, territoriaux et présents en sympatrie à travers l’Europe — entrent en compétition pour la nourriture et directement par interférence pour le site de nidification et par le biais des réponses agressives au chant entre espèces (Dhondt, 2012; Doutrelant, Leitao, et al., 2000; Møller et al., 2018; Torok & Toth, 1999).

Chez les oscines, le chant, contrairement au cri, a une structure longue, complexe et est principalement émis par les mâles (en zones tempérées) à des fins territoriales et pour la reproduction (Marler, 2004). La mésange bleue et la mésange charbonnière chantent dans des gammes de fréquences et des syntaxes similaires, entrainant une compétition acoustique (Doutrelant & Lambrechts, 2001). En réponse à cette compétition interspécifique, il a été montré un déplacement de caractère du chant (ajout de trilles) chez la mésange bleue, réduisant ainsi les comportements agressifs territoriaux de la mésange charbonnières (Doutrelant, Blondel, et al., 2000; Doutrelant, Leitao, et al., 2000). Ajouter à cela, l’urbanisation peut impacter le chant : les mésanges charbonnières chantent à des fréquences plus aigües en réponse à la pollution sonore en ville (Slabbekoorn & Peet, 2003)

Ainsi, les potentiels de réponses du chant des mésanges bleues et charbonnières à la fois à la pollution acoustique et à la compétition interspécifique, permet de tester l’effet de l’urbanisation sur les mécanismes de la coexistence entre ces espèces écologiquement proches. De plus, le comportement territorial des deux espèces de mésanges faces aux chants permet de déterminer les conséquences des variations observées du chant en termes d’intensité de la compétition interspécifique pour la ressource acoustique. Enfin, le chant est le résultat de l’interaction entre évolution culturelle et génétique et évolue donc plus rapidement qu’un trait non hérité culturellement (Feldman & Laland, 1996). Ainsi, les processus sous-jacents des variations du chant peuvent être testés à l’échelle de deux générations.

Deux études pilotes récentes ont livré des résultats très encourageants en témoignant de l’effet conjoint de l’urbanisation et du potentiel de compétition interspécifique sur certaines caractéristiques du chant des deux espèces de mésanges en Bourgogne-Franche-Comté. La thèse visera donc à i) affiner la caractérisation des chants en contexte d’urbanisation et de compétition interspécifique et tester la généralité de ces résultats en élargissant l’espace géographique de travail par l’étude de gradients d'urbanisation villes-forets et de pressions de compétitions interspécifiques, ii) déterminer l’effet de ces changements sur les réponses territoriales chez les deux espèces et iii) estimer les processus de variations du chant. Toutes les données de l’étude seront prises *in natura*.

*- Axe 1 : étude du lien variabilité des chants et gradients de pollution acoustique et de compétition interspécifique*

Les chants de mésanges bleues et charbonnières seront enregistrés puis analysés afin d’appréhender la variabilité (intra-individuelle, inter-individuelle et inter-populationnelle) de ce trait le long de gradients de pollution acoustique ville-forêt et de densités relatives mésanges bleues/charbonnières en visant 6 réplicas de couples villes/forêts en France. Une approche d’analyse originale de description et de quantification du chant, considérant les 3 dimensions (fréquences, amplitude et temps) sera développée.

*- Axe 2 : étude de l’impact des changements du chant sur la réponse territoriale*

Le second volet induira le déploiement d'expériences comportementales de « play-back » de chant le long des gradients d’urbanisation et de compétition afin de caractériser les comportements territoriaux de la mésange bleue et de la mésange charbonnière en réponse aux différentes caractéristiques des chants. Cette expérience permettra de déterminer l’impact des changements des chants sur la réponse territoriale entre les deux espèces. L’élaboration des playbacks pourra inclure des chants modifiés artificiellement.

*- Axe 3 : étude préliminaire des mécanismes à l'origine des variations du chant*

L’étude de l’héritabilité du chant sera abordée en comparant le chant connu de parents (enregistrement année n) avec le chant de leurs descendants (année n+1). Pour cela, les parents et leurs poussins (année n) seront identifiés (bagués) et caractérisés (mesures morphologiques) au nichoir à Dijon et en forêt d’Auxonne (n=600 nichoirs suivis depuis 2012). L’année suivante, les chants des individus bagués poussins seront enregistrés pour comparer leur chant à ceux de leurs parents.

L’articulation des différents aspects de cette thèse (comportement, bioacoustique, morphologie) sera assurée par la complémentarité de l’équipe : Dr Claire Dufour, Pr. Bruno Faivre et Dr. Paul Alibert du laboratoire Biogéosciences (Dijon), Dr. Claire Doutrelant du laboratoire CEFE (Montpellier) et Dr. Thierry Lengagne du laboratoire LEHNA (Lyon).

**Références**

Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character displacement. *Systematic Zoology*, *5*(2), 49–64.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *31*(2000), 343–358. http://www.jstor.org/stable/10.2307/221736

Dhondt, A. (2012). *Interspecific competition in birds* (Professor T.R. Birkhead FRS, Ed.). Oxford University Press.

Doutrelant, C., Blondel, J., Perret, P., & Lambrechts, M. M. (2000). Blue Tit song repertoire size , male quality and interspecific competition. *Journal of Avian Biology*, *31*(3), 360–366.

Doutrelant, C., & Lambrechts, M. M. (2001). Macrogeographic variation in song - A test of competition and habitat effects in blue tits. *Ethology*, *107*(6), 533–544. https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00688.x

Doutrelant, C., Leitao, A., Otter, K., & Lambrechts, M. M. (2000). Effect of blue tit song syntax on great tit territorial responsiveness - shift hypothesis test of the character an experimental. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *48*(2), 119–124.

Dufour, C. M., Clark, D., Herrel, A., & Losos, J. B. (2020). Recent biological invasion shapes species recognition and aggressive behavior in a native species: a behavioral experiment using robots in the field. Accepted in Journal of Animal Ecology. *Journal of Animal Ecology*. https://doi.org/doi.org/10.1111/1365-2656.13223

Dufour, C. M., Pillay, N., Avenant, N., Watson, J., Loire, E., & Ganem, G. (2019). Habitat characteristics and species interference influence space use and nest-site occupancy: implications for social variation in two sister species. *Oikos*, *128*(April 2019), 503–516. https://doi.org/10.1111/oik.05357

Dufour, C. M. S., Herrel, A., & Losos, J. (2017). Ecological character displacement between a native and an introduced species: the invasion of *Anolis cristatellus* in Dominica. *Biological Journal of the Linnean Society*, *123*(1), 43–54.

Feldman, M. W., & Laland, K. N. (1996). Gene-culture coevolutionary theory. *Trends in Ecology & Evolution*, *5347*(96), 453–457.

Gause, G. (1934). The struggle for existence. *Soil Science*. http://journals.lww.com/soilsci/Abstract/1936/02000/The\_Struggle\_for\_Existence.18.aspx

Grant, P. R. (1972). Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society*, *4*(March), 39–68.

Losos, J. B. (2009). *Lizards in an evolutionary tree: Ecology and adaptive radiation of Anoles* (Univ of Ca). Univ of California Press.

Lotka, A. J. (1932). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, *22*, 461– 469.

Marler, P. (2004). Bird Calls: their potential for behavioral neurobiology. *Annals of the New York Academy of Science*, *3*(1016), 31–44.

Møller, A. P., Balbontín, J., Dhondt, A. A., Remeš, V., Adriaensen, F., Biard, C., Camprodon, J., Cichoń, M., Doligez, B., Dubiec, A., Eens, M., Eeva, T., Goodenough, A. E., Gosler, A. G., Gustafsson, L., Heeb, P., Hinsley, S. A., Jacob, S., Juškaitis, R., … Lambrechts, M. M. (2018). Effects of interspecific coexistence on laying date and clutch size in two closely related species of hole-nesting birds. *Journal of Animal Ecology*, *August*, 1738–1748. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12896

Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*(1), 637–669. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100

Pfennig, D. W., & Pfennig, K. S. (2012). *Evolution’s wedge competition and the origins of diversity* (University).

Schluter, D. (2000). *The Ecology of Adaptive Radiation* (Oxford Uni).

Slabbekoorn, H., & Peet, M. (2003). Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*, *424*(6946), 267. https://doi.org/10.1038/424267a

Stuart, Y. E., & Losos, J. B. (2013). Ecological character displacement: glass half full or half empty? *Trends in Ecology & Evolution*, *28*(7), 402–408. https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.02.014

Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure.* Princeton University Press.

Torok, J., & Toth, L. (1999). Asymmetric competition between two tit species: A reciprocal removal experiment. *Journal of Animal Ecology*, *68*(2), Full.

Van der Putten, W. H. (2012). Climate change, aboveground-belowground interactions, and species’ range shifts. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *43*(1), 365–383. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160423

Violle, C., Nemergut, D. R., Pu, Z., & Jiang, L. (2011). Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, *14*(8), 782–787. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x

Volterra, V. (1926). Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. *R.N. Chapman, Animal Ecology. McGraw Hill, New York*.

**Connaissances et compétences requises**

Le/la candidat.e devra avoir un fort attrait pour les questionnements d’écologie évolutive, particulièrement les concepts d’écologie comportementale, et les maîtriser.

Une maturité et une aptitude prononcée pour l’écologie de terrain sont requises (terrain sur 4 mois / an, impliquant des conditions pouvant être contraignantes avec la prise de sons et des expériences comportementales *in natura* en Bourgogne-Franche-Comté et au-delà).

Elle/Il devra aussi idéalement présenter des compétences en analyses statistiques et bioacoustiques (sur le logiciel R), ainsi qu’une bonne autonomie rédactionnelle.

**Concours de l’école doctorale ES- calendrier**

Candidature à envoyer (pdf) avant le **10 Mai 2023, 12h00** à [christelle.caillot@u-bourgogne.fr](mailto:christelle.caillot@u-bourgogne.fr) (en copie à [claire.dufour@u-bourgogne.fr](mailto:%20claire.dufour@u-bourgogne.fr))

<https://e2s.ubfc.fr/concours-2023-sujets-et-calendrier/> pour plus d’informations sur les modalités de candidature.

Auditions : **4-6 Juillet 2023** pour les candidat.e.s pré-selectionné.e.s

Contact : Dr Claire Dufour [claire.dufour@u-bourgogne.fr](mailto:claire.dufour@u-bourgogne.fr)