

ARTICLE ORIGINAL

Vocalisations du bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) : évolution des caractéristiques individuelles et régionales du chant (1982-1997)¹

par

C. KEULEN², B. PRAXAYSOMBATH³ et J.CI. RUWET⁴

SUMMARY : Reed Bunting vocalizations : individual and geographic variation of songs from 1982 to 1997

Individual and geographic variations are often present in *Emberizidae*' songs in European as in American species. A few studies have shown some individual recognition in Reed Bunting song. GAILLY (1982 a, b et c), for example, has studied the songs of Reed Buntings which are territorial in some Belgian or Dutch sites. His work pointed out the basis for an individual recognition and he supposed that a dialectal system existed in this species. The present study concerns a comparison of the repertoires of Reed Buntings which were territorial in the 80s with those of birds territorial on the same sites more than ten years later. So we have recorded and analysed the songs of 84 Reed Buntings on three different sites and that at two different periods. The results show that Reed Bunting songs begin every time by the same note, called first note. The second note is also relatively constant over years but less than the first one. Our study has shown an important inter-individual variability in the production of this first note in the different recorded males as well as an intra-individual male variability but this one is less pronounced. The variability between the recorded males should allow an individual recognition. The birds producing a same variant tend to gather in a same area. This situation is favoured in sites offering a habitat mosaic with arboreal barriers in between. When these barriers disappear, the mixing of small population groups seems possible. Our study also shows the stability of the songs repertoires concerning this first note in a same area over fifteen or thirteen years. This paper should be followed by new investigation on such topics as : genetic analyses, play-back experiments...

¹ Manuscrit reçu le 1^{er} juin 1999 ; accepté le 9 août 1999.

² Laboratoire d'Ethologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.

³ Cet article est issu d'un travail de fin d'études du D.E.S. en Sciences de la Terre et de la Vie réalisé par B. Praxaysombath sous la direction de C. Keulen et J.CI. Ruwet.

⁴ Laboratoire d'Ethologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège. E-mail : JC.Ruwet@ulg.ac.be



Photo 1. Le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) entonne son chant à partir de buissons, de roseaux, de touffes de joncs,... qui dominent la végétation environnante. Il montre d'ailleurs une certaine fidélité à ces postes de chants (Ph. C. Keulen).

Reed Buntings (Emberiza schoeniclus) sing from little bushes, reeds or sedges... which overlook the local environment. Males are faithful to their singing places during the breeding season but also throughout the years.

RÉSUMÉ

Des variations individuelles et géographiques du chant ont été relevées dans le chant de plusieurs espèces d'*Emberizidae* américains ou européens. C'est ainsi que quelques auteurs ont mis en évidence, chez le bruant des roseaux, un système de reconnaissance individuelle basé sur la première note du chant. GAILLY (1982 a, b et c), étudiant le répertoire de bruants des roseaux cantonnés dans divers sites belges, concluait à un système de reconnaissance individuelle qui sous-tendrait un système de reconnaissance populationnel complexe. Le but de la présente étude a été de confronter le répertoire d'oiseaux cantonnés dans les années 1980 à ceux des individus cantonnés en 1997 sur les mêmes sites afin d'appréhender la pérennité des caractéristiques du chant. Au total, le répertoire de 84 bruants des roseaux différents a été analysé sur trois sites différents. Nos travaux montrent que les oiseaux commencent toujours leur chant par la même note. La deuxième note apparaît également relativement stable mais néanmoins plus variable que la première. Notre étude de la variabilité intra- et interindividuelle du chant chez le bruant des roseaux s'est donc essentiellement intéressée à la première note. Une quinzaine de types de premières notes ont été reconnus dans le répertoire des oiseaux étudiés. Les résultats montrent que si la variabilité intra-individuelle dans l'émission de cette première note est faible, la variabilité interindividuelle est, elle, élevée. Les variations relevées induiraient une reconnaissance individuelle. D'autre part, l'examen de la répartition des variantes de la première note montre que le regroupement d'individus présentant le même type de chant serait favorisé dans des sites qui offrent une mosaïque de milieux différents séparés par des barrières de végétation. Lorsque ces barrières viennent à disparaître, il y aurait mélange des sous-groupes populationnels. Nos travaux ne mettent pas en évidence de variations géographiques : au contraire, des populations éloignées peuvent avoir des traits communs. L'étude révèle, par contre, la remarquable constance des répertoires au sein d'une même région une quinzaine d'années plus tard. Elle ouvre la porte à de nouvelles analyses : rediffusions, analyses génétiques... avant de conclure à un phénomène dialectal chez le bruant des roseaux.

Introduction

Les manifestations sonores aviaires, très étudiées au cours des quarante dernières années, ont une importance telle que, chez de nombreuses espèces, elles prennent le pas sur tous les autres systèmes de communication. Les chants, en particulier, présentent une spécificité de forme et de fonction sur laquelle se greffe toutefois une certaine diversité assurant au message sonore un caractère original, primordial dans différents aspects des relations sociales. Les variations observées dans l'émission des signaux vocaux permettent notamment la reconnaissance, au sein d'une même espèce, des individus, d'un groupe reproducteur ou d'une population et traduisent souvent l'adaptation aux conditions écologiques locales (structure de l'habitat, conditions météorologiques, environnement aviaire...) (KROODSMA, 1982 ; CATCHPOLE et SLATER, 1995).

Les recherches menées sur l'apprentissage du chant ont d'ailleurs montré que, chez de nombreuses espèces, s'opère une véritable transmission culturelle du chant au cours de laquelle le jeune met au point le schéma spécifique et en copie les caractéristiques régionales (NOTTEBOHM, 1970 ; MARLER et PETERS, 1981 ; KROODSMA, 1982 ; SLATER et INCE, 1982 ; CATCHPOLE et SLATER, 1995). C'est ainsi que chez maints passereaux chanteurs, des variations géographiques, voire de véritables phénomènes dialectaux ont été mis en évidence, le chant apparaissant dès lors comme un marqueur populationnel.

Au sein des Oscines, les *Emberizidae* sont particulièrement bien connus pour leur système de vocalisation complexe. Les chants des bruants à couronne blanche -*Zonotrichia leucophrys*- ou des vacherins indigos -*Passerina cyanea*-, pour ne citer que les plus célèbres, induisent des systèmes de reconnaissance individuelle et dialectale qui ont été particulièrement bien étudiés. Parmi les *Emberizidae* européens, certaines espèces comme le bruant zizi -*Emberiza cirulus*- (KREUTZER, 1979), le bruant proyer -*Miliaria calandra*- (MC GREGOR, 1980), le bruant jaune -*Emberiza citrinella*- (HIETT et CATCHPOLE, 1982) ou le bruant ortolan -*Emberiza hortulana*- (CONRADS, 1976) présentent des variations individuelles qui n'entraînent pas forcément des variations géographiques ou dialectales. Pourtant, chez le bruant proyer, MC GREGOR met en évidence un système de reconnaissance de type dialectal dans les campagnes de Grande-Bretagne. Chez le bruant zizi, KREUTZER (1979) conclut à une reconnaissance individuelle mais il y aurait, chez cette espèce, non pas regroupement des individus présentant le même type de vocalisations mais, au contraire, très souvent une certaine tendance à l'éloignement des oiseaux présentant des répertoires proches. Chez le bruant jaune, KAISER (1965) et HANSEN (1978), respectivement pour l'Allemagne et le Danemark, décrivent un système dialectal tandis que HIETT et CATCHPOLE (1982) n'en mentionnent aucun pour la Grande-Bretagne. En ce qui concerne le bruant des roseaux -*Emberiza schoeniclus*-, GHIOT (1976) et EWIN (1976), puis GAILLY (1982 a, b et c) et NEMETH (1994 et 1996) mettent en évidence un système de reconnaissance individuelle élaboré basé sur la note initiatrice du chant.

Si les recherches sur les variations géographiques sont nombreuses, les « suivis » d'une population sur une dizaine d'années ne le sont pas pour autant ; les travaux menés à ce sujet montrent que si les composantes du milieu restent inchangées, les dialectes peuvent se maintenir durant de nombreuses années (KING, 1972 ; BAKER et MEWALDT, 1978 ; HANDFORD, 1981 ; PAYNE, 1981 ; PAYNE, 1985 ; BAKER et CUNNINGHAM, 1985). D'autres auteurs néanmoins défendent l'hypothèse de THIELCKE (1960) selon laquelle les dialectes ne seraient que des variations progressives des émissions sonores et sans frontières marquées entre des aires bien définies.

Pour GAILLY (1982 a, b et c), le système de reconnaissance individuel distingué chez le bruant des roseaux sous-tendrait un système dialectal relativement complexe puisqu'un regroupement des mâles présentant des chants proches est observé dans une région donnée.

Dès lors, afin de voir si les caractéristiques individuelles et régionales décelées dans le chant du bruant des roseaux se maintiennent au fil du temps, nous avons voulu comparer le répertoire d'oiseaux cantonnés dans les années 1980 à celui d'oiseaux enregistrés, en 1997, sur les mêmes sites.

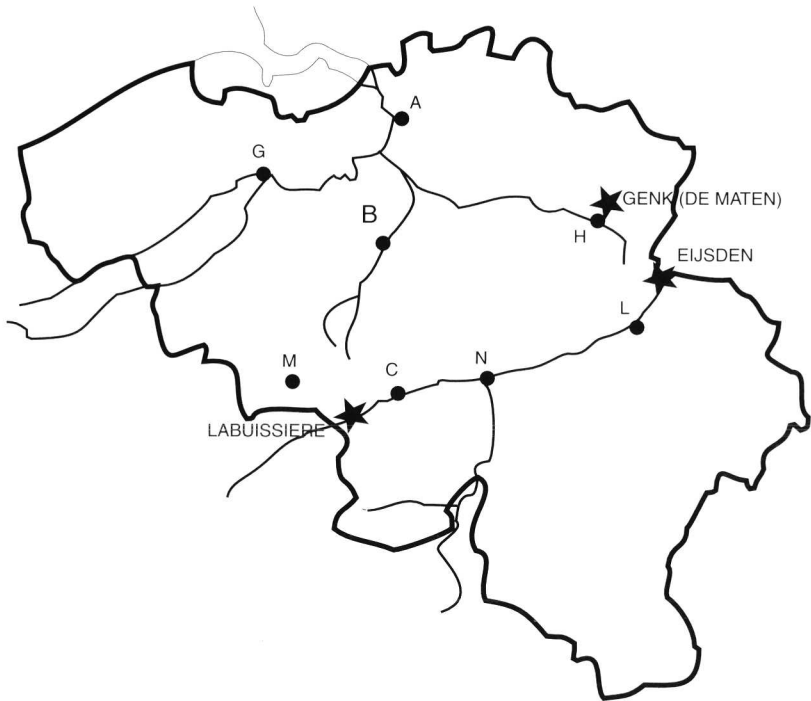


Fig. 1. Localisation des sites d'enregistrement en Belgique et aux Pays-Bas.
Localization of the study areas in Belgium and The Netherlands.

Matériel et méthodes

1. Description des sites d'étude (voir fig. 1-4 et photos 2-5)

Pour mieux confronter nos travaux à ceux de GAILLY (1982 a, b et c), nos données ont été récoltées sur les sites d'enregistrement inventoriés par cet auteur ; la réserve naturelle « *De Maten* » à Genk a été choisie comme site principal d'enregistrement et les réserves naturelles de Labuissière et d'*Oost-Maarland* » (Eijsden NL) comme sites secondaires (fig. 1).

- Réserve naturelle « *De Maten* » à Genk : (50°57' N. et 5°27' E.) ; la réserve se situe à une dizaine de kilomètres au nord-est de Hasselt, à cheval sur les communes de Diepenbeek et de Genk. L'ensemble du site couvre une superficie de près de trois cents hectares. La topographie de la réserve explique la diversité des milieux qui y sont observés. Le terrain se présente sous la forme d'une série d'ondulations parallèles, peu élevées et orientées du Nord-Est au Sud-Ouest. Il s'agit de dunes, actuellement fixées par la végétation, mais qui à l'époque de la création de la réserve (1956), se déformaient au gré du vent. Entre ces dunes, des digues artificielles ont été élevées jadis de manière à transformer en étangs de pisciculture les zones marécageuses alimentées par le *Stiemberbeek*. L'activité piscicole extensive s'est maintenue jusqu'à la fin des années 1980. Depuis sa création, la réserve « *De Maten* » est placée sous la gestion de la société « Belgische Natuur- en Vogels- Reservaten-BNVR- ». Le caractère du site, combiné aux caprices du relief, lui donne l'aspect d'une véritable mosaïque de milieux où s'observent de subtiles intrications d'associations végétales. A chaque degré d'humidité correspond une association végétale typique dont l'étendue dépend de l'inclinaison de la pente (RUWET, 1959 a et b). Se côtoient ainsi, des landes à bruyère sèche (callunes), des bruyères plus humides, des jonchaies et cariçaies, des roselières, des typhaies, des saulaies, des aulnaies, de petites boulaies, des marais tourbeux envahis par le piment royal (*Myrica gale*), de petites zones de tourbière et de suintements... La diversité des milieux explique la richesse de l'avifaune qui fit déjà l'objet de nombreuses études (RUWET, 1959 a et b ; GHIOT, 1971 ; TRICOT in GERARD, 1984 ; GAILLY, 1982 a, b et c ; KEULEN, 1983 ; GÉRARD, 1984). En 1958, RUWET examine le problème du cantonnement chez les passereaux de la réserve et y recense 120 couples de bruants des roseaux. D'après ses études, l'endroit le plus favorable pour étudier cette espèce se situait au nord de la réserve, à l'est du « *Groot Huiskens Weyer* » et au nord du « *Streep* », c'est-à-dire dans des zones de marécages tourbeux, dont l'uniformité résulte de la faible déclivité du terrain. En 1982, la population de bruants était estimée à quelque 44 couples cantonnés pour la plupart dans les marais tourbeux et dans les roselières ou les typhaies voire dans les cariçaies ou plus rarement encore dans les bruyères sèches. En 1997, la population se réduisait à 19 couples, seulement (fig. 2 et photos 2 à 5).

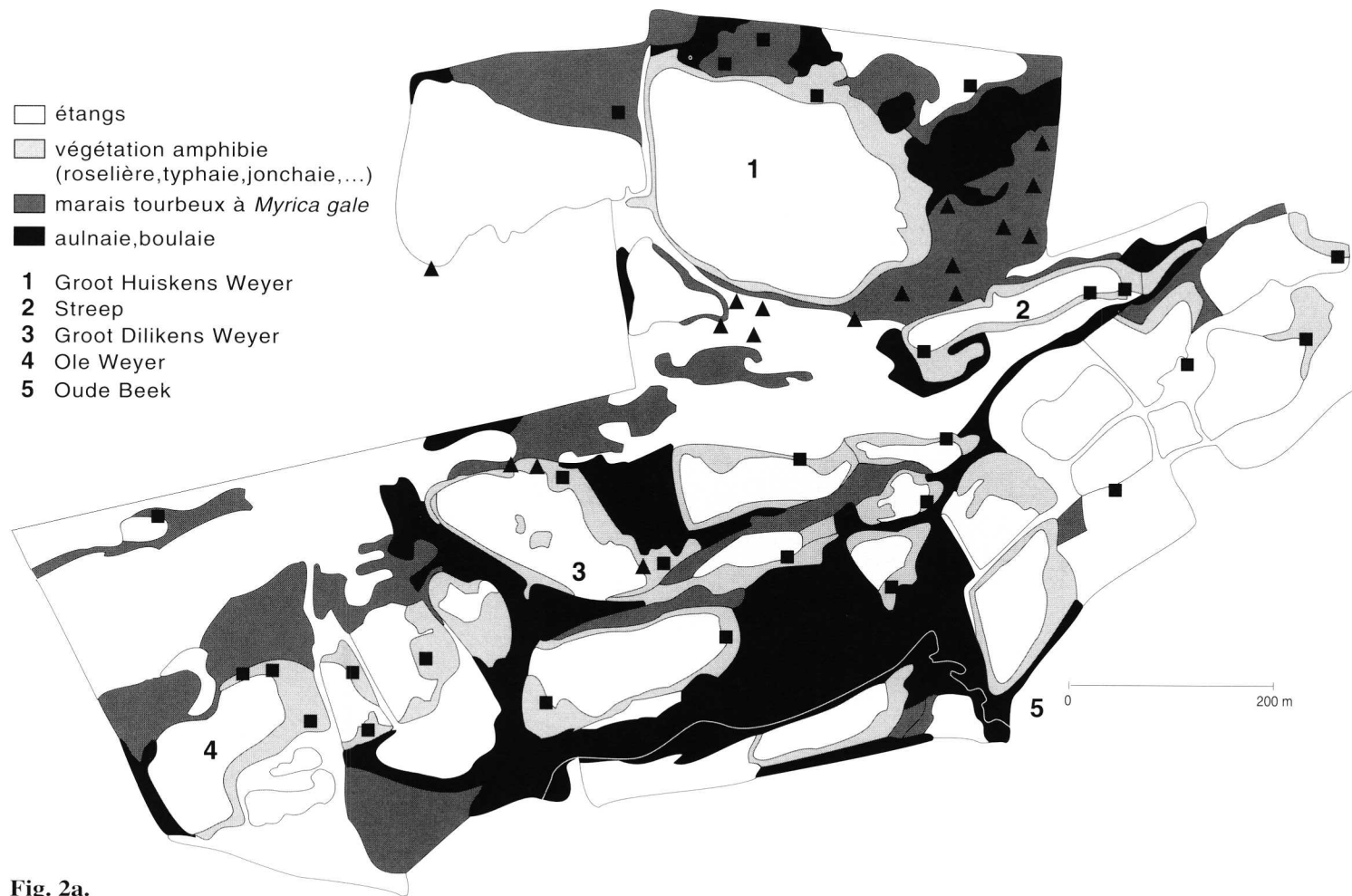


Fig. 2a.

Fig. 2. Répartition des bruants mâles cantonnés dans la réserve naturelle « De Maten » à Genk : **a.** en 1984 et **b.** en 1997.

Les ■ représentent les bruants cantonnés mais dont le chant n'a pas été analysé dans le cadre de la présente étude. Les ▲ représentent les oiseaux enregistrés.

Localization of territorial males Reed Buntings in the nature reserve « De Maten » (Genk). ■ show territorial Reed Buntings which are not recorded in this study ; ▲ show males Reed Buntings recorded and analysed in this study.

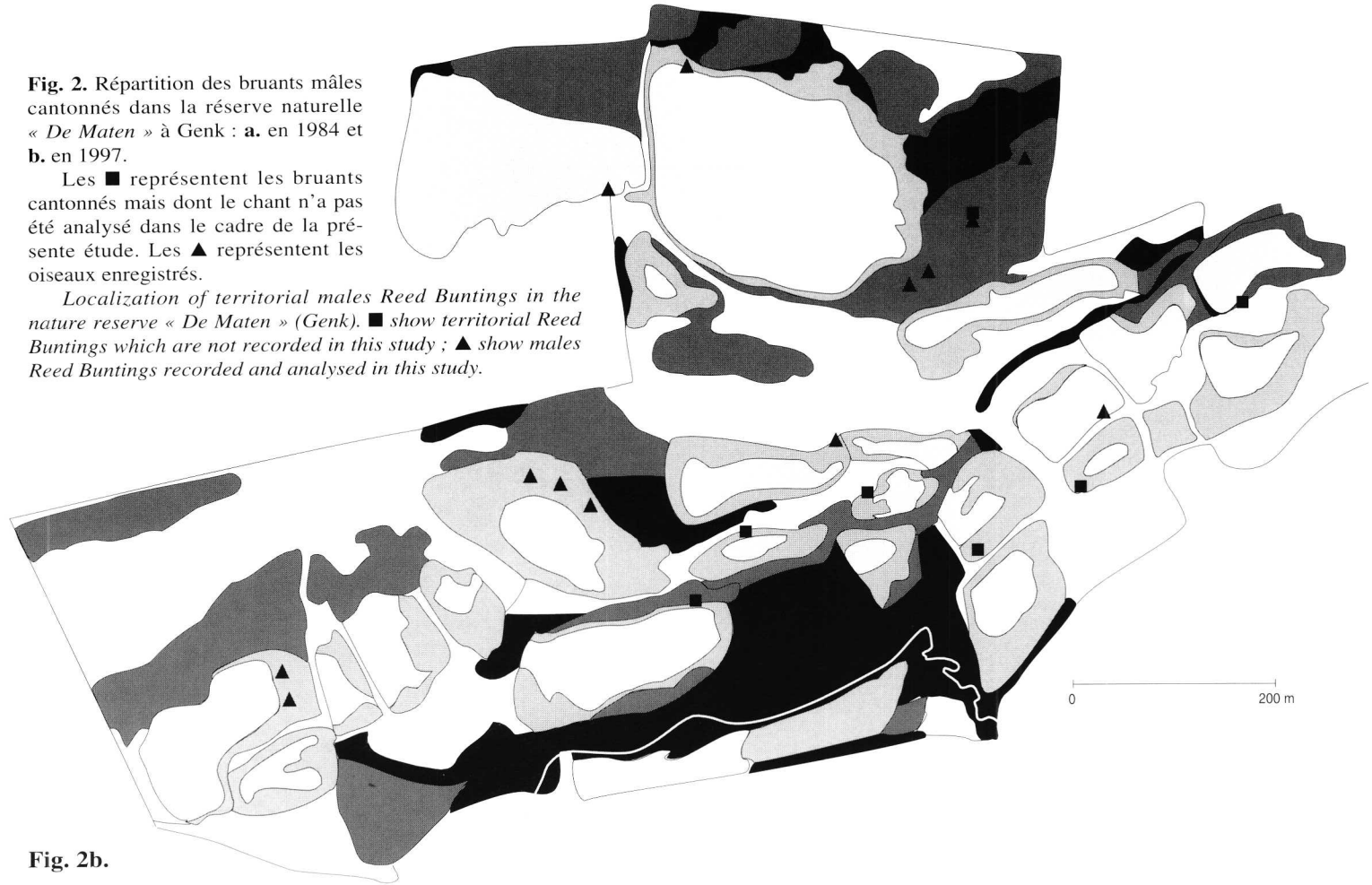


Fig. 2b.



Photos 2 et 3. Dans la réserve naturelle « *De Maten* » à Genk, les marais tourbeux dominés par le piment royal (*Myrica gale*) forment l'habitat de prédilection du bruant des roseaux (**ph. 2**). Ils ne dédaignent néanmoins pas les roselières, typhaies et cariçaies qui ceignent les plans d'eau de la réserve (**ph. 3**) (Ph. C. Keulen).

In the nature reserve « De Maten » (Genk), the habitats preferred by Reed Buntings are the peat marshes (with Bogmyrtle -Myrica gale-) but also the reeds, rushes or sedges areas around the ponds.





Photo 4. Entre les plans d'eau de la réserve naturelle, des aulnaies et des boulaies ménagent des espaces plus inhospitaliers pour les bruants des roseaux et découragent le mélange des oiseaux cantonnés. D'importantes landes à bruyères complètent la mosaïque végétale (Ph. C. Keulen).

Birch- and alder- bushes are also present in the nature reserve « De Maten » like heathmoors. These bushes discourage the population from mixing.



Photo 5. La réserve naturelle de Labuissière comprend, au lieu-dit « Prés des Brûlés », de vastes prairies humides envahies par les juncs, les massettes, les iris d'eau, les reines des prés... une végétation particulièrement appréciée par les bruants des roseaux nicheurs à cet endroit (Ph. C. Keulen).

The nature reserve of Labuissière is composed of marshy meadows (with rushes, bulrushes, meadowsweets, yellow iris...). This vegetation is particularly enjoyed by the Reed Buntings.

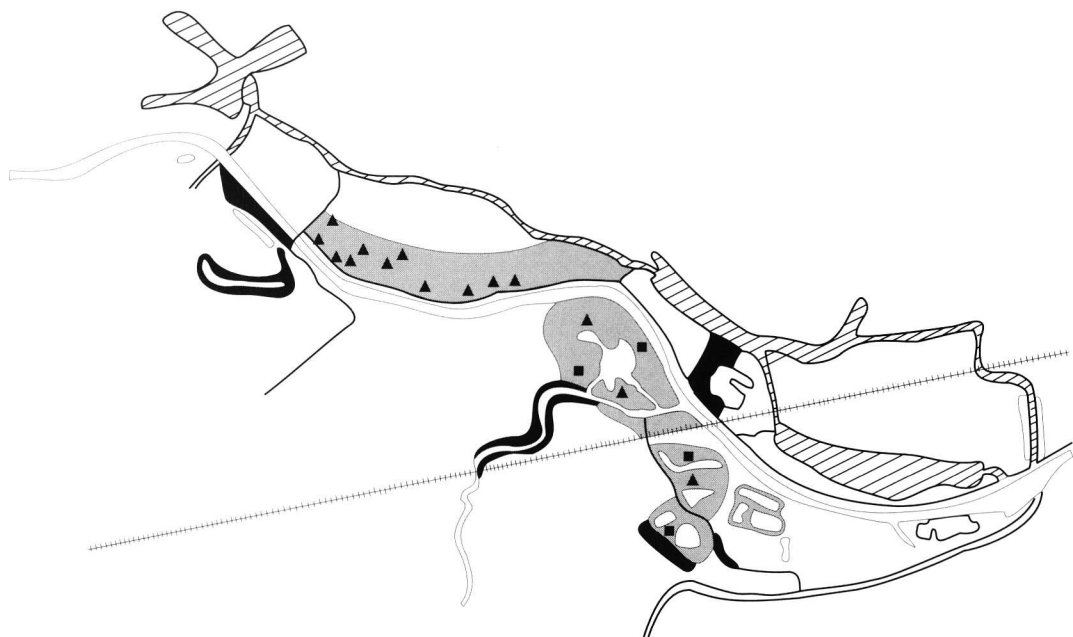


Fig. 3. Localisation des bruants mâles enregistrés (▲) dans la réserve naturelle de Labuissière : en 1997.

Localization of males Reed Buntings in the nature reserve of Labuissière : the birds choose their singing places in marshy meadows or in reeds and sedges. The ▲ show the recorded males.



Photo 6. Une autre partie de la réserve naturelle de Labuissière est constituée par un vaste plan d'eau central et de petites mares alimentées régulièrement par les crues de la Hantes (Ph. C. Keulen).

Another part of the nature reserve of Labuissière is composed of a large central pond and some more little ones along the river Hantes.

- La réserve naturelle de Labuissière (Thudinie : 50°19' N.- 4°10' E.) : ce deuxième site d'étude comprend 38 hectares de zones marécageuses situées au confluent de la Hantes et de la Sambre entre les villages de Merbes-le-château et Labuissière. En rive droite de la Sambre, un vaste étang central entouré de roselières trouve son exutoire naturel dans la Sambre. En rive gauche, une zone de prairies humides (jonchaies, cariçaies, typhaies et roselières) situées en contrebas du chemin de halage et connues sous le nom de « Prés des Brûlés » fournit aux oiseaux paludicoles des sites privilégiés de reproduction. L'ensemble de ces terrains jouit du statut de réserve naturelle (RNOB). En circulant sur le chemin de halage ou en empruntant un sentier vicinal qui conduit à la rive droite de la Hantes, il est relativement aisé d'enregistrer les oiseaux cantonnés dans ces zones marécageuses (**fig. 3 et photo 5**).
- La réserve naturelle d'Oost-Maarland (Eijsden : 50°48' N.-5°42' E.) : située non loin de la frontière belgo-néerlandaise, au nord du village d'Eijsden (Pays-Bas), cette réserve naturelle occupe en fait la superficie d'une gravière qui a été creusée là, en rive droite de la Meuse, de 1960 à 1985. Elle est située au bord d'un vaste plan d'eau qui comprend une zone récréative, une zone touristique et une zone naturelle ; elle est limitée par la Meuse mitoyenne en aval du Port d'Eijsden. Les bruants des roseaux se cantonnent dans la bordure rivulaire de la Meuse ou dans les petites roselières et galeries de saules qui bordent les plans d'eau (**fig. 4**).

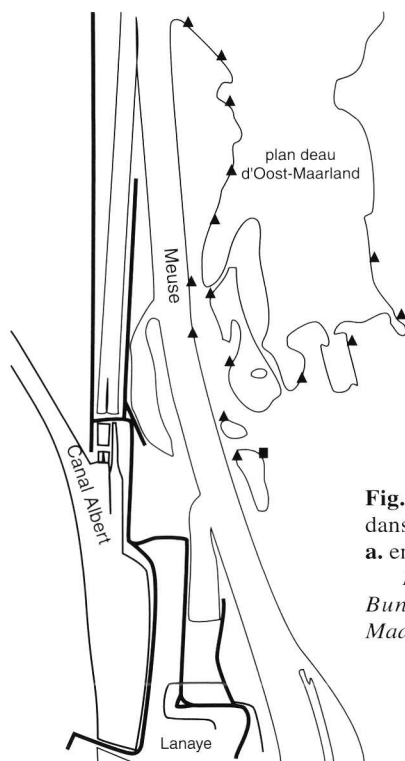


Fig. 4. Localisation des bruants enregistrés dans la réserve naturelle d'Oost-Maarland : **a.** en 1982 (▲) ; **b.** en 1997 (■).

Localization of recorded males Reed Buntings in the nature reserve of Oost-Maarland (Eijsden-Netherlands).

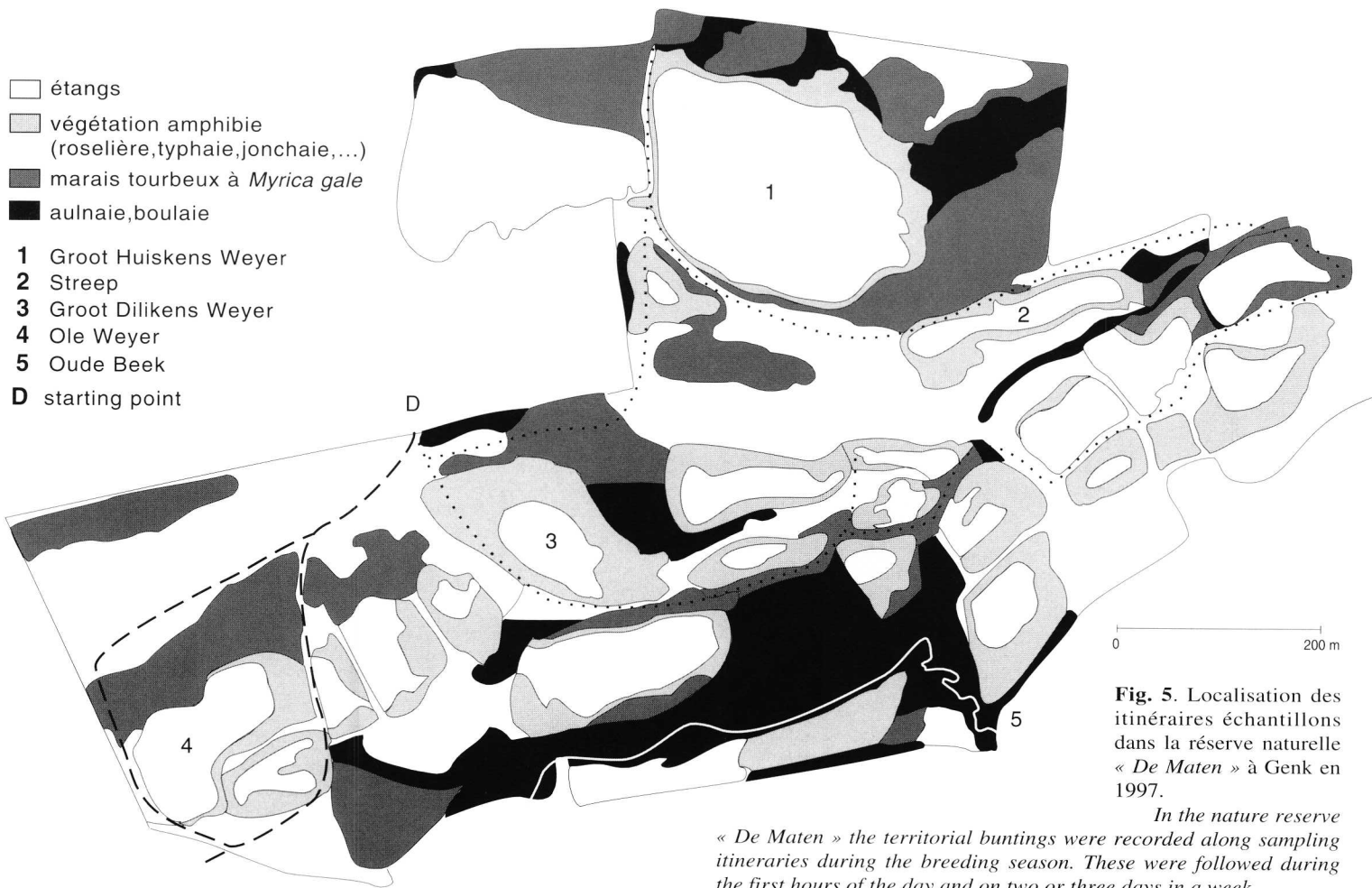


Fig. 5. Localisation des itinéraires échantillons dans la réserve naturelle « De Maten » à Genk en 1997.

In the nature reserve « De Maten » the territorial buntings were recorded along sampling itineraries during the breeding season. These were followed during the first hours of the day and on two or three days in a week.

2. Matériel

- d'enregistrement : la plus grande partie des enregistrements a été réalisée à l'aide d'un enregistreur UHER stéréo 4200 Report muni d'un microphone de marque AKG, type D 224 E (réponse de 30 à 15.000 Hz). Dans la nature, le micro est fixé au foyer d'un réflecteur parabolique en résine synthétique de 50 cm de diamètre. Les enregistrements ont été réalisés sur des bandes Permaton DP. La vitesse de défilement de la bande magnétique est de 9,5 cm/sec. Occasionnellement, les enregistrements ont été réalisés sur des cassettes de marque SONY type II/IEC II (à l'oxyde de chrome) à l'aide d'un WALKMAN PROFESSIONAL WMD6C de marque SONY relié à un micro de même type que celui précédemment décrit et placé au foyer d'un réflecteur parabolique.
- d'analyse : les sonogrammes ont été réalisés grâce au programme informatique AVISOFT-SONOGRAPH Pro de Windows pour PC (R. SPECHT-Berlin). Pour l'analyse des séquences de chants, des séquences continues d'une durée minimale de 5 minutes ont été retenues ; leurs sonogrammes ont ensuite été imprimés par tranches de 5 secondes. Nous avons réalisé au total l'analyse d'une vingtaine d'heures d'enregistrements et imprimé quelque 700 sonogrammes. Ceux-ci concernent les chants de bruants répartis de la manière suivante : 23 bruants pour Genk en 1984, 14 pour Genk en 1997, 15 pour Eijsden en 1982, 15 pour Labuissière en 1982, 15 pour Labuissière en 1997. Nous n'avons malheureusement récolté que le chant d'un seul bruant à Eijsden en 1997.

3. Méthode

- d'enregistrement : comme énoncé plus haut, la réserve naturelle «*De Maten*» à Genk a été choisie comme site principal de travail. Des itinéraires échantillons sillonnant la réserve sont parcourus plusieurs fois par semaine durant les premières heures de la journée, tout au long de la saison de reproduction (**fig. 5**). Les séances d'enregistrement commencent ainsi 3/4 d'heure avant le lever du soleil et se poursuivent trois à quatre heures après celui-ci. Chaque mâle cantonné est enregistré durant une période minimale de 5 minutes (10 minutes maximum). En 1997, les enregistrements ont été récoltés de la fin-mars à la fin juin à raison de deux jours/semaine lorsque les conditions météorologiques étaient satisfaisantes, c'est-à-dire en l'absence de vent fort, de pluie ou de brouillard épais. La méthode d'enregistrement utilisée est alors celle *ad libitum* décrite par ALTMANN en 1974. Les oiseaux sont enregistrés selon le bon plaisir du chercheur et selon l'apparition des comportements présentés. Cette méthode introduit bien sûr des biais inhérents à la population étudiée (des individus très actifs seront sur-représentés dans les échantillons) ou au site étudié (des individus très difficiles d'accès ou situés dans des endroits très exposés au vent seront sous-représentés). Cette méthode de travail est identique à celle adoptée précédemment par GALLY et KEULEN pour récolter des enregistrements durant les années 1980. Pour apprécier l'évolution du chant des bruants de la

réserve de Genk, nous avons sélectionné parmi leurs enregistrements une dizaine d'heures de chants de manière à couvrir toute une période de reproduction (1984) et à concerner un maximum d'oiseaux cantonnés. En ce qui concerne les populations d'Eijsden et de Labuissière, les enregistrements s'étendent seulement sur quelques journées d'enregistrement (deux pour l'année 1982 et une pour l'année 1997) en pleine période de nidification (couvaion et accouplements) ; ils ont été réalisés par GAILLY en 1982 et par DONNET et VAN BELLINGHEN en 1997.

— d'analyse :

- concernant la construction des chants et leurs paramètres physiques : pour chaque échantillon d'enregistrement obtenu, nous avons déterminé la durée des chants et l'intervalle de temps entre les chants à l'aide d'un chronomètre. Nous avons identifié les notes émises par chacun des individus et noté leurs séquences d'apparition dans les différents échantillons. La durée, la gamme de fréquences occupée par chacune des notes, l'intervalle de temps séparant deux notes ont aussi été déterminés directement à l'écran à l'aide des curseurs mobiles disponibles dans le programme Avisoft. Pour discriminer les différentes notes utilisées par le bruant des roseaux, nous nous sommes basés sur la classification de BERGMANN et HELB (1982) ainsi que sur les critères habituellement utilisés dans la littérature (LEROY, 1979). De la sorte, notre classification diffère de celle de GAILLY qui regroupait davantage de formes de notes sous un même vocable.
- concernant la comparaison de deux notes entre elles : la comparaison des notes s'est faite selon la méthode de l'indice de différence de BERTRAM pour comparer des notes deux à deux ou par rapport à une trace modèle (BERTRAM, 1970 ; HAUSBERGER, 1979 ; KEULEN, 1984 ; NOEL et KEULEN, 1997...). Rappelons que le principe de cette méthode est d'évaluer l'importance de la différence existant entre deux vocalisations, en comparant les tracés des sonogrammes. Contrairement à BERTRAM et tout comme KEULEN (1984), nous avons pris en considération les fréquences ; aussi, les deux traces seront-elles (après superposition) placées l'une par rapport à l'autre suivant l'échelle des fréquences et celle du temps. L'indice de différence est alors déterminé en comptant le nombre de carrés où les deux formes ne se recouvrent pas. Il est donné par la formule suivante :
- $ID = \frac{\text{nombre de carrés du sonogramme hors de la trace modèle}}{\text{nombre total de carrés couverts par le sonogramme}} + \frac{\text{nombre de carrés blancs dans la trace}}{\text{nombre de carrés de la trace}}$. Cette méthode de comparaison a été appliquée dans la comparaison des « premières notes » émises par les bruants des roseaux.

Choix des traces modèles

- *pour l'étude de la variabilité intra-individuelle* : nous avons testé la constance dans l'émission de la première note. Pour ce faire, nous avons sélectionné, pour chacun des oiseaux enregistrés, une de ses premières notes, baptisée « trace modèle » ; nous l'avons ensuite comparée à 5 autres premières notes émises par le même individu au cours de différentes séquences de chant.
- *pour l'étude de la variabilité inter-individuelle* : nous avons comparé les premières notes des différents individus, entre elles, au cours d'une saison de reproduction pour un même site. Nous avons choisi ici, pour trace modèle, la note émise par l'un des oiseaux, cette note étant considérée, après examen visuel, comme intermédiaire entre les différentes formes présentes.
- *pour l'étude de la variabilité inter-régionale* : nous avons regroupé les premières notes de même type appartenant aux différents mâles pour une même région et avons choisi l'une d'entre elles comme trace modèle. Nous avons ensuite comparé deux à deux toutes les « super-notes types » ainsi déterminées, dans les différents sites d'étude.



Photo 7. La mise à sec régulière des étangs de la réserve de Genk fournit aux bruants (et aux autres oiseaux) de vastes plages de boue, lieux de prédilection pour une recherche de nourriture (Ph. C. Keulen).

In the nature reserve « De Maten » (in Genk) mud areas (after ponds emptying) are very attractive for Reed Bunting (and other birds species) to feed on.

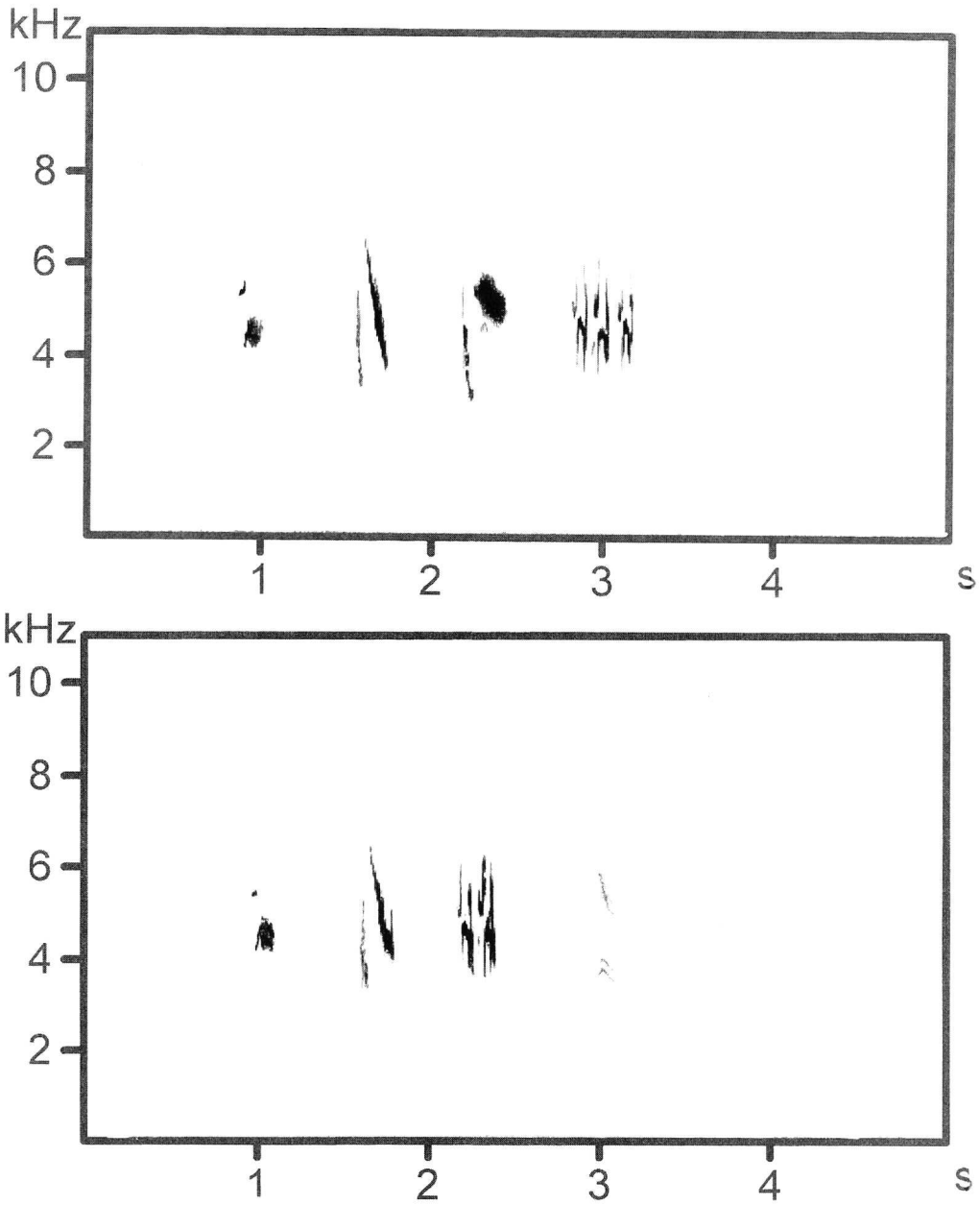


Fig. 6. Deux chants appartenant à un même bruant des roseaux : la première note reste inchangée quoique les autres séquences varient.
Two songs of a same Reed Bunting. The first note is constant but the following sequences are variable.

Résultats

1. Caractéristiques spécifiques, composition et construction des chants du bruant des roseaux

Sur base des échantillons d'enregistrement en notre possession, nous avons pu déterminer les caractéristiques physiques des chants (fréquences des notes utilisées, type de notes, rythme...).

Parmi les enregistrements analysés (tous sites et années confondus), nous avons relevé l'existence d'une soixantaine de types de notes différents. L'inventaire du répertoire de l'espèce s'avère bien entendu non exhaustif ; l'étude d'individus ou de sites supplémentaires conduira vraisemblablement à la découverte de nouvelles notes et, dès lors, à l'élargissement du répertoire spécifique. La plupart des notes et des motifs inventoriés occupent une gamme de fréquences comprise entre 3000 et 7000 Hz. Seules quelques notes sont plus aiguës et atteignent les 8000 Hz (*cf.* notes B, H, b...) ou sont plus graves et atteignent les 2500 Hz (*cf.* notes p et h). La durée des notes varie de 0,1 à 0,4 secondes.

Les intervalles entre notes varient de 0,04 à 0,6 secondes, suivant les phases du cycle de reproduction et les motivations de l'oiseau à chanter. De même, les intervalles entre les différents chants varient de 0,1 à 14 secondes suivant que l'oiseau est en phase d'accouplement ou en phase d'installation sur son territoire. A ce stade d'analyse des enregistrements, nous ne notons pas de différence significative entre les différents individus : ceux-ci passent successivement par des chants rapides ou ralentis suivant leur motivation à chanter ou suivant les conditions météorologiques. Nos données confirment, à ce point de vue, les travaux de GAILLY (1982 a, b et c).

Tout comme GAILLY également, nous remarquons que chaque individu dispose d'un répertoire de 2 à 15 notes qu'il va utiliser différemment selon les phases du cycle de reproduction. Les chants les plus variés sont entendus à l'époque des accouplements. Durant la semaine qui entoure les poursuites sexuelles, les chants sont émis les uns à la suite des autres sans que l'intervalle de temps qui les sépare ne soit supérieur à celui existant entre deux notes.

Parmi les notes appartenant au répertoire d'un bruant, l'une d'entre elles que nous appellerons **première note** est toujours utilisée et se situe invariablement en tête du chant (**tableau I** et **fig. 6**). Elle est souvent émise successivement deux voire trois fois, mais cette tendance à la répétition est plus marquée pour certains oiseaux que pour d'autres.

Tableau I. Quelques types de premières notes relevées dans le chant des bruants des roseaux enregistrés dans le cadre de la présente étude. Le tableau reprend les noms des sites où ces notes ont été rencontrées.

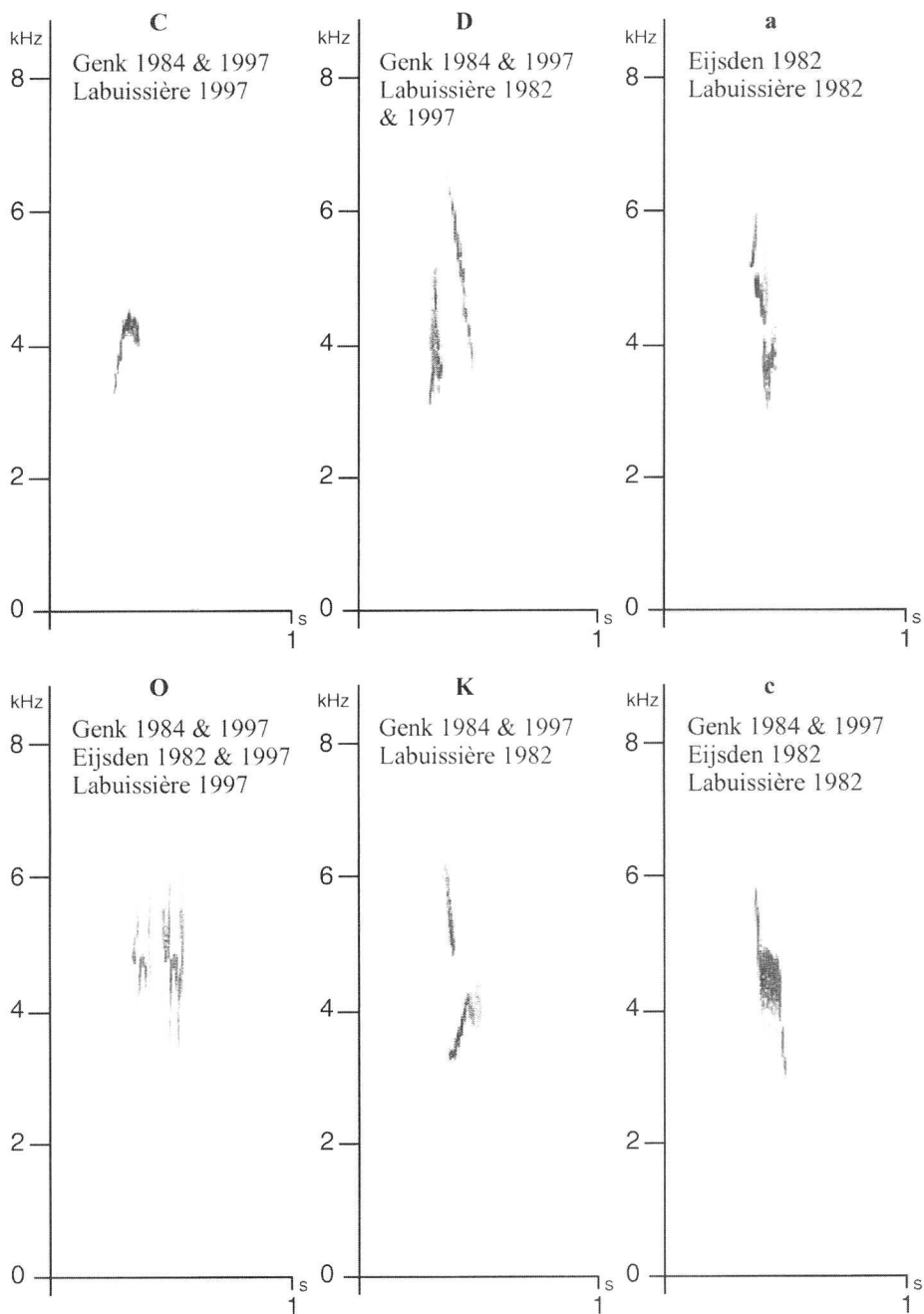


Table I. Some first note types studied in the song of the recorded Reed Bunting. The sites where these notes are found are also indicated.

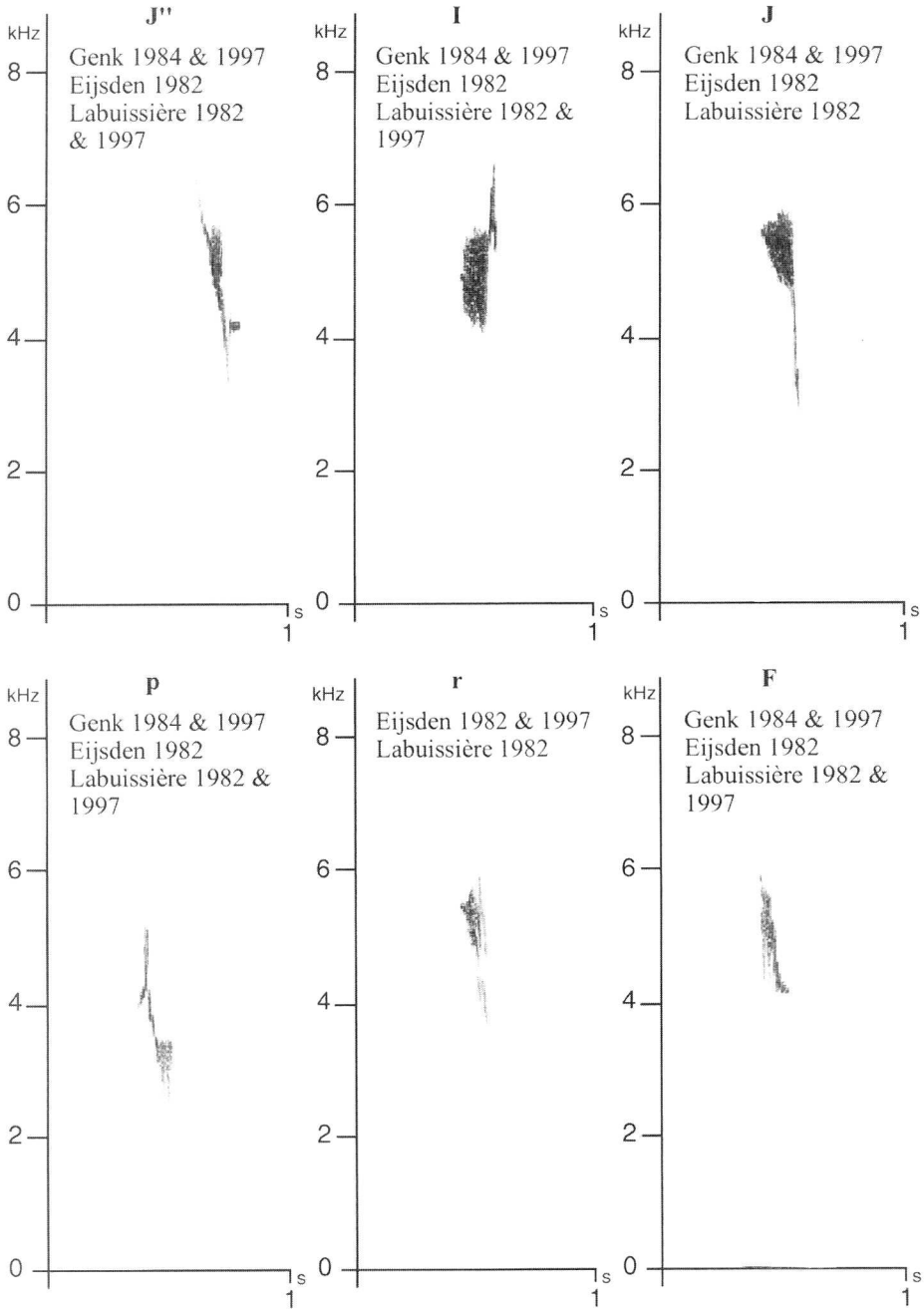


Tableau II. Aperçu des grands types de notes utilisées par les oiseaux enregistrés dans le cadre de la présente étude. Les chiffres représentent le nombre de bruants chez qui ces notes ont été rencontrées. L'* désigne celles qui sont utilisées comme premières notes.

*Several notes used by the recorded Reed Buntings in our study. The numbers indicate how many birds use this note in their song. The * show how many birds use this note as a first one.*

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z
Genk 1984	5*	6	4	3	3	1	2		5(4*)	7(4*)	1*	1	2		5(3*)	1	2	1	3		1	4	2	6	2	1
Genk 1997	1*		9	3	4				1*	3	4*	1	1	1	2	1	1			2						
Labuissière 1982				1	2		6		5*	2*	2*	4						2	2					3		
Labuissière 1997			2	3(1*)	2			2	3(1*)	2*		2	1		5	5		1	2		1					
Eijsden 1982					2		3	2	9(4*)	3(2*)		1			1		1	5	2		1		1	2		
Eijsden 1997												1		1	1		1							1		

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	w	x	y	
Genk 1984		3	3	2	1	2*	4	1	2	1	2	2				1*										
Genk 1997				1		6(5*)				3					2(1*)										1	
Labuissière 1982		1	4	1		4*	2			2					1*		6*	3	1	1			1			
Labuissière 1997		1			1	6(4*)				1					10(6*)				2							
Eijsden 1982	1*		1		3	2*	2					3	3	1		1*		3*	3	1						
Eijsden 1997																		1*								

A trois reprises, nous avons noté un chant atypique quant à l'utilisation de la première note. Ceci a été observé chez trois bruants différents issus de la région de Labuissière qui, au cours d'une séquence de chant, semblent se tromper de chant et commencent par une autre note (la deuxième ou la dernière note introduite). GAILLY mentionne également ce résultat qu'il attribue à une « erreur du bruant ». Le **tableau II** montre que si le répertoire spécifique comprend de nombreuses notes seules, certaines sont utilisées comme première note : nous en avons noté seulement 10 grands types pour l'ensemble des bruants étudiés (**tableau I**). Nous reviendrons sur cet aspect particulier plus loin.

En ce qui concerne le reste du chant, nous notons aussi, en examinant les différentes séquences de chant, une remarquable constance de la deuxième note utilisée par l'oiseau pour construire ses chants ; sur l'ensemble des séquences analysées, seuls quelques échantillons comportent des différences quant à l'émission de la deuxième note. Celle-ci est répétée ou non. Ensuite, le reste du chant semble se construire de manière plus anarchique. Chez certains individus, la constance est de mise ; pour d'autres, la fantaisie semble le maître mot. Pour GAILLY, une nouvelle note apparaît en fin de chant et est ensuite adoptée dans les chants suivants comme note finale au détriment de l'avant-dernière note utilisée qui disparaît. Nos résultats diffèrent, à ce propos, car ce mode de construction n'a été que rarement adopté et n'est le fait que de certains oiseaux. Nos résultats montrent que, si de nouvelles notes apparaissent effectivement en fin de chant, ou dans la deuxième partie du chant, elles semblent être utilisées par la suite, n'importe où dans les chants suivants (mais pas comme première ou deuxième note).

En conclusion, nous pouvons dire que nos travaux rejoignent ceux de GAILLY en ce qui concerne la détermination des caractéristiques du chant (gammes de fréquences utilisées, durée des notes et des chants, intervalles de temps séparant les chants). Par contre, notre système de discrimination des notes (terminologie de BERGMANN et HELB) nous amène à déterminer un nombre de notes et motifs spécifiques plus grand (une soixantaine contre une trentaine relevés par GAILLY) mais ce nombre est sans doute largement en dessous de la réalité. Ainsi, la note « *Twi* » relevée par Gailly correspond, dans notre étude, au regroupement des notes C, h, p, r, G, I, J, K, Y.

Tout comme GAILLY, nous remarquons la remarquable stabilité de la première note émise par les bruants mais cette remarquable stabilité semble s'étendre à la deuxième voire, exceptionnellement, à la troisième note utilisée, avec moins de constance certes que pour la première note. Nous considérons donc que les chants formant le répertoire des bruants des roseaux peuvent se diviser en deux parties : une première partie relativement stable pour un même individu et composée de deux (voire trois) notes (émises respectivement à une ou plusieurs reprises) et une deuxième partie, comprenant des notes plus variées et plus diversifiées.

Bien que la deuxième note apparaisse également avec une certaine constance, nous ne devons pas oublier que les premiers chants des bruants sont formés de la seule première note. Aussi, avons-nous décidé d'axer nos recherches quant à la variabilité individuelle et régionale, principalement sur l'étude de la variabilité de la première note.

2. Etude de la variabilité intra-individuelle

Cette étude est basée, rappelons-le, sur la comparaison par la méthode de l'Indice de Différence de Bertram (ID) de 5 des premières notes émises par chacun des bruants étudiés par rapport à l'une des notes du bruant considéré, choisie comme trace modèle et ce pour chaque site et chaque année. Les résultats obtenus sont présentés dans les **tableaux** ci-dessous. Ils montrent que la variabilité intra-individuelle est très faible : les ID sont peu élevés et ne dépassent jamais 0,22.

Tableau III. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité intra-individuelle des bruants de Genk (« De Maten ») en 1984.

Difference Index values (ID) obtained in the study of intra-individual variability for the Reed Buntings in the nature reserve « De Maten » (Genk) in 1984. These values are obtained by comparison of five notes to another one (of the same bird) chosen as model note (following BERTRAM, 1970).

Bruants	ID note 1	ID note 2	ID note 3	ID note 4	ID note 5	ID moyenne	Ecart-type
1	0.258	0.214	0.230	0.156	0.060	0,183	± 0,078
2	0.067	0.157	0.157	0.112	0.100	0,118	± 0,039
3	0.076	0.205	0.102	0.102	0.205	0,138	± 0,620
4	0.134	0.113	0.122	0.100	0.023	0,098	± 0,043
5	0.080	0.110	0.022	0.133	0.021	0,073	± 0,050
6	0.102	0.050	0.139	0.080	0.101	0,094	± 0,032
7	0.120	0.080	0.120	0.000	0.100	0,084	± 0,049
8	0.111	0.172	0.058	0.133	0.162	0,127	± 0,045
9	0.090	0.090	0.280	0.242	0.030	0,146	± 0,108
10	0.023	0.166	0.000	0.047	0.119	0,071	± 0,059
11	0.050	0.042	0.154	0.100	0.175	0,104	± 0,069
12	0.136	0.242	0.136	0.151	0.045	0,142	± 0,026
13	0.056	0.098	0.113	0.056	0.098	0,084	± 0,050
14	0.125	0.025	0.112	0.025	0.112	0,080	± 0,022
15	0.085	0.142	0.114	0.083	0.078	0,016	± 0,082
16	0.072	0.187	0.114	0.083	0.062	0,104	± 0,120
17	0.079	0.063	0.024	0.079	0.059	0,061	± 0,430
18	0.304	0.296	0.171	0.114	0.217	0,216	± 0,041
19	0.111	0.135	0.360	0.148	0.037	0,158	± 0,058
20	0.229	0.123	0.165	0.160	0.214	0,178	± 0,011
21	0.054	0.027	0.135	0.094	0.094	0,080	± 0,041
22	0.023	0.093	0.034	0.011	0.151	0,062	± 0,058
23	0.037	0.037	0.063	0.037	0.050	0,044	± 0,011

Tableau IV. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité intra-individuelle des bruants de Genk (« De Maten ») en 1997.

Difference Index values (ID) obtained in the study of intra-individual variability for the Reed Buntings in the nature reserve « De Maten » (Genk) in 1997. These values are obtained by comparison of five notes to another one (of the same bird) chosen as model note (following BERTRAM, 1970).

Notes N	ID note 1	ID note 2	ID note 3	ID note 4	ID note 5	ID moyenne	Ecart-type
1	0.016	0.039	0.023	0.039	0.059	0,040	± 0,016
2	0.140	0.100	0.065	0.023	0.139	0,093	± 0,050
3	0.170	0.130	0.200	0.100	0.090	0,139	± 0,046
4	0.080	0.063	0.104	0.104	0.020	0,074	± 0,034
5	0.027	0.111	0.111	0.290	0.280	0,163	± 0,115
6	0.062	0.083	0.041	0.116	0.020	0,063	± 0,037
7	0.107	0.034	0.159	0.035	0.178	0,102	± 0,067
8	0.014	0.117	0.132	0.226	0.187	0,135	± 0,080
9	0.255	0.080	0.372	0.180	0.100	0,197	± 0,119
10	0.071	0.230	0.035	0.160	0.070	0,113	± 0,079
11	0.260	0.260	0.173	0.108	0.278	0,215	± 0,072
12	0.062	0.093	0.031	0.000	0.030	0,054	± 0,035
13	0.128	0.080	0.054	0.106	0.070	0,088	± 0,029
14	0.080	0.030	0.022	0.080	0.020	0,046	± 0,030

Tableau V. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité intra-individuelle des bruants de Labuissière en 1982.

Difference Index values obtained in the study of intra-individual variability for the Reed Buntings in the nature reserve of Labuissière in 1982. These values are obtained by comparison of five notes to another one (of the same bird) chosen as model note (following BERTRAM, 1970).

Notes N°	ID note 1	ID note 2	ID note 3	ID note 4	ID note 5	ID moyenne	Ecart-Type
1	0,223	0,173	0,065	0,065	0,215	0,148	± 0,078
2	0,020	0,040	0,040	0,040	0,020	0,032	± 0,010
3	0,080	0,058	0,117	0,176	0,080	0,104	± 0,046
4	0,051	0,076	0,051	0,179	0,128	0,097	± 0,055
5	0,025	0,102	0,025	0,051	0,051	0,050	± 0,031
6	0,148	0,037	0,092	0,092	0,148	0,103	± 0,046
7	0,055	0,055	0,076	0,166	0,083	0,087	± 0,045
8	0,051	0,179	0,051	0,153	0,076	0,102	± 0,060
9	0,039	0,058	0,019	0,098	0,078	0,058	± 0,031
10	0,064	0,065	0,163	0,031	0,081	0,080	± 0,049
11	0,242	0,029	0,166	0,09	0,015	0,108	± 0,095
12	0,241	0,120	0,086	0,209	0,086	0,148	± 0,072
13	0,060	0,080	0,060	0,080	0,129	0,080	± 0,028
14	0,145	0,054	0,145	0,127	0,127	0,119	± 0,037
15	0,065	0,049	0,065	0,114	0,048	0,068	± 0,026

Tableau VI. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité intra-individuelle des bruants de Labuissière en 1997.

Difference Index values obtained in the study of intra-individual variability for the Reed Buntings in the nature reserve of Labuissière in 1997. These values are obtained by comparison of five notes to another one (of the same bird) chosen as model note (following BERTRAM, 1970).

Notes N°	ID note 1	ID note 2	ID note 3	ID note 4	ID note 5	ID moyenne	Ecart-Type
1	0,113	0,090	0,136	0,050	0,068	0,096	± 0,034
2	0,111	0,112	0,135	0,066	0,133	0,111	± 0,027
3	0,054	0,135	0,108	0,081	0,054	0,064	± 0,035
4	0,080	0,137	0,000	0,040	0,074	0,082	± 0,050
5	0,119	0,104	0,121	0,134	0,121	0,116	± 0,010
6	0,133	0,066	0,100	0,310	0,030	0,128	± 0,108
7	0,102	0,025	0,051	0,051	0,051	0,056	± 0,028
8	0,117	0,180	0,058	0,088	0,088	0,106	± 0,046
9	0,065	0,150	0,065	0,173	0,086	0,107	± 0,050
10	0,057	0,121	0,150	0,060	0,090	0,095	± 0,039
11	0,016	0,033	0,050	0,119	0,099	0,060	± 0,043
12	0,138	0,081	0,150	0,046	0,089	0,100	± 0,042
13	0,050	0,050	0,075	0,075	0,050	0,060	± 0,013
14	0,037	0,025	0,025	0,025	0,050	0,034	± 0,011
15	0,050	0,103	0,103	0,103	0,025	0,060	± 0,036

Tableau VII. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité intra-individuelle des bruants d'Eijsden in 1982.

Difference Index values obtained in the study of intra-individual variability for the Reed Buntings in the nature reserve of Eijsden in 1982. These values are obtained by comparison of five notes to another one (of the same bird) chosen as model note (following BERTRAM, 1970).

Bruants	ID note 1	ID note 2	ID note 3	ID note 4	ID note 5	ID moyenne	Ecart-Type
1	0,063	0,085	0,212	0,170	0,148	0,135	± 0,061
2	0,031	0,093	0,156	0,093	0,125	0,099	± 0,046
3	0,068	0,101	0,103	0,133	0,068	0,094	± 0,027
4	0,185	0,093	0,128	0,068	0,064	0,107	± 0,050
5	0,020	0,040	0,102	0,060	0,102	0,064	± 0,036
6	0,032	0,193	0,032	0,096	0,161	0,102	± 0,073
7	0,188	0,132	0,078	0,094	0,075	0,112	± 0,047
8	0,089	0,058	0,093	0,029	0,043	0,062	± 0,028
9	0,061	0,046	0,061	0,046	0,123	0,067	± 0,031
10	0,028	0,042	0,027	0,100	0,028	0,045	± 0,031
11	0,081	0,094	0,040	0,067	0,054	0,067	± 0,021
12	0,064	0,016	0,042	0,111	0,062	0,060	± 0,034
13	0,077	0,078	0,105	0,105	0,052	0,083	± 0,022
14	0,225	0,064	0,258	0,225	0,193	0,193	± 0,075
15	0,129	0,056	0,080	0,056	0,040	0,072	± 0,034

Tableau VIII. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité intra-individuelle des bruants d'Eijsden in 1997.

Difference Index values obtained in the study of intra-individual variability for the Reed Buntings in the nature reserve of Eijsden in 1997. These values are obtained by comparison of five notes to another one (of the same bird) chosen as model note (following BERTRAM, 1970).

Bruant	ID note 1	ID note 2	ID note 3	ID note 4	ID note 5	ID moyenne	Ecart-Type
1	0,030	0,090	0,065	0,000	0,030	0,043	± 0,035

Tableau IX. Valeurs des ID obtenus dans l'étude de la variabilité inter-individuelle pour les bruants étudiés sur chacun des sites étudiés et ce pour chaque année d'étude.

Difference Index values obtained in the study of inter-individual variability among the recorded Reed Buntings for each year and site. One of the first notes of a bird is chosen as model note.

	Br. 1	Br. 2	Br. 3	Br. 4	Br. 6	Br. 7	Br. 8	Br. 8	Br. 9	Br. 10	Br. 11	Br. 12
Genk 1984	1,179	0,134	0,936	0,000	0,903	0,160	0,089	1,300	1,020	1,235	1,230	0,970
Genk 1997	0,341	0,764	1,130	0,000	0,020	0,330	1,148	0,329	0,040	0,529	0,424	1,530
Merbes 1982	1,325	1,567	1,296	1,070	0,000	0,579	1,234	0,875	0,799	1,207	0,809	1,090
Merbes 1997	1,090	0,365	0,699	1,285	0,000	1,420	1,310	1,384	0,089	1,090	1,260	0,997
Eysden 1982	1,025	0,970	1,040	1,080	0,570	0,626	0,963	0,165	0,901	0,109	0,000	0,755

	Br. 13	Br. 14	Br. 15	Br. 16	Br. 17	Br. 18	Br. 19	Br. 20	Br. 21	Br. 22	Br. 23
Genk 1984	1,128	0,829	1,000	0,876	0,060	1,146	0,980	1,280	0,770	1,240	1,320
Genk 1997	0,478	0,453									
Merbes 1982	0,716	0,990	0,295								
Merbes 1997	1,280	1,040	1,020								
Eysden 1982	0,088	0,947	0,659								

3. Etude de la variabilité inter-individuelle pour les différents sites étudiés

a. Gamme de fréquences occupée par la première note

Pour l'étude de la variabilité inter-individuelle, nous avons comparé, pour chacun des sites et chacune des années d'étude, la première note de chaque bruant à l'une d'entre elles choisie comme trace modèle et ce, en utilisant la méthode des ID. Les résultats obtenus sont présentés dans le **tableau IX**. Les indices de différence obtenus sont, dans presque tous les cas (à l'exception de 6), significativement plus élevés que ceux trouvés lors de l'étude de la variabilité intra-individuelle.

La comparaison des résultats du **tableau IX** et de ceux de la distribution spatiale des oiseaux donne les résultats suivants :

1°) Dans la réserve naturelle de Genk (**fig. 7 et 8**)

- en 1984 : les individus présentant un indice de différence élevé (> 1) par rapport à la trace modèle sont cantonnés dans le marais tourbeux à l'est du *Groot Huiskens Weyer* (bruants 1, 8, 9, 10, 11, 15 et 18) ou dans la partie O.S.O. de la réserve (bruants 20, 22 et 23). Les individus présentant un indice de différence faible par rapport à la trace modèle sont tous situés dans la zone de bruyère qui borde au Sud le *Groot-Huiskens Weyer* (bruants 2, 4, 6 et 21). Entre ces deux groupes, on trouve des bruants appartenant à des régions différentes [marais tourbeux à l'est du *Groot Huiskens Weyer* (bruants 3 et 14), zone de bruyère jouxtant le *Groot Huiskens Weyer* (bruants 5, 7, 12 et 17) et S.O. de la réserve (bruants 16 et 19)].
- en 1997 : seuls trois individus se distinguent par des indices de différence élevés (>1) : ils sont localisés à des endroits relativement éloignés l'un de l'autre [marais tourbeux à l'est du *Groot Huiskens Weyer* (bruant 3), marais tourbeux au sud-ouest de la réserve (bruants 7, 12)]. Trois oiseaux présentent un indice de différence très faible par rapport à la trace modèle : il s'agit de bruants installés au nord du *Groot Huiskens Weyer* (bruant 4), dans le marais tourbeux à l'est de celui-ci (bruant 5) et dans la zone de bruyère le jouxtant au Sud (bruant 9). Les bruants présentant des indices de différence intermédiaires par rapport à ces deux groupes sont respectivement situés dans les marais tourbeux au sud-ouest de la réserve (bruant 1, 8, 13 et 10), à l'est de la réserve (bruant 11) et à l'est du *Groot Huiskens Weyer* (bruant 2).

Fig. 7. Répartition des variantes de la première note pour les bruants enregistrés dans la réserve naturelle « De Maten » à Genk en 1984.

Les ● représentent les individus chez qui la première note du chant montre un ID > 1 par rapport à la trace modèle. Les * représentent ceux chez qui la première note montre un ID proche de 0,6. Enfin, les ▲ représentent les individus dont les premières notes montrent des ID compris entre 0,6 et 1.

Variant repartition of the first notes in the nature reserve « De Maten » in 1984.

● show males with a first note which presents a difference index > 1 ; * show males with a first note which presents a difference index < 0,6 ; ▲ show males with a first note which presents a difference index between 0,6 and 1. The difference indexes are evaluated following the method used by BERTRAM (1970). This index estimates the divergence between frequency modulation in one note against a model note.

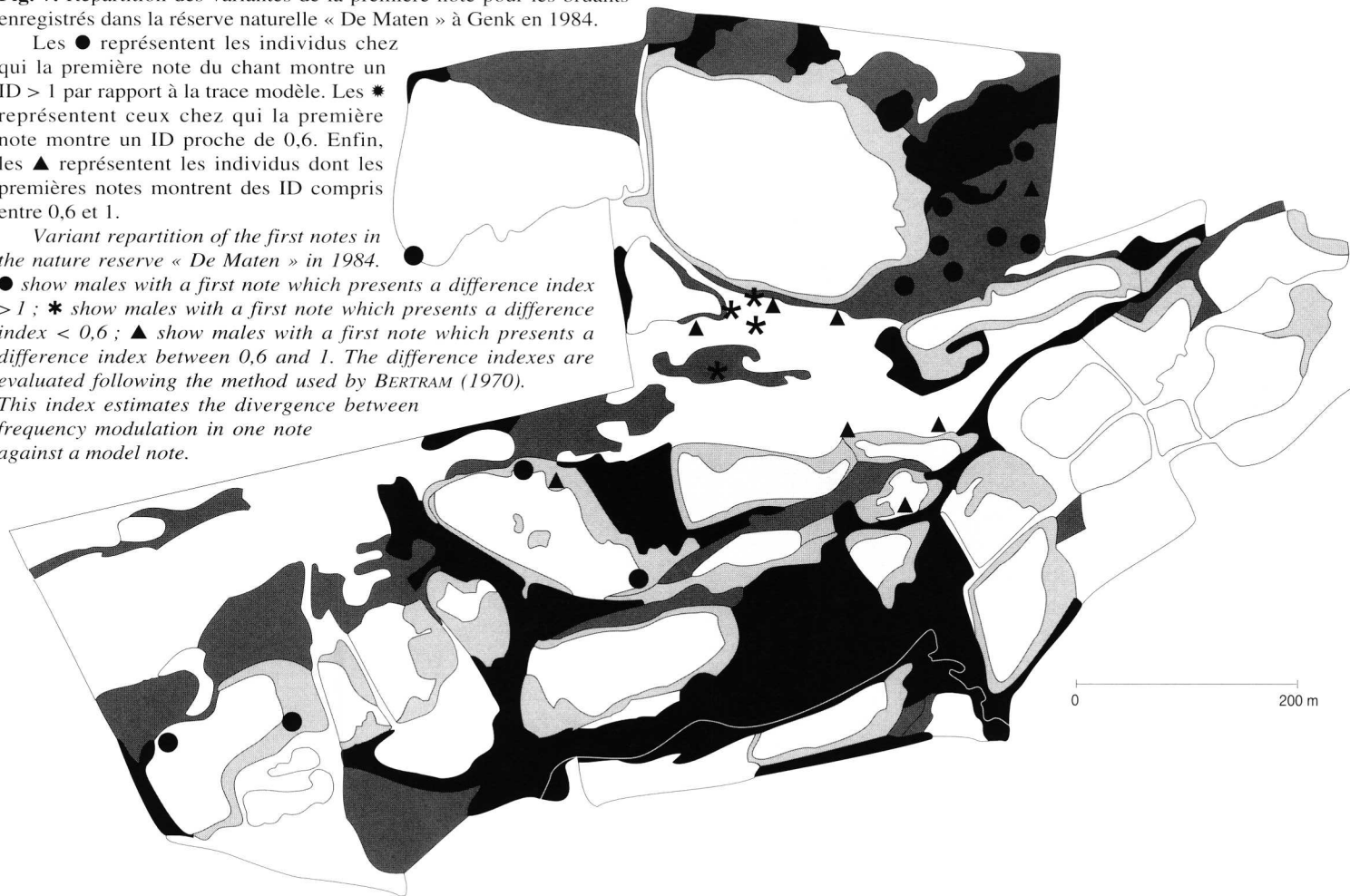


Fig. 8. Répartition des variantes de la première note pour les bruants enregistrés dans la réserve naturelle « De Maten » à Genk en 1997.

Les ● représentent les individus chez qui la première note du chant montre un ID > 1 par rapport à la trace modèle. Les * représentent ceux chez qui la première note montre un ID proche de 0,6. Enfin, les ▲ représentent les individus dont les premières notes montrent des ID compris entre 0,6 et 1.

*Variant repartition of the first notes in the nature reserve « De Maten » in 1997. ● show males with a first note which presents a difference index > 1 ; * show males with a first note which presents a difference index < 0,6 ; ▲ show males with a first note which presents a difference index between 0,6 and 1. The difference indexes are evaluated following the method used by BERTRAM (1970). This index estimates the divergence between frequency modulation in one note against a model note.*

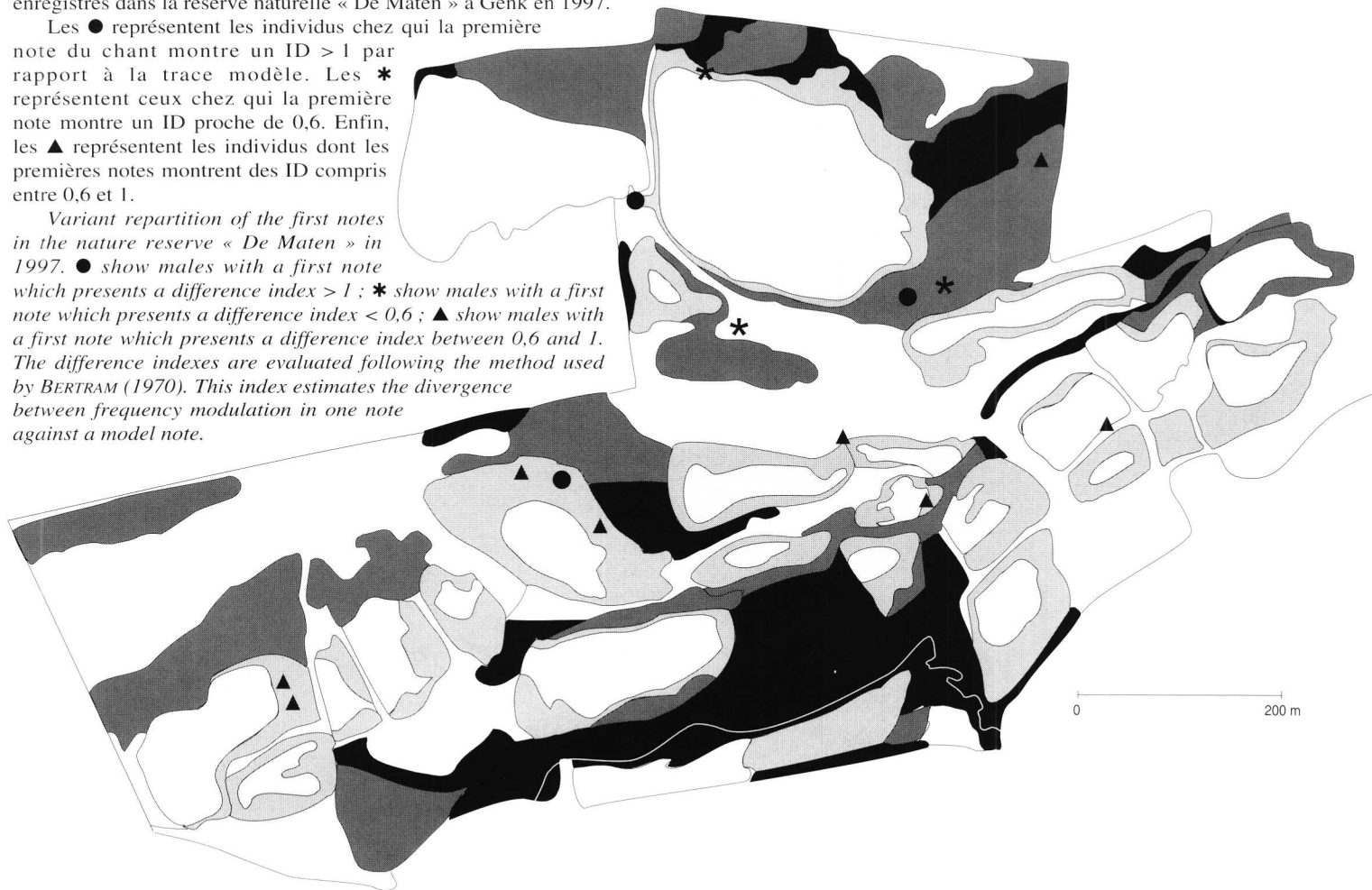
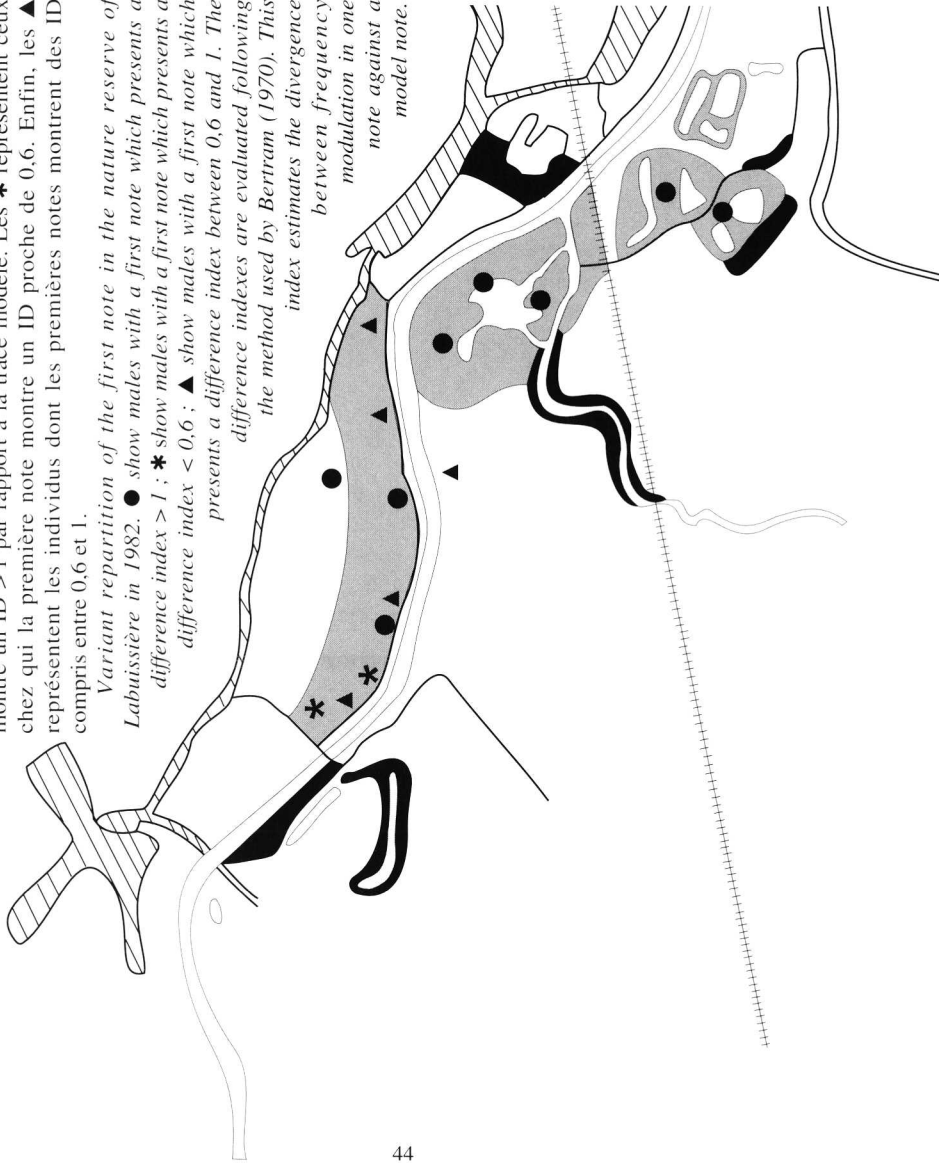


Fig. 9. Répartition des variantes de la première note pour les bruants enregistrés dans la réserve naturelle de Labuissière en 1982.
 Les ● représentent les individus chez qui la première note du chant montre un ID > 1 par rapport à la trace modèle. Les * représentent ceux chez qui la première note montre un ID proche de 0,6. Enfin, les ▲ représentent les individus dont les premières notes montrent des ID compris entre 0,6 et 1.

*Variant repartition of the first note in the nature reserve of Labuissière in 1982. ● show males with a first note which presents a difference index > 1 ; * show males with a first note which presents a difference index < 0,6 ; ▲ show males with a first note which presents a difference index between 0,6 and 1. The difference indexes are evaluated following the method used by Bertram (1970). This index estimates the divergence between frequency modulation in one note against a model note.*

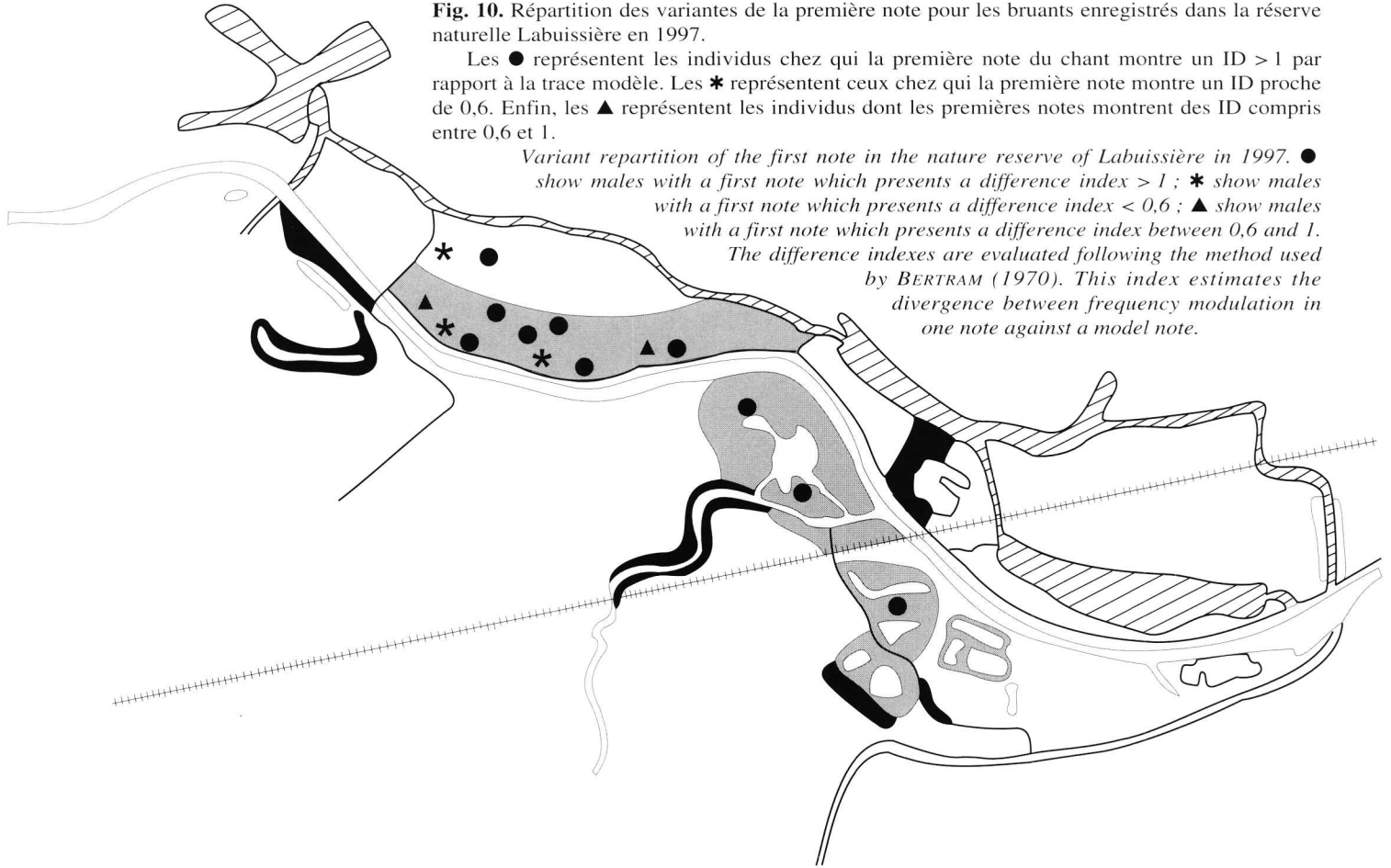


- 2°) dans la réserve naturelle de Labuissière (**fig. 9 et 10**)
 - en 1982 : les indices de différence obtenus sont en général élevés, à une exception près. Les 5 oiseaux cantonnés autour de l'étang central et des petites mares (bruants 1, 2, 3, 4 et 14) se distinguent par des indices de différence élevés (> 1). Le reste des données concernent des bruants cantonnés au bord du chemin du halage au lieu-dit « Prés des Brûlés ». Sur dix bruants cantonnés à cet endroit, trois présentent également des indices de différence > 1. Les résultats semblent peu significatifs.
 - en 1997 : les indices de différence obtenus sont aussi en général fort élevés et aucun groupe n'apparaît en fonction de la disposition spatiale des oiseaux. Les résultats sont également peu significatifs.

Fig. 10. Répartition des variantes de la première note pour les bruants enregistrés dans la réserve naturelle Labuissière en 1997.

Les ● représentent les individus chez qui la première note du chant montre un ID > 1 par rapport à la trace modèle. Les * représentent ceux chez qui la première note montre un ID proche de 0,6. Enfin, les ▲ représentent les individus dont les premières notes montrent des ID compris entre 0,6 et 1.

*Variant repartition of the first note in the nature reserve of Labuissière in 1997. ● show males with a first note which presents a difference index > 1 ; * show males with a first note which presents a difference index $< 0,6$; ▲ show males with a first note which presents a difference index between 0,6 and 1. The difference indexes are evaluated following the method used by BERTRAM (1970). This index estimates the divergence between frequency modulation in one note against a model note.*



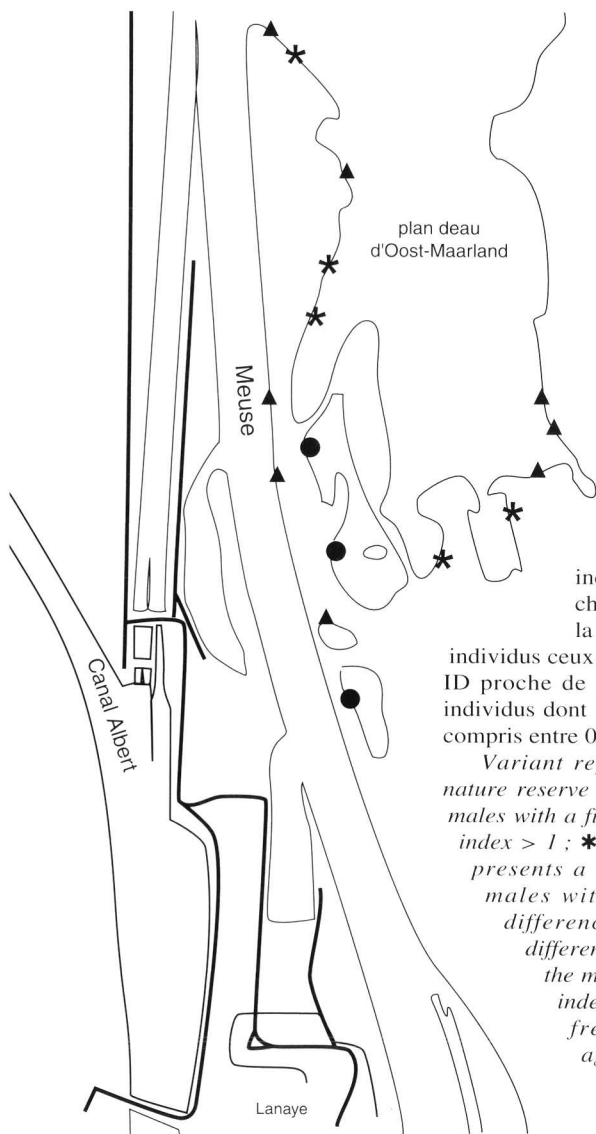


Fig. 11. Répartition des variantes de la première note pour les bruants enregistrés dans la réserve naturelle d'Oost-Maarland en 1982.

Les ● représentent les individus chez qui la première note du chant montre un ID > 1 par rapport à la trace modèle. Les * représentent les individus ceux chez qui la première note montre un ID proche de 0,6. Enfin, les ▲ représentent les individus dont les premières notes montrent des ID compris entre 0,6 et 1.

*Variant repartition of the first notes in the nature reserve of Oost-Maarland in 1982. ● show males with a first note which presents a difference index > 1 ; * show males with a first note which presents a difference index $< 0,6$; ▲ show males with a first note which presents a difference index between 0,6 and 1. The difference indexes are evaluated following the method used by BERTRAM (1970). This index estimates the divergence between frequency modulation in one note against a model note.*

3°) dans la réserve naturelle d'Oost-Maarland (**fig. 11**)

- en 1982 : les bruants cantonnés en bord de Meuse (1, 2, 3 et 4) se distinguent par des indices de différence élevés tandis que leurs voisins cantonnés aux bords du plan d'eau central ou des petites mares annexes présentent des indices de différence plus faibles. Deux sous-groupes populationnels bien marqués apparaissent donc ici.

b. le type de note utilisée en première et deuxième position du chant

Les **tableaux X, XI et XII** révèlent le type de première et deuxième notes utilisées par les bruants des roseaux sur les différents sites, en fonction de la répartition spatiale. Nous avons distingué à Genk quatre secteurs correspondant, en 1984, à des zones séparées l'une de l'autre par des écrans de végétation assez importants. Signalons que bon nombre de ces « barrières naturelles » ont été supprimées suite à des travaux de gestion pratiqués entre 1984 et 1997. Le secteur 1 englobe le marais tourbeux à l'est du *Groot Huiskens Weyer* et les roselières et typhaies bordant le *Streep* ainsi que les mares avoisinantes. Le secteur 2 correspond à une zone de bruyère et à la bordure de petits étangs situés au sud du *Groot Huiskens Weyer*. Le secteur 3 englobe le *Klein Huiskens Weyer*, le *Dilikens Weyer*, la partie sud-ouest de la réserve située sur la commune de Diepenbeek tandis que le secteur 4 est formé par la partie est de la réserve constituée de petits étangs de pisciculture en succession.

A Labuissière nous avons distingué les oiseaux cantonnés autour de l'étang central et des petites mares de ceux situés en amont, en rive gauche de la Sambre au lieu-dit « Prés des Brûlés ».

A Eijsden, nous avons distingué un groupe formé par les bruants cantonnés en bordure de Meuse par rapport à ceux cantonnés aux bords des plans d'eau.

Tableau X. Premières et deuxièmes notes le plus souvent utilisées par les différents bruants cantonnés dans la réserve de Genk (De Maten) en 1984 et 1997 et ce pour chaque secteur délimité sur base de la répartition des indices de différence.

First and second most used notes by territorial Reed Buntings in the nature reserve « De Maten » in 1984 and 1997.

Secteur 1 (G.H.W. Est)				Secteur 2 (G.H.W.S.)				Secteur 3 (S.O. réserve)				Secteur 4 (Est de la réserve)			
1984		1997		1984		1997		1984		1997		1984		1997	
A1	B1	A3	E3	117	B17	f4	p4	f20	g20	f6	C6	C12	J12	K11	k11
A9	B9	K2	E2	16	Z6	f5	E5	J13	C13	f8	C8			p10	C10
A11	V11	19	F9	12	J2			J19	d19	K13	J13				
A15	B15			14	Q4			J22	Q22	J12	C12				
A18	O18			O7	V7			K16	O16	f1	O1				
O3	P3			O5	U5			J23	P23	T7	C7				
f10	g10			p21	X21					K14	D14				
J8	k8														
c14	J14														

A Genk en 1984, des sous-groupes de populations correspondant aux différents secteurs semblent apparaître sur base de la première note utilisée par les bruants ; néanmoins, la note O est présente dans deux secteurs (relativement proches) ainsi que la note f. Pour la deuxième note, les résultats sont encore moins nets. En 1997, les groupes sont davantage mélangés : la note K apparaît dans trois secteurs comme première note, la note f dans deux secteurs.

A Labuissière, aucune tendance nette au regroupement d'oiseaux utilisant la même note n'apparaît, que ce soit en 1982 ou en 1997. Notons que l'on considère ici une surface dix fois plus petite que celle de Genk et que la superficie totale de la zone est nettement inférieure à celle d'un seul des secteurs délimités à Genk.

Tableau XI. Premières et deuxièmes notes le plus souvent utilisées par les différents bruants cantonnés dans la réserve de Labuissière en 1982 et 1997 et ce pour chaque secteur délimité sur base de la répartition des indices de différence.

First and second most used notes by territorial Reed Buntings in the nature reserve of Labuissière in 1982 and 1997.

Secteur 1 (Étang + mares)				Secteur 2 (halage - prairies humides)			
1982		1997		1982		1997	
r1	L1	p1	H1	p4	I4	p2	D2
J2	I2	f14	p14	I5	T5	p3	D3
f3	k3	f15	e15	r6	r6	C4	f4
f14	c14			K7	K7	p5	E5
f16	J16			r8	G8	f6	p6
				r9	G9	f7	p7
				a10	u10	f8	p8
				r11	g11	p9	P9
				f12	c12	p13	H13
				r13	g13	J16	I16
				I15	t15	J17	I17

Pour la région d'Eijsden, il semblerait y avoir une similitude des répertoires utilisés par les oiseaux cantonnés en bordure de Meuse mais un des oiseaux du plan d'eau central émet la même première note.

Tableau XII. Premières et deuxièmes notes le plus souvent utilisées par les différents bruants cantonnés dans la réserve d'Eijsden en 1982 et ce pour chaque secteur délimité sur base de la répartition des indices de différence.

First and second most used notes by territorial Reed Buntings in the nature reserve of Eijsden in 1982.

Secteur 1 (bords de Meuse)		Secteur 2 plans d'eau	
I1	g1	J5	t5
I2	m2	p6	I6
I3	m3	t7	I7
I4	m4	r8	G8
		a9	I9
		r10	G10
		r11	c11
		a12	I12
		I13	X13
		f14	I14
		f15	L15

Si nous confrontons maintenant ces résultats à ceux obtenus par la méthode des ID, nous voyons que pour Genk, en 1984, les onze oiseaux présentant des ID élevés se retrouvent parmi les oiseaux du secteur 1, à l'exception de trois d'entre eux qui appartiennent au secteur 3. Ceux présentant un ID faible se retrouvent dans le secteur 2 tandis que les huit oiseaux qui ont un ID intermédiaire se retrouvent dans les secteurs 1, 2, 3 et 4. De même pour Eijsden, en 1982, les groupes définis par les ID correspondent à ceux définis par le répertoire. Il y a donc une certaine correspondance entre les résultats obtenus par la méthode des ID et par celle qui examine les grands types de notes. Cette situation était tout à fait prévisible puisque les ID apprécient les divergences dans la modulation de fréquences.

4. Etude de la variabilité géographique et de l'évolution du répertoire au cours du temps

Pour l'étude de la variabilité géographique de la première note, nous avons comparé, toujours deux à deux, les grands types de premières notes présents dans les différentes régions. Cette comparaison s'est faite par la méthode des ID. Nous avons agi de même pour l'étude de la stabilité des notes de 1982 à 1997 (**tableau XIII**). Lors de la comparaison des notes deux à deux, nous avons distingué au sein de la matrice ainsi obtenue les ID < 0,6, ceux compris entre 0,6 et 1 et ceux > 1.

La comparaison des mêmes types de notes émises à une dizaine d'années d'intervalle donne en général des ID très faibles, à l'exception de la comparaison des notes I et J de Labuissière (Merbes). Des rapprochements entre différents types de notes ou motifs appartenant de surcroît à des régions différentes apparaissent ainsi. Les ID intermédiaires semblent sanctionner les comparaisons de notes de structures très différentes, quelles que soient la région et l'année.

En outre, le type de notes utilisées comme première note a très peu varié sur une dizaine d'années. Comme nous le consignons plus haut, les bruants utilisent préférentiellement une dizaine de notes ou motifs pour commencer leurs chants. Mais cette préférence se marque également d'une région à l'autre. De même, nous retrouvons en grande partie le répertoire des notes utilisées une dizaine d'années plus tôt dans le chant des bruants enregistrés en 1997. Les quelques différences observées doivent être attribuées à la dimension de l'échantillonnage.

L'examen des types de notes ou motifs utilisés dans la deuxième partie du chant montre que certaines notes ou motifs utilisés seraient propres à une région donnée (notes i, j, o, par exemple à Genk ou notes m, n d'Eijsden ou x et u de Labuissière) ; on ne peut néanmoins conclure à une caractéristique régionale car elles ne sont pas adoptées par la majorité des oiseaux présents, du moins dans l'état actuel de nos connaissances.

Discussion et conclusions

Suite à l'analyse de chants appartenant à 84 mâles cantonnés, nous avons pu dresser un inventaire non exhaustif du répertoire du bruant des roseaux et distinguer une soixantaine de motifs ou de notes différents. Parmi ces notes, seules une vingtaine sont utilisées comme notes introductrices du chant et ce, quelles que soient les régions concernées. A l'instar du chant d'autres *Emberizidae*, comme le bruant jaune (MØLLER, 1988), celui du bruant des roseaux est sujet à des variations saisonnières qui se traduisent dans la longueur des chants, leur diversité ou leur rythme d'émission (HANSEN, 1978). Tout comme chez le bruant jaune également, l'activité vocale est plus intense lors de l'arrivée des femelles sur les territoires et reprend lors de la période d'incubation (GAILLY, 1982 a, b et c ; NEMETH, 1994). GAILLY considère qu'à l'époque des accouplements, les chants se succèdent quasi sans interruption. Pour EWIN (1976, *in* NEMETH, 1994), les mâles de bruants des roseaux peuvent être scindés en deux catégories et ce, quelles que soient les phases du cycle de reproduction : ceux qui présentent des chants rapides et ceux qui présentent des chants lents ; pour NEMETH (1996) par contre, l'émission de chants plus rapides est le fait de mâles non appariés, les chants les plus lents, ceux des mâles appariés. Selon nos observations, les chants les plus longs et au débit le plus rapide sont entendus à l'époque des poursuites sexuelles. Ces observations montrent donc que le chant jouerait un rôle important non seulement dans l'attraction des femelles mais aussi dans la maturation de celles-ci ainsi que dans la cohésion du couple, durant l'incubation. Ceci, selon NEMETH (1996), aurait pour effet d'enrayer le phénomène des copulations extra conjugales lors de la deuxième et de la troisième nidification. Les travaux de DIXON *et al.* (1994) ont en effet montré que chez le bruant des roseaux, 55 % des jeunes sont issus de copulations extra-conjugales et que 86 % des nids contiennent des oisillons qui ne sont pas nourris par leur père naturel.

GHIOT (1976) et EWIN (1976, *in* NEMETH, 1994), GAILLY (1982 a, b et c) et NEMETH (1994) montrent que les relations sociales au sein d'un groupe de bruants des roseaux sont facilitées par une reconnaissance individuelle des mâles cantonnés. Celle-ci est basée sur des variations dans la modulation de fréquences des premières notes du chant. En effet, selon ces auteurs, la première note est émise avec une remarquable constance par un même individu, la deuxième partie du chant étant plus plastique. Selon nos travaux, la deuxième (voire, chez certains individus, la troisième note du chant) est également émise avec une certaine constance. Néanmoins, au début du printemps, lors de leur installation sur un nouveau territoire, les mâles émettent des chants qui ne comprennent bien souvent que la première note répétée ou non. A nos yeux, cette utilisation lors de l'arrivée sur les territoires la rend prépondérante par rapport au reste du chant et ce, dans la majeure partie des interactions territoriales. C'est pourquoi nous avons basé notre étude de la variabilité individuelle sur ce type de notes.

La comparaison, par la méthode des indices de différence, des premières notes émises par les bruants des roseaux montre une variabilité intra-individuelle faible et conclut à une variabilité inter-individuelle. Cette reconnaissance des oiseaux est d'ailleurs confirmée par des expériences de rediffusion des chants, pratiquées sur le terrain. GAILLY (1982 a, b et c) montre que les mâles voisins se reconnaissent tandis que NEMETH (1994) montre que les femelles reconnaissent par le chant les mâles auxquels elles sont appariées. Par contre, la deuxième partie du chant est plus variable dans le temps ou au cours d'une même séquence de chant. Il est dès lors permis de penser que le bruant des roseaux a élaboré un système de reconnaissance individuelle semblable à celui observé chez d'autres espèces d'*Emberizidae* (cf. le bruant à couronne blanche (MARLER, 1960 ; MARLER et TAMURA, 1964 ; BAPTISTA, 1975), le bruant zizi (KREUTZER, 1974) et le bruant jaune (HASSE, 1963, in MØLLER, 1988). Par contre, à l'opposé du bruant à couronne blanche et à l'instar des autres espèces européennes étudiées à ce jour, la deuxième partie du chant ne sous-tendrait pas de variations régionales car trop plastique et variable pour un même individu et d'un individu à l'autre. Cette variabilité, dans la deuxième partie du chant, aurait plutôt une fonction de plus grande attractivité vis-à-vis des femelles par diversification et augmentation des notes et motifs.

Si l'on considère la répartition des oiseaux sur le terrain, en fonction du répertoire utilisé (deux premières notes), nous obtenons des résultats différents suivant les régions ou les années considérées. A Genk, en 1984, des sous-groupes populationnels semblent apparaître sur base du répertoire utilisé. Cette conclusion est partiellement confirmée par la méthode des ID de différence appliquée aux premières notes des bruants occupant le site.

Cette division en sous-groupes disparaît en 1997 : les individus semblent s'être mélangés, du moins si l'on excepte les zones ouest et sud-ouest de la réserve. A Labuissière, en 1982 ou 1997, nous n'observons aucun regroupement flagrant des oiseaux, que ce soit sur base du répertoire (deux premières notes) ou sur base de la méthode des ID appliquée aux premières notes utilisées par les différents mâles en présence. Par contre, à Eijsden, en 1982, une distinction nette s'observe entre les individus cantonnés en bordure de Meuse et ceux présents sur les plans d'eau voisins. Les enregistrements obtenus en 1997, pour cette région, ne sont malheureusement pas significatifs, vu la taille de l'échantillon.

La structure de l'habitat pourrait expliquer en partie les différences observées dans la répartition des diverses variantes du chant. En effet, rappelons qu'à Genk, dans les années 80, d'importants rideaux d'arbres, voire de petits bosquets, décourageaient le mélange des individus cantonnés. Ces barrières ont pratiquement disparu en 1997 suite à d'importants travaux de gestion qui permettent une communication entre la plupart des étangs et marécages tourbeux. Néanmoins, une zone semble avoir mieux conservé ses caractéristiques : il s'agit de la partie ouest et de la partie sud de la réserve (plus boisée, où les travaux de gestion n'étaient pas encore venus à bout des barrières natu-

relles, du moins en 1997). GAILLY, examinant la répartition du répertoire des bruants dans la réserve, de 1980 à 1982, observait déjà une meilleure maintenance des types de première note utilisée dans cette zone. Il l'attribuait, non pas à l'existence de barrières naturelles, mais bien à la moindre compétition existant pour ces sites par rapport aux marais tourbeux. Les mâles cantonnés dans les marais tourbeux, plus favorables pour la reproduction, devraient selon lui subir plus de compétition territoriale : les changements de propriétaires étaient donc plus fréquents dans ces zones. Il est difficile de trancher actuellement entre ces deux hypothèses mais il faut souligner qu'actuellement la compétition est faible : les mâles, présents en petit nombre, occupent des territoires très vastes et non saturés, ce qui inclinerait davantage à penser que c'est l'ouverture du milieu qui est responsable du mélange des individus. Il est intéressant de constater que chez le bruant proyer, par contre, des variations dialectales sont observées sans que l'hétérogénéité du milieu puisse être invoquée (MC GREGOR, 1980).

Bien que la superficie des milieux inventoriés à Labuissière et Eijsden soit inférieure à celle des milieux inventoriés à Genk (quasi dix fois moindre), il est intéressant de constater qu'il s'agit dans les deux cas de milieux ouverts dans lesquels les chants des bruants enregistrés ne présentent pas de variations géographiques. L'influence du milieu sur l'émergence de variations dialectales ou géographiques dans le chant des oiseaux n'est plus à démontrer (BAKER et MEWALDT, 1978 ; TREISMAN, 1978 ; HUNTER et KREBS, 1979 ; KING *et al.*, 1972 ; ROBERTS *et al.*, 1983 ; BAKER et CUNNINGHAM, 1985). GAILLY (1982 a) la met d'ailleurs en évidence chez le bruant des roseaux dans la réserve naturelle « *De Maten* » et montre que les bruants qui habitent auprès des barrières arborées ont un chant qui rappelle davantage celui du pinson par son rythme et la gamme de fréquences des notes utilisées. EWIN (1976, *in* NEMETH, 1996) attribue pour sa part cette ressemblance à des erreurs d'apprentissage du chant chez des individus élevés à proximité de pinsons cantonnés sans relever l'influence du milieu qui transparaît néanmoins dans son étude.

GAILLY (1982), en examinant le répertoire des bruants des roseaux, par comparaison visuelle des sonogrammes, concluait à une variation géographique du chant et même à un phénomène dialectal qui engendrerait coopération entre individus ; il était renforcé dans cette opinion par des expériences de « rediffusions de chants » dans lesquelles les différents mâles cantonnés au bord d'un étang à Genk avaient réagi ensemble à la diffusion du chant d'un mâle étranger (Labuissière). Ses conclusions appuyaient la thèse de TREISMAN (1978) selon laquelle les dialectes favoriseraient la « *kin selection* » (sélection de parentèle) en servant de marqueur génétique. Elles sont actuellement mitigées par les travaux de DIXON *et al.* (1994) puisque ceux-ci montrent que plus de 50 % des jeunes ne sont pas nourris par leur père génétique mais bien par des proches voisins, qui peuvent bien entendu avoir des liens de parenté avec les pères nourriciers. L'isolement éthologique des populations possédant des dialectes différents limiterait dès lors les flux de gènes existant entre elles. Selon la théorie sociobiologique, la compétition inter-individuelle serait ainsi diminuée

entre des individus qui présentent un lien de parenté. Cette théorie génétique de l'origine et de la maintenance des dialectes est aujourd'hui remise en question par une série d'études qui prennent en compte la comparaison des ADN mitochondriaux des oiseaux avec leur appartenance à un dialecte donné. ZINK et BARROWCLOUGH (1984), par exemple, montrent que chez le célèbre bruant à couronne blanche, la répartition géographique des cartes génétiques des individus ne correspond pas exactement à celle des dialectes. Les frontières existant entre les différentes populations sont bien moins précises que ne le laisserait supposer l'étude des vocalisations.

Nos travaux basés sur la méthode de l'ID ne confirment pas l'existence de variations géographiques chez le bruant des roseaux. Au contraire, ils montrent un rapprochement entre certains motifs et notes de structures proches appartenant à des régions différentes et une divergence entre certaines notes appartenant aux individus d'une même région. Comment expliquer, dès lors, le résultat des rediffusions de chants réalisés par GAILLY (1982 a, b et c) ? Nous avons vu que si les variations géographiques sont peu perceptibles, la méthode de l'indice de différence fait au contraire apparaître des rapprochements et divergences entre certains types de notes. Il serait dès lors utile de reprendre les expériences de rediffusions en tenant compte de ce phénomène et en diffusant par exemple à un bruant cantonné à Genk, et caractérisé par une note B, les chants de bruants de Labuissière caractérisés respectivement par une note B et par une autre note afin de voir si la réactivité du bruant testé n'est pas due au type de note utilisé par rapport à la sienne. Il serait aussi très intéressant de mener parallèlement à l'étude des chants du bruant une étude génétique et une étude sur l'apprentissage du chant.

Enfin, le résultat le plus intéressant dans notre travail est sans doute celui qui a trait à la constance des formes de notes utilisées, à un même endroit, après dix ans. Ils montrent qu'une note donnée se perpétue dans le temps de manière quasi inchangée ; il y aurait donc une certaine tradition orale. Cette tradition orale pourrait résulter d'une filiation, les jeunes manifestant une grande fidélité à la région où ils sont nés. Cette fidélité au site de la naissance est prouvée dans la réserve « *De Maten* » par les résultats de baguages (GAILLY, 1982). Cette constance des caractéristiques régionales a aussi été mise en évidence pour le bruant à couronne blanche. Chez d'autres espèces pourtant, un changement peut survenir rapidement dans les variations géographiques des chants par l'introduction d'erreurs de copies effectuées par les descendants. C'est notamment le cas des étourneaux sansonnets -*Sturnus vulgaris*- (ADRET-HAUSBERGER, 1986) ou du pinson (*Fringilla coelebs*) en Nouvelle-Zélande (LYNCH *et al.* 1989) ou encore des pinsons de Darwin -*Geospiza sp.*- (GIBBS, 1990).

BIBLIOGRAPHIE

- ADRET-HAUSBERGER (1986). — Temporal dynamics of dialects in the whistled songs of starlings. *Ethology*, **71** : 140-152.
- ALTMANN J. (1974). — Observation study of behaviour. Sampling methods. *Behaviour*, **49** : 227-267.

- BAKER & MEWALDT (1978). — Song dialects as barriers to dispersal in white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttali*). *Evolution*, **32** : 712-722.
- BAKER M.C. et M.A. CUNNINGHAM (1985). — The biology of bird-song dialects. *Condor*, **76** : 351-356.
- BERTRAM B. (1970). — The vocal behaviour of the Indian hill mynah. *Anim. Behav. Monogr.*, **3** : 81-192.
- BAPTISTA L.F. (1975). — Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttali*). *Publ. Zool. Univ. Calif.*, **105** : 1-52.
- BAPTISTA L.F. (1977). — Geographic variation in song and dialects of the puper sound white-crowned sparrow. *Condor*, **79** : 356-370.
- CATCHPOLE C.K. & P.J.B. SLATER (1995). — *Bird Song Biological themes and variations*. Cambridge University Press, 241 pp.
- CONRADS J. (1976). — Studien an fremddialekt- Sangern un dialekt Mischsängern des Orlolans (*Emberiza hortulana*). *J. Orn.*, **117** : 438-450.
- DIXON A., D. ROSS, L.C. O'MALLEY & T. BURKE (1994). — Parental investment inversely related to degree of extra-pair paternity. *Nature*, **371** : 1217-1225.
- GAILLY P. (1982 a). — Etude éco-éthologique du bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus* L.). *Cah. Ethol. appl.*, **2** (2) : 123-150.
- GAILLY P. (1982 b). — Le chant du bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus* L.) : description d'un système de reconnaissance individuelle. *Aves*, **19** (1) : 13-21.
- GAILLY P. (1982 c). — Le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus* L.). *Aves*, **19** (2) : 99-102.
- GERARD M. (1984). — *Synécologie quantitative de l'avifaune du site de Genk. Evolution d'une communauté de passereaux paludicoles dans la réserve de Genk : 1958-1984*. Mémoire de licence en sciences zoologiques de l'Université de Liège.
- GHIOT C. (1976). — Contribution à l'étude du comportement territorial chez le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*). *Gerfaut*, **66** : 267-305.
- GIBBS H.L. (1990). — Cultural evolution of male song types in Darwin's medium ground finches *Geospiza fortis*. *Animal Behaviour*, **39** : 253-263.
- HANDFORD P. (1981). — Vegetation correlates of variation in the song of *Zonotrichia capensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **8** : 203-206.
- HANSEN P. (1978). — Song variations in the yellowhammer (*Emberiza citrinella*). *Biophon*, **6** : 7-8.
- HAUSBERGER M. (1979). — *Contribution éthologique à l'analyse des populations d'étourneaux de la région de Rennes : structure et contexte fonctionnel des sifflements*. Thèse de D.E.A. Université de Rennes.
- HIETT J. & C.K. CATCHPOLE (1982). — Song repertoires and seasonal song in the yellowhammer (*Emberiza citrinella*). *Animal Behaviour*, **30** : 568-574.
- HUNTER M.L. et J.R. KREBS (1979). — Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *J. Anim. Ecol.*, **48** : 759-785.
- KING A.P. (1972). — Variation in the song of the rufous collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, in northwestern Argentina. *Z. Tierpsychol.*, **30** : 344-373.
- KREUTZER (1979). — Etude du chant chez le bruant zizi (*Emberiza cirulus*) : le répertoire, caractéristiques et distribution. *Behaviour*, **71** (3-4) : 291-321.
- KEULEN C. (1983). — Etude comparative du chant imitatif de quelques oiseaux de marais : la gorgebleue à miroir blanc (*Cyanosylvia svecica cyanecula*), le phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*) et la rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*). *Cah. Ethol. appl.*, **3** (2) : 165-189.
- KEULEN C. (1984). — Vocalisations de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* L.). 1. Variations dialectales du chant en Belgique. *Cah. Ethol. appl.*, **4** (4) : 219-246.
- KROODSMA D.E. (1982). — Song repertoires : problems in their definition and use. 125-146 in : D.E. Kroodsma & E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic press, New York.
- LYNCH A., G.M. PLUNKETT, A.J. BAKER & P.F. JENKINS (1989). — A model of cultural evolution of chaffinch song derived with the same concept. *Am. Natur.*, **133** : 634-653.

- MARLER P. (1960). — Bird songs and mate selection. 348-367 in : W.E. Lanyon & W.N. Tavolga (ed.) : *animal sounds and communication*. Am. Inst. Biol. Sci, Washington.
- MARLER P. (1970). — A comparative approach to vocal learning : song development in white-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **71** (suppl) : 1-25.
- MARLER P. & M. TAMURA (1964). — Song dialects in three populations of white-crowned sparrows. *Science*, **146** : 1483-1486.
- MARLER P. & S. PETERS (1981). — Sparrows learn adult song and more from memory. *Science*, **213** : 780-782.
- MC GREGOR P.K. (1986). — Song types in the corn buntings *Emberiza calandra* : matching and discrimination. *J. Ornithol.*, **127** : 37-42.
- MÖLLER A.P. (1988). — Spatial and temporal distribution of song in the yellowhammer (*Emberiza citrinella*). *Ethology*, **78** : 321-331.
- NEMETH E. (1996). — Different singing styles in mated and unmated Reed Buntings (*Emberiza schoeniclus*). *Ibis*, **138** : 172-176.
- NEMETH E. (1994). — Individuelles Erkennen des Gesangs durch die Weibchen und Gezangsaktivität der Männchen bei der Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*). *J. Ornithol.*, **135** : 217-222.
- NOEL C. & C. KEULEN (1997). — Vocalisations du grèbe huppé (*Podiceps cristatus* L.) : contexte comportemental et variabilité. *Cah. Ethol.*, **17** (1) : 1-48.
- NOTTEBOHM F. (1969). — The song of the chingolo (*Zonotrichia capensis*) in Argentina : description and evaluation of a system of dialects. *Condor*, **71** : 299-315.
- NOTTEBOHM F. (1970). — Ontogeny of bird song. *Science*, **167** : 950-956.
- PAYNE R.B. (1985). — Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata*. *Z. Tierpsychol.*, **70** : 1-44.
- ROBERTS J., A. MORENO, A. KALCENIK & M. HUNTER (1983). — Physical considerations in the frequency limits of birdsong. *Acoustics Lett.*, **6** : 100-105.
- RUWET J.C. (1959 a). — Esquisse écologique des oiseaux nicheurs du site de Genk (Limbourg). *Le Gerfaut*, **49** : 137-162.
- RUWET J.C. (1959 b). — Aspects du problème du cantonnement chez les oiseaux de la réserve de Genk (Limbourg). *Le Gerfaut*, **49** : 163-203.
- SLATER P.J.B. & S.A. INCE (1982). — Song development in chaffinches : what is learnt and when ? *Ibis*, **124** : 21-26.
- THIELCKE G. (1969). — Geographical variation in bird vocalization. 310-339 in : R.A. HINDE (ed) : *Bird vocalization*. Cambridge University Press.
- TRISMAN (1978). — Bird song, dialects, repertoire size and kin association. *Animal Behaviour*, **26** : 814-817.
- ZINK R.M. & G.F. BARROWCLOUGH (1984). — Allozymes and song dialects : a reassessment. *Evolution*, **38** : 444-448.

REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, il nous est agréable de remercier ici toutes les personnes qui ont contribué à sa réalisation et plus particulièrement :

Monsieur W. PEUMANS, conservateur de la réserve naturelle « De Maten » qui, depuis de longues années, facilite les études menées par le Service d'Ethologie dans cette réserve,

Monsieur P. GAILLY, doctorant IRSIA, dont une partie des enregistrements anciens archivés au Service a servi de base à cette étude, pour les régions de Labuissière et d'Eijsden en 1982.

Messieurs E. DONNET, G. MOTTE et J.-F. VAN BELLINGHEN pour la collecte de données en 1997 à Labuissière et Eijsden.