

SYNTHÈSE

# Les communications acoustiques chez les oiseaux

## Rôles et fonctions des chants<sup>1</sup>

par

Christine KEULEN<sup>2</sup>

### **ABSTRACT : Vocal communication in birds : functions and roles of songs**

During the late 1950s, advancing technology allowed progress in the study of bird vocalizations. Several topics were handled about the syrinx structure and song learning mechanisms but the present approach emphasizes many examples about species recognition and variations in bird song. Some classical topics, in several species, are reviewed to show the rules which are used in species recognition. The design and evolution of vocal communication is limited by certain constraints. These constraints are physical (vocalizations structure depends on the structure of the syrinx and on the bird's weight), ecological (the sound seems adapted to the best propagation in the bird's environment) or behavioural...

Then we emphasized the studies about the functions of bird songs. The chosen examples show that it is not easy to distinguish territorial contexts from sexual attraction ; territoriality and breeding behaviour are indeed often bonded. Individual recognition by song in Oscines or other species is discussed and attempts are made to understand geographic variations. Following some authors these are the results of a cultural transmission of bird song characteristics ; for the others it's only geographical variations that occur over long distances. More research is needed before the full significance of dialects is understood, especially genetic studies.

**Keywords** : songs, species recognition, diversity, individual and geographical variations, ecological adaptation, behavioural signification.

<sup>1</sup> Texte d'un exposé présenté le 21.10.99 au séminaire d'Ethosociologie animale (Prof. J.Cl. Ruwet) ; reçu le 18.10.99 ; accepté le 19.11.99.

<sup>2</sup> Chercheur au service d'Ethologie et de Psychologie animale, Institut de Zoologie, 22 quai Van Beneden, B-4020 Liège. E.mail : C.Keulen@ulg.ac.be.

## RÉSUMÉ

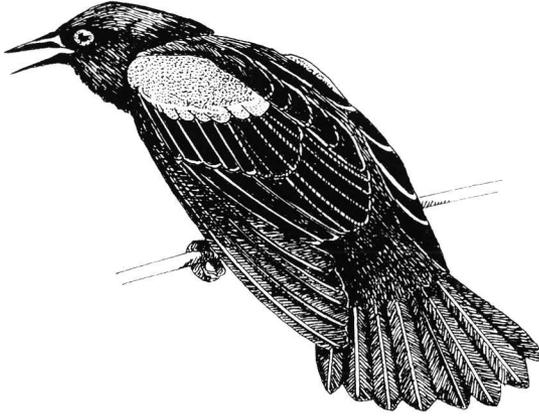
L'étude des vocalisations aviaires a pris son essor à la fin des années cinquante et a permis d'éclairer d'un jour nouveau le rôle des communications sonores dans le comportement social des oiseaux. La structure de l'organe phonatoire et les mécanismes d'apprentissage du chant ont été des axes de recherche particulièrement explorés mais le propos de la présente synthèse est avant tout d'appréhender, par une foule d'exemples, le problème de la spécificité des vocalisations et des variations qui se greffent sur celles-ci. Les règles qui président à la spécificité du chant sont discutées au travers d'expériences désormais classiques menées sur quelques espèces. Les contraintes distinctes de la spécificité sont alors examinées : celles-ci sont de natures diverses : environnementales (les vocalisations sont adaptées à la meilleure propagation possible dans le milieu environnant), anatomiques (la structure des vocalisations dépend de la structure de la syrinx et du poids de l'oiseau), voire comportementales.

Un intérêt plus particulier est alors porté aux fonctions des chants. Les nombreux exemples énoncés démontrent, si besoin en était encore, qu'il est parfois difficile de faire la part entre défense territoriale et attractivité sexuelle, les deux phénomènes étant intimement liés.

Le problème de la reconnaissance individuelle est ensuite appréhendé tant chez les Oscines que chez les autres groupes d'oiseaux. Les variations régionales observées dans le chant des oiseaux résulteraient pour certains auteurs d'une véritable transmission culturelle du message spécifique, adapté aux conditions locales du milieu. Pour d'autres, au contraire, il ne s'agirait que de transformations progressives d'une forme dans une autre. L'avènement des techniques d'analyses génétiques permet d'éclairer d'un jour nouveau les expériences réalisées dans le domaine des vocalisations.

**Mots clés** : chant, reconnaissance spécifique, diversité, variations individuelles et géographiques, adaptations écoogiques, signification comportementale

\*  
\*\*

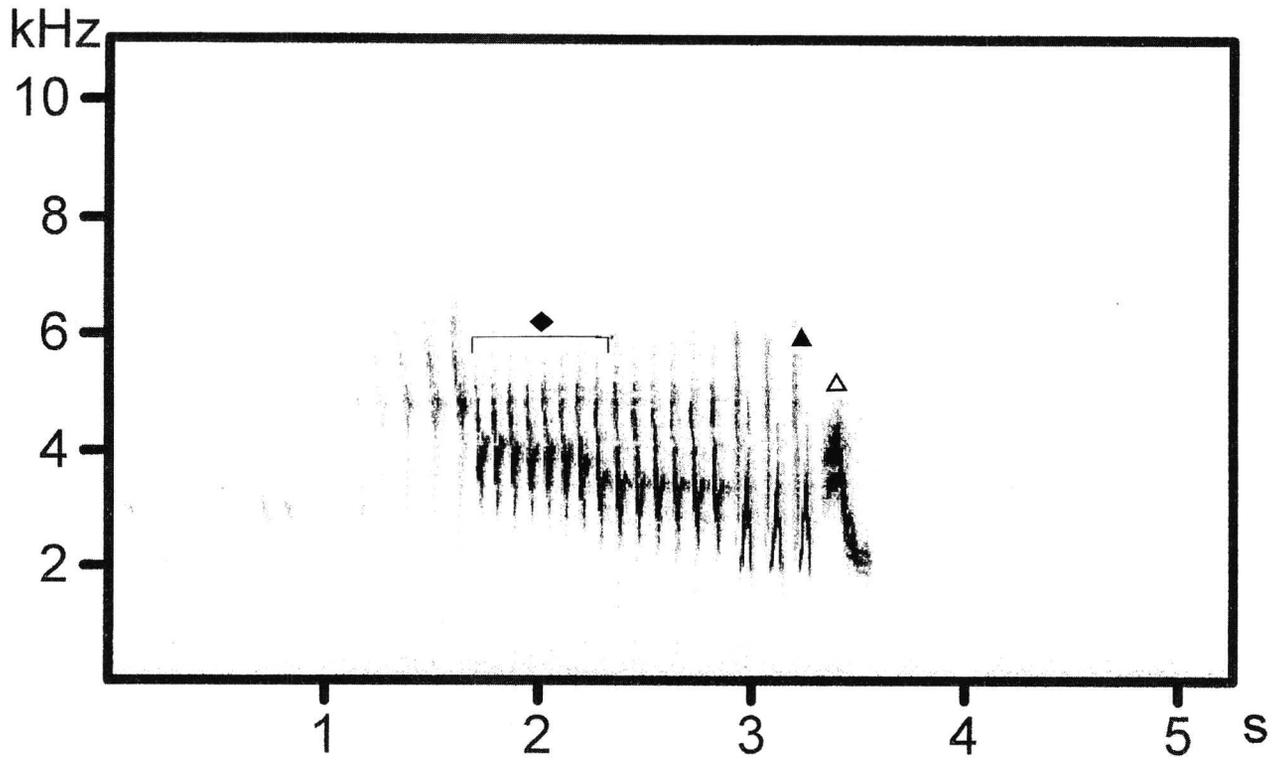


**Fig. 1.** Le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*), passereau de la famille des *Icteridae*, est un sujet de recherche particulièrement apprécié des spécialistes des études de chants d'oiseaux.

*The song of the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*), a species of the Icteridae family, has been especially studied by many ethologists.*

Dans le monde animal, la participation d'un ou plusieurs individus est souvent nécessaire à l'accomplissement de différentes fonctions vitales. Cette coopération est rendue possible par l'utilisation de signaux de diverses natures : auditifs, visuels, tactiles, chimiques... Si ces signaux induisent une modification du comportement de l'individu qui les perçoit, on parle de communication (LEROY, 1979).

Chez les oiseaux, chaque espèce développe son propre système de communication mélangeant souvent stimuli auditifs et visuels. Ceux-ci interviennent dans les comportements de défense, de reproduction ou de cohésion sociale. L'importance relative donnée à chaque type de signal dépendrait notamment du milieu dans lequel évolue l'espèce, les parades auditives ayant davantage d'importance lorsque la visibilité est réduite (WILEY, 1971). La part des deux types de signaux est souvent difficile à apprécier, surtout dans la nature. Quelques expériences réalisées dans ce domaine l'attestent. Citons celles, désormais classiques, réalisées sur le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*), un oiseau de la famille des Ictéridés (**fig. 1**). Celui-ci fréquente, en Amérique du Nord, des forêts claires d'érables entrecoupées de plages marécageuses dotées d'une abondante couverture de roseaux. Dans ces milieux, où la visibilité est réduite (milieux marécageux), chaque mâle défend son territoire à partir de postes de chant (buissons, roseaux...) et, tout en vocalisant, agite les ailes, mettant ainsi en évidence les taches rouges des épaules. Après capture par les chercheurs, certains oiseaux sont dévocalisés (par section du nerf hypoglosse gauche innervant les principaux muscles de l'appareil phonateur), d'autres ont les marques rouges des ailes masquées par de la couleur noire. Une fois relâchés dans la nature, les oiseaux dévocalisés perdent beaucoup plus rapidement leurs territoires que les individus décolorés ; ceux-ci finissent néanmoins par se faire envahir par les mâles normaux voisins mais après un certain laps de temps.



Chez cette espèce, dans le cadre précis de la défense territoriale au printemps, les signaux acoustiques sembleraient prendre le pas sur les signaux optiques mais les deux types de signaux sont nécessaires au maintien du territoire (PEEK, 1972 ; BELETSKY, 1996). L'on sait actuellement que les signaux acoustiques jouent un rôle important même chez des oiseaux qui réalisent des parades nuptiales élaborées riches en signaux optiques (*cf.* les espèces où les mâles se rassemblent en *leks* ou arènes de parade) : nous le verrons par la suite.

L'étude des systèmes de communication acoustique élaborés par les différentes espèces d'oiseaux a suscité un intérêt relativement récent puisque c'est en 1954 avec l'apparition du sonographe de THORPE, que des représentations graphiques fiables des chants, les sonogrammes, ont pu être obtenues. Les sonogrammes donnent, entre autres choses, une représentation graphique des modulations de fréquences en fonction du temps. Le sonographe est aujourd'hui relayé par des programmes informatiques qui donnent le même genre d'information (**fig. 2**).

◀ **Fig. 2.** Le sonogramme fournit une représentation graphique des vocalisations sous la forme de modulations de fréquences en fonction du temps. Les variations d'intensité sont également visibles par des différences dans la noirceur du tracé.

Ci-contre un sonogramme d'un chant de pinson des arbres (*Fringilla coelebs*).

On appelle :

**note** : le plus petit élément acoustique ne comportant pas de silence en son sein ( $\Delta$  sur la **fig. 2**) ;

**motif** : un ensemble de deux ou plusieurs notes se représentant toujours identique à lui-même au cours des différentes séquences de chant ( $\blacktriangle$  sur la **fig. 2**) ;

**phrase** : un ensemble de notes ou motifs identiques ( $\blacklozenge$  sur la **fig. 2**).

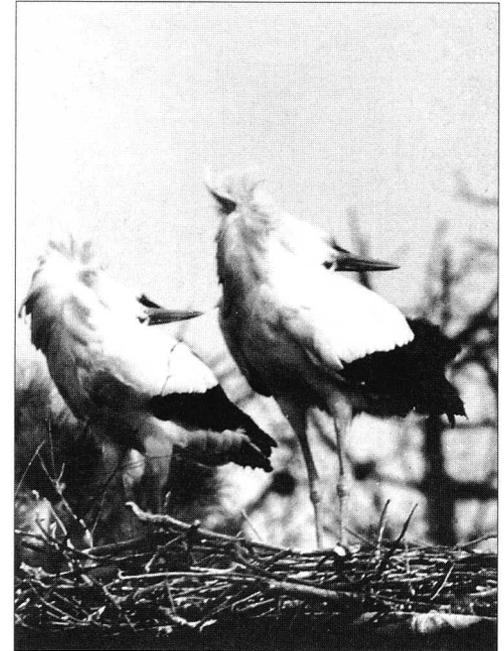
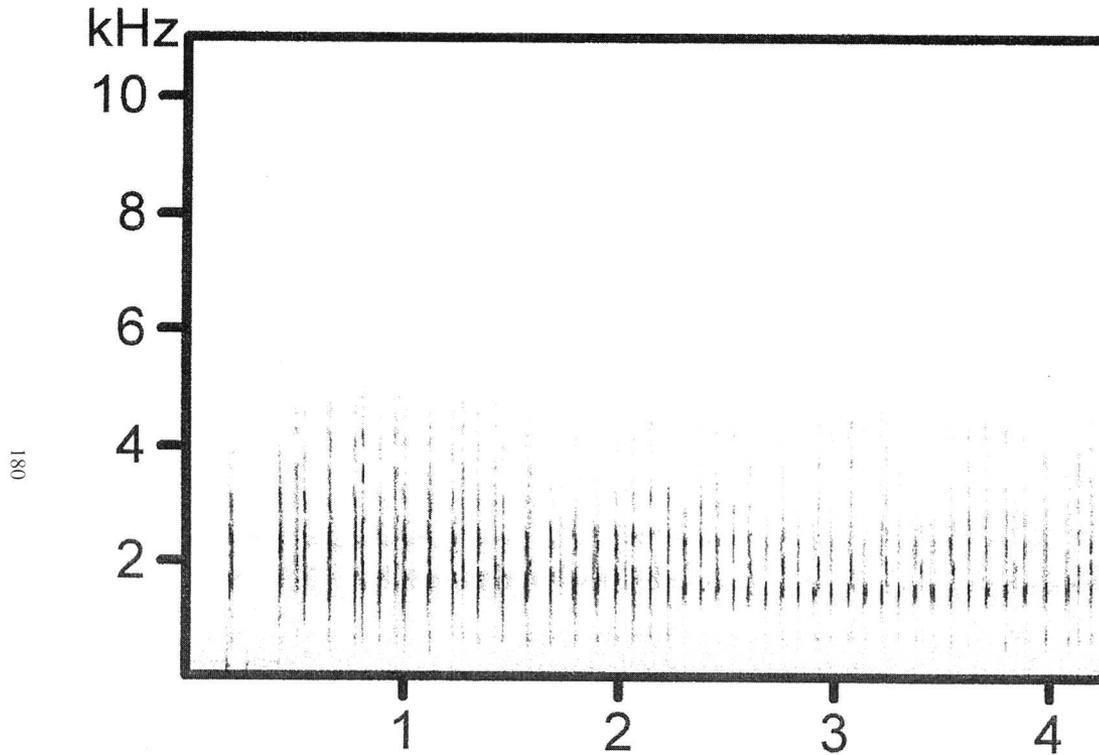
*The sonagram gives us a graph of frequency against time. Amplitude variations are also represented as the darker the shading the greater the amplitude.*

*For example, on the left, a sonagram of chaffinch song. We call :*

**note** : *the smallest acoustic unit (without any interruption) ;*

**sound element** : *an assemblage of two or three notes ;*

**phrase** : *an assemblage of the same notes or sound elements.*



**Fig. 3. et photo 1.** Les bruits mécaniques produits par le claquement de bec des cigognes (*Ciconia ciconia*) — craquètements — jouent un rôle important dans la formation du couple, la synchronisation des partenaires et le renforcement des liens conjugaux au cours de la saison de reproduction. Les sonogrammes de ces émissions sonores trahissent leur caractère simple et répétitif (photo J.C. Ruwet).  
*The mechanical sounds produced by snapping the bill among storks (*Ciconia ciconia*) play an important role in pair formation, pair bonding and mate synchronization during the breeding season. The sonogram shows single and repetitive clicks.*

## Classification des signaux acoustiques

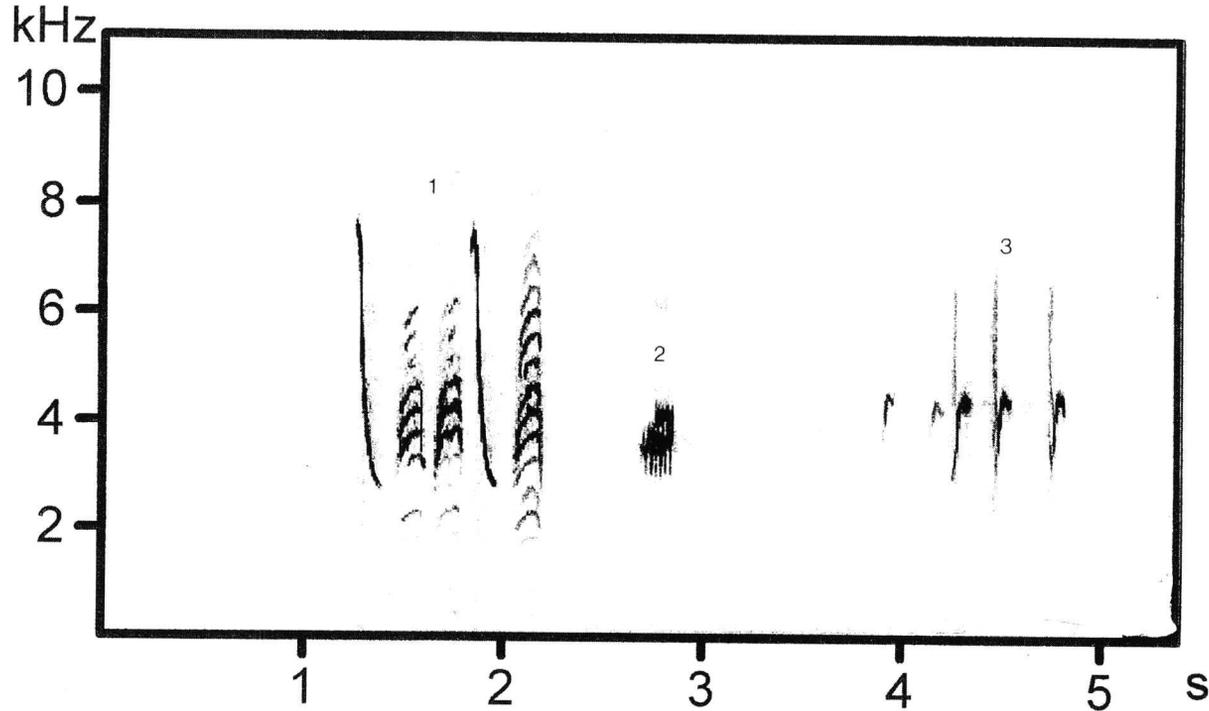
On appelle **répertoire** l'ensemble des signaux sonores utilisés par une espèce ; il y a diverses manières de classer les émissions sonores : suivant leurs fonctions, d'après la catégorie d'individus qui les émettent, suivant la période de l'émission, d'après la nature des récepteurs ou selon qu'ils favorisent l'éloignement ou le rapprochement des individus BRÉMOND (1971).

Rappelons que deux types de signaux sonores, d'origines très différentes, instrumentale ou vocale, sont utilisés dans les relations interindividuelles (LEROY, 1979 ; KROODSMA, 1982).

Les **signaux instrumentaux** sont produits par la queue, le bec, les ailes, voire les pattes de l'oiseau. Parmi les exemples les plus connus, citons : les chevrottements de la bécassine des marais (*Gallinago gallinago*) (REDDIG, 1978) ou de la bécassine à queue pointue (*Gallinago stenura*), les claquements et bourdonnements produits par les ailes des engoulevents (*Caprimulgus sp.*) ou de certains oiseaux mouches (*Trochilidae*) ou encore les claquements de bec ou craquètements de la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) (**fig. 3 et photo 1**), les tambourinements des pics... (CATCHPOLE, 1979). La plupart de ces signaux instrumentaux s'ajoutent aux manifestations vocales de l'espèce dans la défense territoriale. Chez les pics (*Dendrocopus major*), ils interviennent également dans la synchronisation des partenaires au cours de certaines phases des parades au même titre que des attitudes ritualisées (KILHAM, 1958, *in* LEROY, 1979).

Les **signaux vocaux**, par contre, sont produits par l'organe phonatoire de l'oiseau, la syrinx, située à l'intersection des bronches et de la trachée (BRACKENBURY, 1980, 1982 ; GAUNT et GAUNT, 1985 ; NOWICKI et MARLER, 1988 ; BRACKENBURY, 1989 ; SUTHERS, 1990). Les signaux vocaux présentent une telle richesse et une telle diversité que l'homme a été tenté de réaliser, en leur sein, des classifications. Une première différenciation s'opère ainsi entre les **chants** et les **cris** (BRÉMOND, 1971).

On désigne sous le terme **chant** une production sonore spécifique d'un certain niveau de complexité, se composant tantôt d'une succession d'éléments identiques répétés à intervalles réguliers, tantôt de notes et motifs divers organisés en syllabes, strophes et phrases. Le plus souvent, le chant est l'apanage du mâle en saison de reproduction et joue un rôle important dans la défense du territoire et l'attraction des femelles. Le terme **cri** désigne par contre une production vocale simple, composée d'une ou de quelques syllabes ou notes seulement ; les cris sont produits par les deux sexes dans les contextes distincts de celui de la reproduction (cri de contact, cri de détresse, cri d'alarme, cri de quémante, cri de vol...). Ils interviennent également dans la reconnaissance parents/enfants chez les espèces qui nichent en colonie ou dans la cohésion du couple ou d'un groupe social. Certaines expériences tendent à montrer que les cris seraient innés (CATCHPOLE et LEISLER, 1989 ; CATCHPOLE et SLATER, 1995) (**fig. 4**). Toutefois, certaines espèces amélioreraient leur vocabulaire par apprentissage d'éléments servant de marqueur populationnel ou individuel.



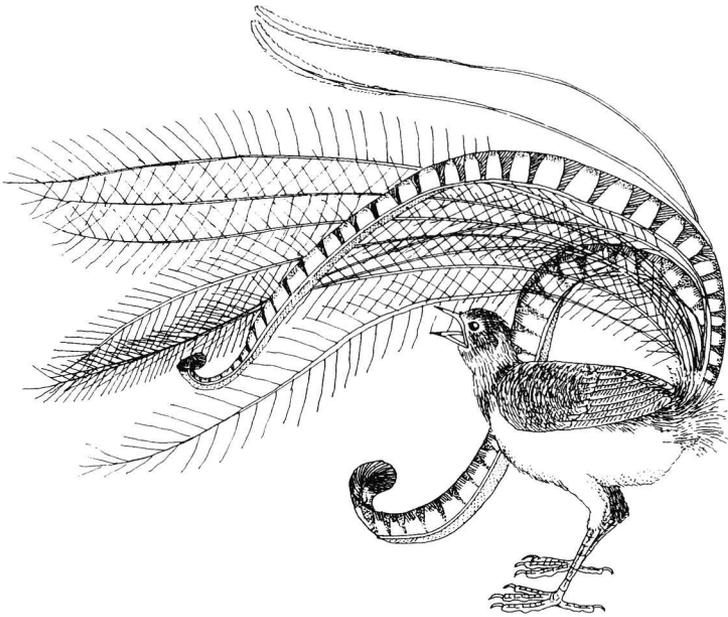
**Fig. 4.** Contrairement aux chants qui sont des émissions sonores relativement longues émises dans des contextes de cour ou de défense territoriale, les cris sont composés d'une, deux, voire trois entités sonores et sont émis dans des contextes en général différents.

Ci-dessus trois sonogrammes représentant : **1**, un cri de détresse de mésange charbonnière (*Parus major*) ; **2**, un cri de pluie du pinson (*Fringilla coelebs*) ; **3**, un autre cri du pinson « pink ».

*Relatively to the songs, which are long and structurally more complex male production during displays or territorial defence, calls are short (one, two or three units) and simple productions shared by both sexes throughout the year in distinctive contexts. Above, three sonograms : 1, distress call of a great tit (*Parus major*) ; 2, « rain call » of a chaffinch (*Fringilla coelebs*) ; 3, another contact call of a chaffinch « Pink ».*

Néanmoins, la distinction structurale et fonctionnelle entre cris et chants n'est pas toujours évidente, en particulier chez les espèces possédant des vocalisations moins complexes que celles des Oscines<sup>2</sup>, comme les grèbes huppés (*Podiceps cristatus*) (NOEL et KEULEN, 1997), les pics, les butors (*Butorivus stellarius*), les plongeurs (*Gavia sp.*) (GILBERT *et al.*, 1994)...

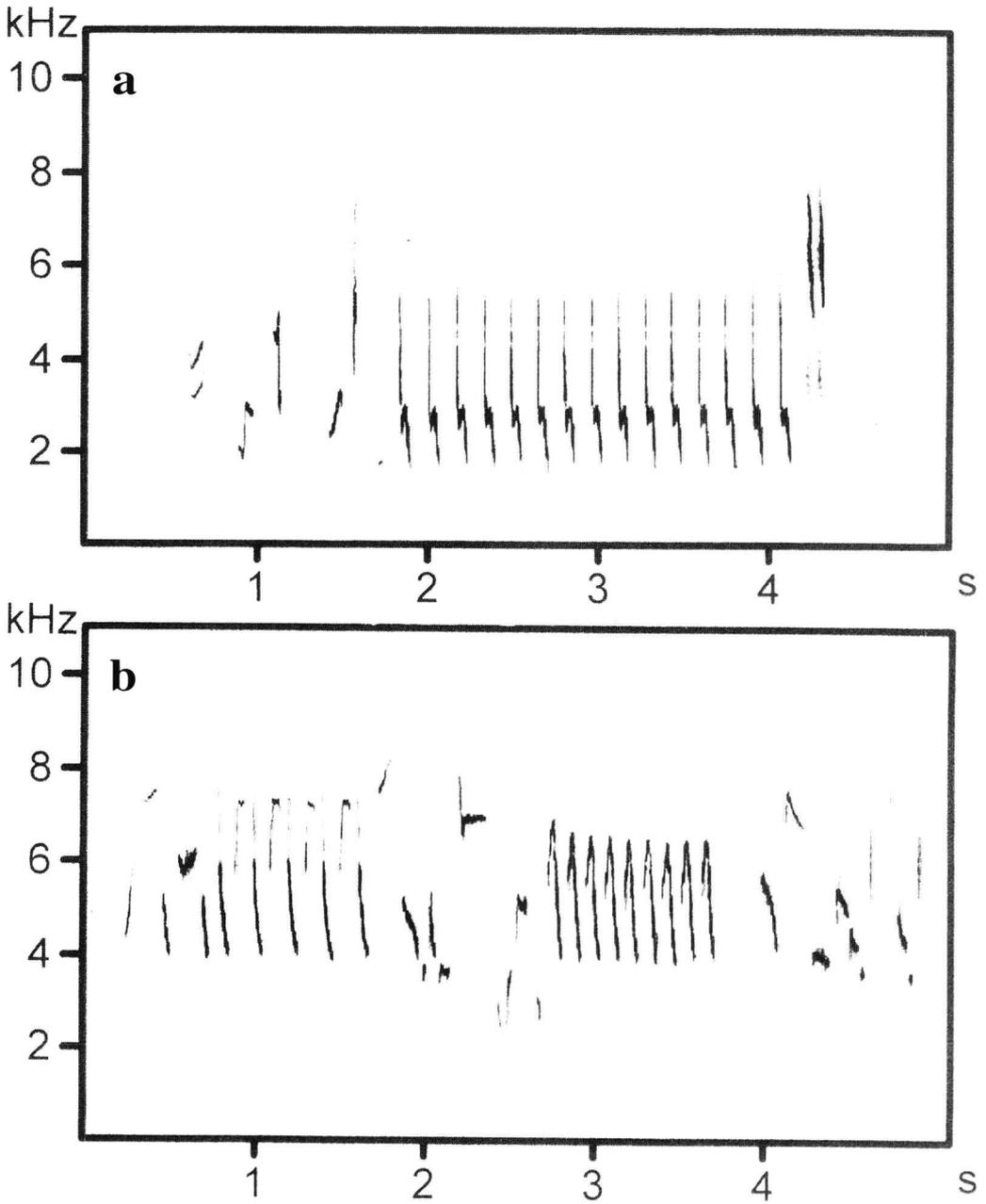
La complexité du répertoire est en effet très variable selon les espèces. Certaines possèdent un chant unique simple et stéréotypé qu'elles répètent plusieurs fois ; c'est le cas du bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) (BANKS, 1964 ; MARLER, 1970 ; BAPTISTA, 1975...), d'autres par contre ont des chants extrêmement complexes et élargissent encore la taille de leur répertoire en y introduisant des motifs propres à d'autres espèces (BAYLIS, 1982) ; citons notamment l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (ADRET-HAUSBERGER 1983, 1988, 1990 ; KEULEN, 1984 ; HAUSBERGER *et al.*, 1991 ; EENS, 1991), la rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*) (LEMAIRE, 1974, 1975 ; DOWSETT-LEMAIRE, 1979), la gorgebleue à miroir blanc (*Luscinia svecica*) (KEULEN, 1983), l'oiseau moqueur (*Minus polyglottus*), l'oiseau-lyre superbe (*Menura superba*) (ROBINSON, 1974 et 1975 ; ROBINSON, 1996) (fig. 5)...



**Fig. 5.** L'oiseau-lyre superbe (*Menura superba*) qui habite les forêts australiennes dotées d'un sous-bois dense, élabore un chant complexe à partir de motifs empruntés à d'autres espèces. C'est un des meilleurs imitateurs qui soient.

*The lyrebird (Menura superba) lives in Australian forests with dense bushes. Its song is very varied and is built from other birds' vocalizations. That's a famous mimicry bird.*

<sup>2</sup> Le terme Oscines ou Passereaux chanteurs désigne un sous-ordre des Passériformes au même titre que les Eurylaimes, les Tyrans et les Ménures.



**Fig. 6.** *En haut* : en arrangeant des notes de rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*) (sonogramme **a**) selon les règles syntaxiques propres au troglodyte migon (*Troglodytes troglodytes*) (sonogramme **b**), BRÉMOND (1976) induit chez ce dernier des réactions agressives.

*Using wren syntax rules, BREMOND (1976) induces territorial reactions among this species from nightingales notes assemblages. Above : nightingale song (*Luscinia megarhynchos*). Below : wren song (*Troglodytes troglodytes*).*

Une importante littérature s'est développée autour de la signification fonctionnelle des imitations et des avantages qu'elles procurent à leurs auteurs (DOBKIN, 1979). Pour certains, elles contribueraient à augmenter l'attractivité sexuelle des chants au même titre que les chants complexes. Pour d'autres, les imitations ne seraient que l'expression d'une activité ludique, alors que certaines observations démontrent leur utilisation dans un contexte précis, pour tromper un prédateur ou une espèce concurrente, voire encore une espèce-hôte parasite. D'autres auteurs enfin montrent que les imitations apparaissent davantage dans le chant d'espèces qui vivent dans des milieux où la visibilité est réduite et leur attribuent dès lors un rôle dans le repérage, par allongement du répertoire.

La taille du répertoire varie donc très fort d'une espèce à l'autre : elle est seulement de deux appels (un cri et un chant) pour le moucherolle vermillon (*Pyrocephalus rubinus*), un petit passereau américain, de sept appels et un chant, pour le merle et de 170 à 250 thèmes pour la grive musicienne (*Turdus philomelos*) (BRÉMOND, 1971). Quelques cas particuliers : chez certaines espèces, le répertoire chanté complet est élaboré par deux, voire plusieurs individus qui réalisent des chants en duos ou en chorales. Néanmoins, chez certains oiseaux pratiquant le chant en chorale, comme chez le mahali à sourcils blancs (*Plocepasser mahali*), chaque individu peut réaliser le répertoire complet du chœur (HARCUS, 1977).

## Signaux vocaux et spécificité

Les signaux sonores, qu'ils soient sous contrôle génétique ou modulés par des apprentissages, présentent dans leurs formes, dans leur organisation comme dans leurs fonctions, des traits de spécificité. En effet, chaque espèce a développé un répertoire vocal qui permet de la caractériser, parfois mieux que ne le feraient des différences morphologiques. L'examen des signaux sonores de nombreuses espèces connues, de leurs sonogrammes et les travaux de MARLER (1960), BRÉMOND (1968 a et b), EMLÉN (1972), KREUTZER (1974), SCHIOVITZ (1975), ADRET-HAUSBERGER (1983) et KREUTZER (1990), pour n'en citer que quelques-uns, ont permis de déterminer certains paramètres responsables de la spécificité. Ce sont : la syntaxe, les gammes de fréquences utilisées, la structure et la redondance (BECKER, 1982).

Les travaux de BRÉMOND (1968 b), par exemple, ont montré que le signal sonore est une somme de messages pour le récepteur. Un signal spécifique peut devenir interspécifique par simple modification de la syntaxe. En réorganisant un chant de rossignol (*Luscinia megarhynchos*) selon les règles syntaxiques propres au troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*), BRÉMOND induit des réponses territoriales chez ce dernier bien que les notes des deux espèces soient bien différenciées. Par contre, chez des espèces proches de pouillots (*Phylloscopus sp.*), des expériences de BRÉMOND (1976) montrent que, dans la reconnaissance spécifique, la structure même de l'élément est plus importante que la syntaxe. Selon les espèces, l'un ou l'autre paramètre est donc prépondérant pour assurer la spécificité du chant (**fig. 6**).

La reconnaissance du modèle spécifique serait plus fine chez les femelles que chez les mâles. C'est du moins ce que laissent supposer des expériences réalisées sur le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*) (BRENOWITZ, 1982 ; SEARCY et BRENOWITZ, 1988). Le chant du carouge à épaulettes est contrefait par une espèce imitatrice américaine : l'oiseau moqueur (*Minus polyglottus*). Lorsque les motifs imités sont diffusés aux mâles de carouges, ceux-ci répondent agressivement ; par contre, les femelles réagissent quatre fois plus au chant normal de l'espèce qu'au chant imité. Or, les sonogrammes révèlent bien des petites différences de structures entre les vocalisations spécifiques et les vocalisations imitées.

La structure et la richesse du chant sont déterminées par les caractéristiques anatomo-physiologiques de l'émetteur comme du récepteur et par les caractéristiques du milieu dans lequel transite le message. Les chants sont soumis à des contraintes anatomiques, comportementales ou écologiques.

### **Les contraintes anatomiques**

La complexité de la musculature de la syrinx détermine les potentialités de modulation des fréquences ; celle-ci n'a pas atteint le même niveau chez toutes les espèces oiseaux. Ce sont les passereaux chanteurs qui possèdent la musculature la plus diversifiée, ce qui explique la richesse de leurs productions vocales. La structure et le fonctionnement de la syrinx imposent une limite à la variété des sons qui peuvent être produits par chaque espèce d'oiseau. Pour WALLSCHLAGER (1980), il existe une corrélation entre le poids de l'oiseau et la fréquence de ses vocalisations : les oiseaux les plus lourds émettraient des sons plus graves que les oiseaux légers. Pour BRÉMOND (1971) par contre, la corrélation entre les caractéristiques vocales de l'oiseau et sa taille n'est pas toujours respectée. Il est toutefois possible que les fréquences vocales les plus basses soient corrélées à la taille des membranes, ces dernières seraient d'autant plus larges que le son est très grave (KONISHI, 1970). Les performances auditives quant à elles ne semblent pas être un facteur limitant car elles dépassent de loin celles de l'appareil phonatoire. L'oreille de l'oiseau a une constante de temps environ 10 fois plus fine que celle de l'homme (GREENEWALT, 1968) et peut donc discriminer des éléments dix fois plus rapprochés.

### **Les contraintes écologiques**

La structure de l'habitat, les conditions météorologiques du lieu, l'environnement aviaire lui-même imposent aux vocalisations des contraintes de forme (MARLER, 1960 ; CHAPUIS, 1971 ; WILEY et RICHARDS, 1978 ; MALCOLM *et al.*, 1979 ; WILEY et RICHARDS, 1982 ; CATCHPOLE et SLATER, 1995 ; MATHEVON *et al.*, 1996).

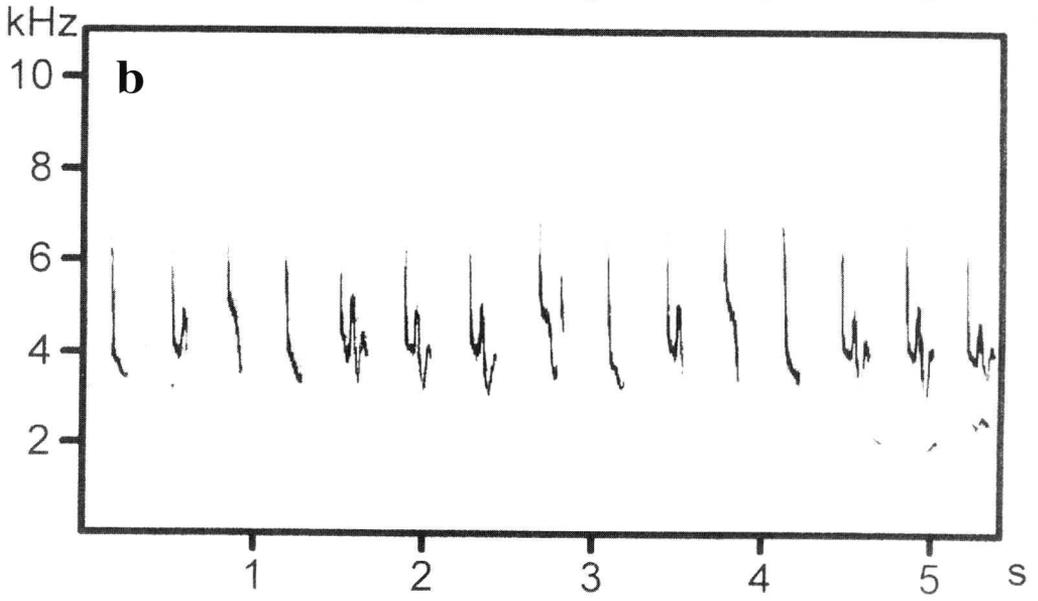
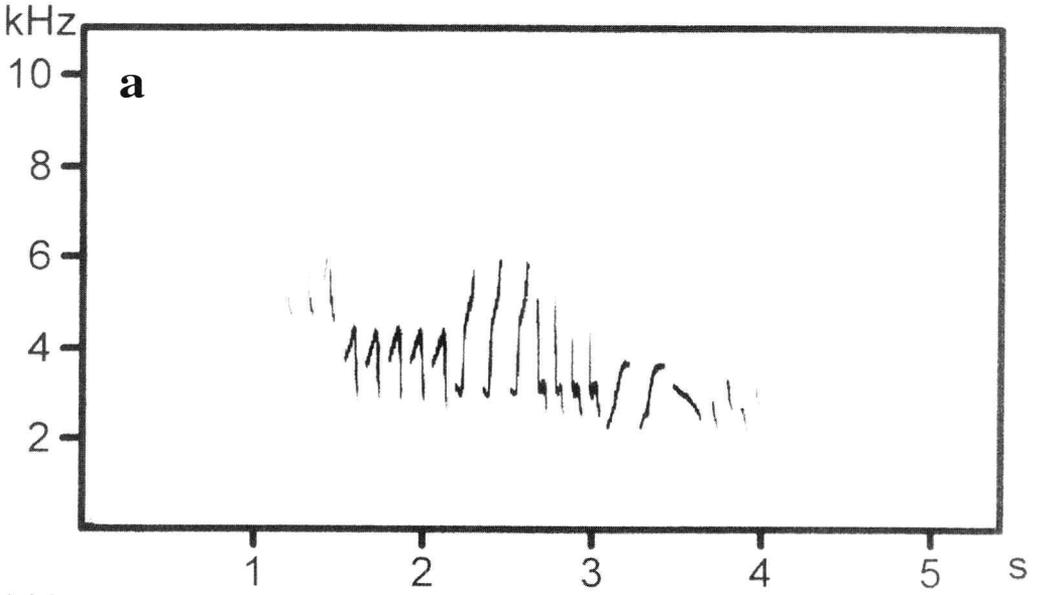
Pour une même espèce, les chants des populations habitant les milieux fermés sont très différents de ceux des populations habitant en milieu ouvert (ROBERTS *et al.*, 1979, 1981). Ainsi, le chant d'une mésange charbonnière

(*Parus major*) (**photo 2**) habitant une forêt anglaise est plus proche de celui d'une mésange charbonnière habitant une forêt asiatique que de celui d'une mésange charbonnière habitant un milieu plus ouvert en Angleterre (HUNTER et KREBS, 1979). En règle générale, les chants en milieux fermés occupent des gammes de fréquences basses et leurs notes sont des notes sifflées et longues. Les expériences de propagation du son montrent que les basses fréquences sont mieux perçues à longue distance, excepté très près du sol où elles sont rapidement atténuées. Les notes longues sont également mieux perçues et permettent d'éviter les confusions dues aux phénomènes d'écho et de réverbération sur les troncs, les branches... Par contre, en milieu ouvert, les gammes de fréquences utilisées sont plus élevées et les notes sont brèves et répétées, ce qui permet une meilleure perception lors d'éventuels coups de vent (CHAPPUIS, 1971 ; WILEY et RICHARDS, 1978, 1982). Différents travaux montrent aussi que dans un milieu bruyant ou une ambiance acoustique complexe, la structure des émissions vocales montre une tendance à la simplification (BRÉMOND, 1968 ; BERGMAN, 1980 ; WILEY et RICHARDS, 1978 ; KEULEN, 1984 ; NOEL et KEULEN, 1997).

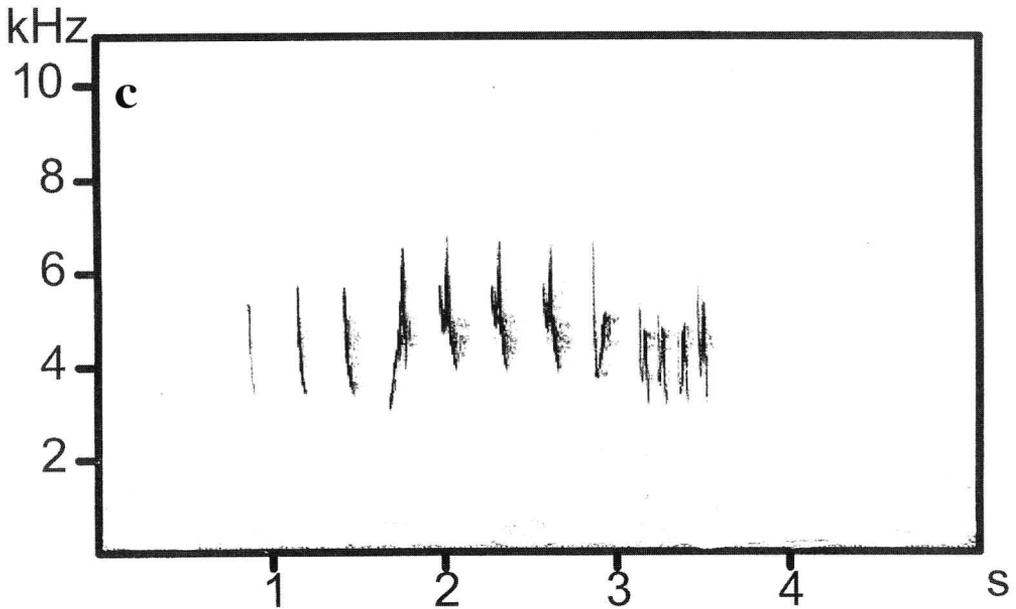
Ces adaptations à diverses conditions du milieu sont d'ailleurs à l'origine des phénomènes de convergences sonores entre des groupes aussi différents que des oiseaux et des amphibiens, voire entre les langages sifflés des montagnards et les sifflements des dauphins (LEROY, 1979).

Parfois, c'est l'environnement aviaire lui-même qui impose aux vocalisations une contrainte de forme. Ceci est particulièrement bien mis en évidence par les travaux sur la mésange bleue (*Parus caeruleus*) (MARLER, 1960) ou sur les pouillots véloces et fitis (*Phylloscopus collybita* et *Ph. trochilus*) en milieu insulaire ; ces études montrent que la nécessité de l'isolement spécifique confine des espèces proches dans des répertoires plus restreints. Par contre, lorsque l'une des espèces est absente dans une région donnée (allopatrie), l'autre élargit son répertoire en y incorporant des motifs propres seulement à l'espèce absente lorsqu'il y a sympatrie. Le même phénomène s'observe d'ailleurs dans les Pyrénées, où le pouillot fitis est absent : le pouillot vélocé y possède dès lors un chant élargi (THIELCKE et LIENMAIR, 1963) (**fig. 7a, b et c**).

D'une manière générale, le chant d'une espèce n'est réactogène que pour les individus de l'espèce concernée. Néanmoins, chez le passerin indigo (*Passerina cyanea*), on observe une réaction plus forte vis-à-vis d'une espèce proche, le passerin azuré (*Passerina amoena*) lorsque les deux espèces sont en sympatrie ; par contre, lorsque le passerin indigo est en allopatrie, les mâles cantonnés réagissent davantage aux chants de leurs voisins conspécifiques qu'à ceux de l'espèce cousine (EMLEN, 1972). De même, les rousserolles effarvates (*Acrocephalus scirpaceus*) montrent des réactions territoriales lors de la rediffusion du chant des rousserolles turdoïdes (*Acrocephalus arundinaceus*) lorsque les deux espèces cohabitent dans un marécage (CATCHPOLE, 1978 ; CATCHPOLE et SLATER, 1986). Lorsque la rousserolle turdoïde est absente, les rousserolles effarvates ne réagissent pas lors de la rediffusion de chants de rousserolles turdoïdes. Ce genre de réactions interspécifiques s'observent en



général chez des espèces qui ont un plumage relativement proche. Pourtant, REED (1982) montre une réaction territoriale interspécifique entre les pinsons des arbres (*Fringilla coelebs*) et les mésanges charbonnières (*Parus major*) dans certaines conditions ; en Ecosse, les deux espèces se maintiennent sans problème et il n'y a pas de réaction interspécifique lors d'expériences de diffusion de chants ; par contre, sur des îles voisines, où il y a une compétition pour l'espace et l'habitat, des réponses interspécifiques agressives sont observées. De même, dans un milieu de landes où des pins, en partie calcinés, constituent quelques postes de chant, le pipit des arbres (*Anthus trivialis*) et le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) peuvent entrer en compétition vocale (RUWET, *com. pers.*).



▲  
◀ **Fig. 7.** Les chants des pouillots fitis (*Phylloscopus trochilus*) (sonogramme **a**) et véloce (*Ph. collybita*) (sonogramme **b**) sont bien différenciés dans les régions où ces deux espèces sont en sympatrie ; par contre, en allopatrie, le chant du pouillot véloce possède un rythme et des notes qui ressemblent davantage à celui du pouillot fitis (sonogramme **c**).

*The willow warbler and chiffchaff songs are well differentiated when these species are found in sympatry. On the contrary, in areas where the willow warbler is lacking, the chiffchaff song contains notes matching these of the willow warbler.*



**Photo 2.** Le chant de la mésange charbonnière (*Parus major*) est adapté à la meilleure propagation possible du son en fonction du milieu où évolue l'espèce : notes longues sifflées en forêt ; notes courtes et répétées en milieu plus ouvert (photo C. Keulen).

*The great tit song (*Parus major*) seems adapted to the best propagation in the field. In forests, we find whistled and long notes, whereas in more open fields the notes are short and repeated.*

### **les contraintes comportementales**

Les capacités d'apprentissage sont limitées dans le temps, ce qui garantit au chant d'un oiseau la conservation d'un certain nombre de caractéristiques permettant la reconnaissance spécifique (KREUTZER, 1974 ; KROODSMA et PICKERT, 1980 ; MARLER et PETERS, 1987 ; PETERS *et al.*, 1992). On note aussi que les femelles sont à la fois attirées par des chants variés et par des chants proches de celui de leur père (TREISMAN, 1978).

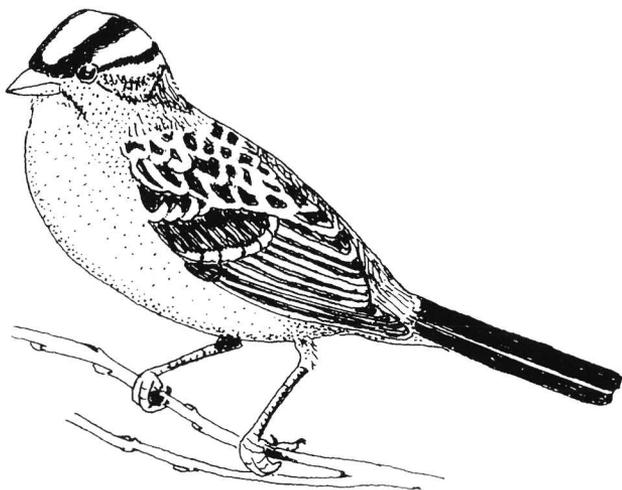
### **les variations nycthémérales et saisonnières des chants**

Le modèle spécifique ne se reproduit pas identique à lui-même tout au long de la saison de reproduction, voire de la journée. En effet, chez beaucoup d'espèces les chants subissent des variations nycthémérales. L'intensité du chant varie en fonction du moment de la journée (phénomène du chorus matinal, par exemple). L'activité vocale la plus importante est généralement déployée au début de la journée ou, au contraire, au crépuscule. La turbulence de l'air, moindre à l'aube et au crépuscule permet d'ailleurs une meilleure propagation du son à ces moments privilégiés de la journée. D'autres auteurs expliquent les chants matinaux par le fait que la mortalité des oiseaux territoriaux est plus élevée durant la nuit : c'est donc à l'aube que sont découverts d'éventuels territoires vacants et que les nouveaux propriétaires peuvent s'en assurer la possession par des chants nourris ou réaliser de nouvelles alliances avec un nouveau partenaire sexuel (CATCHPOLE, 1978). L'intensité du chant varie au cours de la période de reproduction mais sa structure peut aussi varier au long du cycle de reproduction. Chez le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*), les chants émis en début de saison sont simples, faits de la répétition d'une, voire de deux notes. Ensuite, ils se composent de quatre à cinq notes ou motifs et les chants successifs sont séparés par des intervalles de temps bien marqués. Durant la semaine des accouplements, les chants perdraient ce découpage temporel et s'enchaînent les uns aux autres. Après cette période, les mâles rechantent le modèle rythmé et composé de 4 ou 5 notes (GAILLY, 1982).



**Photo 3.** Le jeune passereau au nid (ici jeunes merles, *Turdus merula*) est soumis à l'influence sonore du milieu ambiant. Chez certaines espèces, l'oisillon aurait une reconnaissance innée du modèle à reproduire, parmi la cacophonie de chants environnants, mais chez d'autres espèces, le jeune copie uniquement le chant du père nourricier, même si celui-ci n'est pas de son espèce (photo C. Keulen).

*Nestlings (here young blackbirds, *Turdus merula*) are listening to their acoustic environment. A selective learning of the specific song occurs in some other species. The young will reproduce the song of their foster father, even if this one is not a conspecific.*



**Fig. 8.** L'apprentissage du chant chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) a été particulièrement bien étudié.  
*Song learning in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*) has been especially studied.*

## L'Apprentissage du chant

L'apprentissage joue un rôle capital dans l'acquisition et le développement du chant chez tous les passereaux chanteurs connus (**photo 3**).

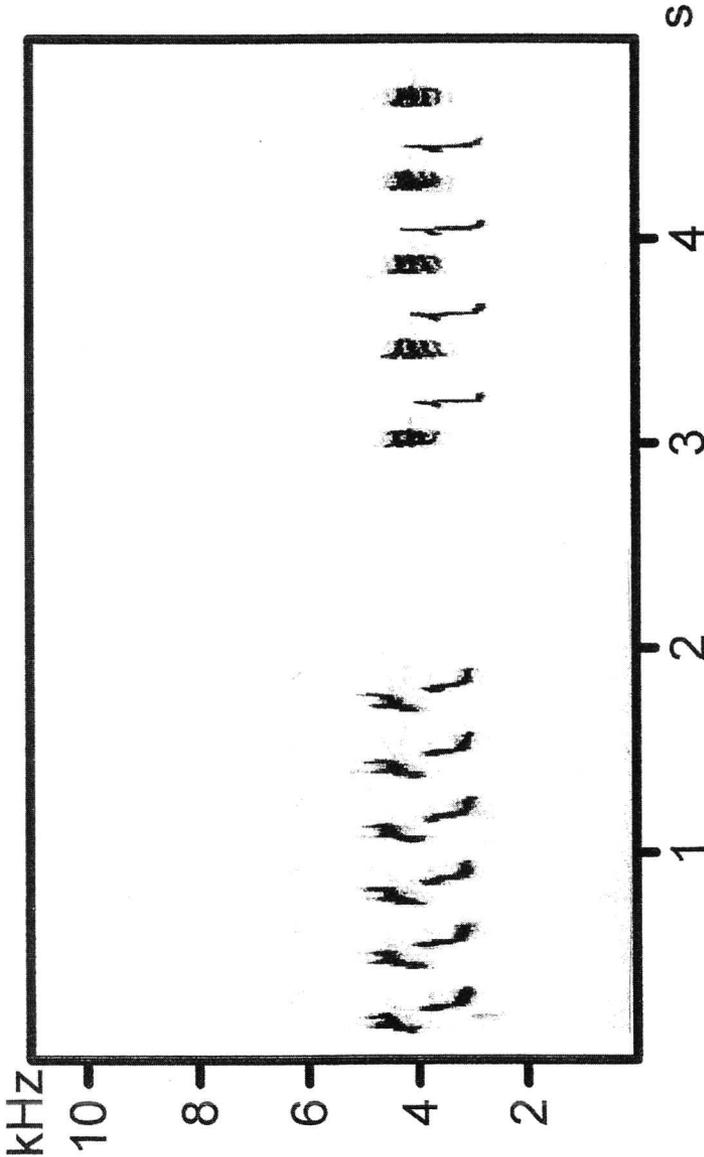
La façon dont le jeune oiseau acquiert le chant spécifique a mobilisé l'intérêt de nombreux chercheurs (MARLER et TAMURA, 1964 ; KONISHI, 1965 ; KONOSHI et NOTTEBOHM, 1969 ; NOTTEBOHM, 1970 ; MARLER *et al.*, 1972 ; GÜTTINGER *et al.*, 1978 ; CATCHPOLE, 1979 ; KROODSMA et BAYLIS, 1982 ; GRANT, 1984 ; SLATER, 1981 ; NELSON et MARLER, 1989)... Leurs études sont résumées succinctement dans les lignes suivantes.

Si certains oiseaux peuvent développer un chant normal sans avoir entendu le chant de leurs semblables, il n'en est pas de même chez d'autres pour qui l'audition préalable du chant spécifique est indispensable : l'apprentissage du chant par le jeune oiseau comprend quatre étapes fondamentales :

- audition d'un modèle dans un contexte social donné et durant une période limitée de la vie de l'oiseau ;
- mémorisation du modèle suivi d'un temps de latence (correspondant en général à une grande partie de la saison automnale et hivernale, période pendant laquelle le jeune n'est plus soumis à l'ambiance sonore de l'espèce) ;
- émission d'un pré-chant, qui sera progressivement affiné par rétroaction auditive et confrontation de la production sonore au modèle mémorisé ;
- cristallisation du chant.

En fait, la plupart des espèces ont une période sensible d'apprentissage pendant laquelle le jeune devra être exposé au modèle spécifique sous peine de ne jamais pouvoir émettre un chant normal. La durée de cette période est variable selon les espèces. Elle se situe généralement dans les deux ou trois premiers mois de la vie de l'oiseau pour le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) ou pour le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) bien que chez certaines espèces, imitatrices notamment, elle puisse se prolonger jusqu'à la maturité sexuelle, par exemple, chez la rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*) (DOWSETT-LEMAIRE, 1979). Pour PAYNE (1985), le programme d'apprentissage n'est pas rigide et peut, selon les espèces, s'effectuer aux stades juvénile et/ou adulte. Chez le passerin indigo (*Passerina cyanea*), le mâle qui change de groupe social doit se créer un nouveau répertoire pour faciliter son intégration dans son nouveau milieu de vie. C'est également le cas des étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) (EENS *et al.*, 1992) et des canaris (*Serinus canarius*) (NOTTEBOHM et NOTTEBOHM, 1978 ; NOTTEBOHM *et al.*, 1986) chez qui le chant peut changer d'une année à l'autre. Chez le canari, à l'âge de deux ans, le mâle ajoute de nouvelles syllabes et rejette des thèmes de l'année précédente. Pour certains auteurs, il s'agirait là davantage d'un changement dans les productions sonores que de l'apprentissage de nouveaux éléments. Cette hypothèse suggère qu'au moment de l'apprentissage, le jeune mémorise un large répertoire de multiples types de chants et n'en utilise qu'une partie infime,

chaque année (MARLER et PETERS, 1982 ; MARLER, 1990 et 1991). Si la période de mémorisation du modèle peut s'étendre indéfiniment, il semblerait aussi qu'elle ne débute pas avant une dizaine de jours (HULTSH et KOPP, 1989 ; MARLER, 1970 ; PETRINOVITCH, 1985 ; MARLER, 1987). Plusieurs espèces ne mémorisent un chant qu'après l'avoir auditionné plusieurs fois : c'est le cas notamment du rossignol (*Luscinia megarhynchos*) qui doit avoir entendu le message spécifique une quinzaine de fois pour pouvoir le répéter (HULTSH et TODT, 1989, 1992).



**Fig. 9** Sonogramme représentant des portions de deux chants différents de mésange charbonnière (*Parus major*). Souvent ces chants sont émis à partir de postes distincts, ce qui selon certains auteurs renforcerait la défense territoriale.  
*Two song types in the great tit repertoire (Parus major). These songs are often produced from distinct bushes, which — following some authors — should allow an enhanced territorial defence efficiency.*

La source du signal appris a fait l'objet de nombreuses controverses et serait variable d'une espèce à l'autre. Tous s'accordent à dire que le jeune oiseau, placé dans des conditions normales, copie le message spécifique à partir du chant d'individus plus âgés de la même espèce. Il existe, notamment chez les espèces parasites, une reconnaissance innée du modèle à imiter (GÜTTINGER, 1977) ; mais l'apprentissage est souvent facilité par un contact social accompagnant ce modèle. L'importance du rôle de ce contact social est très variable d'une espèce à l'autre. Chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) par exemple, le contact social ne semble pas nécessaire (MARLER et PETERS, 1977) ; par contre, chez le bouvreuil pivoine (*Pyrrhula pyrrhula*) (NICOLAI, 1959), qui apprend uniquement le chant de son père nourricier, même si celui-ci appartient à une autre espèce, le contact social est prépondérant. Chez le diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), des expériences réalisées en captivité montrent l'importance du contact social : des jeunes retenus captifs apprennent le chant de leur père nourricier mais pas à l'écoute de bandes magnétiques (IMMELMAN, 1969) ; par contre, les jeunes apprendraient préférentiellement le chant de leur espèce ou d'une espèce proche (MANN *et al.*, 1991).

## Les fonctions du chant

### 1. Le chant et la reproduction

Le chant est le plus souvent l'apanage des mâles et semble lié à la reproduction. Les fonctions qui lui sont habituellement reconnues sont : la défense territoriale, l'attraction des femelles et la stimulation de ces dernières dans les différentes phases de la nidification (construction du nid, développement des plaques incubatrices et collecte de brindilles pour la construction du nid). La part relative de ces deux fonctions majeures est d'ailleurs difficilement dissociable, comme nous allons le voir ci-après. En effet, l'acquisition et la défense d'un territoire par les mâles sont, le plus souvent, les préliminaires indispensables à l'appariement et joueraient, pour les femelles, un rôle important dans le choix du partenaire.

Nous avons vu précédemment que le chant du carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*) joue un rôle important dans la maintenance du territoire. De même, chez la mésange charbonnière (*Parus major*), des expériences menées en remplaçant les mâles cantonnés par des haut-parleurs prouvent l'importance du chant dans la défense territoriale (GORANSON *et al.*, 1974, *in* CACTHPOLE et SLATER, 1995 ; KREBS, 1977 ; FALLS, 1982 ; MC DONALD, 1989).

D'autres études révèlent également que la superficie du territoire serait également en corrélation directe avec le nombre de thèmes vocaux que comprend le répertoire des mâles cantonnés (CATCHPOLE, 1983, 1986). Chez le bruant chanteur (*Melospiza melodia*), par exemple, les mâles qui ont les chants les plus variés et les plus complexes sont ceux qui s'adjugent les plus grands territoires ; de même, chez la mésange charbonnière (*Parus major*) (**fig. 9**) des

travaux démontrent que les mâles qui possèdent le plus grand nombre de thèmes vocaux sont ceux qui ont les plus grands territoires (KREBS *et al.*, 1978 ; LAMBRECHTS et DHONT, 1987). Les mêmes constatations sont faites expérimentalement chez le phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus*) (CATCHPOLE, 1980) ou sur le gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*), qui réalise un système de reproduction en *lek* (WESTCOTT, 1992).

Le rôle des chants dans la séduction des femelles n'est plus à démontrer. Le fait que l'intensité vocale diminue après l'appariement et surtout à l'éclosion des jeunes renforce d'ailleurs cette thèse. La taille du répertoire serait d'ailleurs garante d'un succès reproducteur plus élevé.

Des expériences réalisées, en captivité, sur des femelles de bruant chingolo (*Zonotrichia capensis*) montrent que celles-ci adoptent davantage la position de sollicitation à l'accouplement lorsqu'elles sont mises en présence de répertoires comprenant plusieurs chants qu'en présence de répertoires monotones. De même, chez bon nombre d'espèces, les femelles sont davantage attirées par les mâles qui ont des chants variés que par ceux qui répètent de manière monotone les mêmes phrases ; c'est le cas chez le bruant chanteur (*Melospiza melodia*), l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (MOUNTJOY et LEMON, 1991), le tétras des armoises (*Centocercus urophasianus*) (GIBSON et BRADBURY, 1985 ; GIBSON, 1989), la rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*) (CATCHPOLE, 1983 ; 1986). Chez le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*), les mâles possédant les plus grands répertoires possèdent aussi les plus grands harems et les femelles sont aussi davantage attirées par les répertoires variés que par des répertoires pauvres.

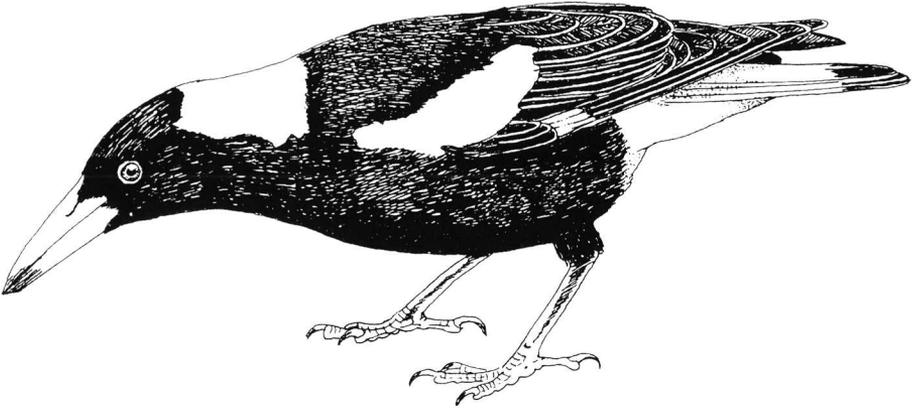
Les expériences menées par KROODSMA (1976) en laboratoire sur des femelles de canaris (*Canarius serinius*) montrent que le comportement d'assage de brindilles pour la construction du nid par les femelles est bien plus stimulé par des chants variés que par des chants monotones. Chez cette espèce comme chez le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*), les femelles qui se reproduisent le plus tôt sont appariées à des mâles qui émettent les chants les plus complexes (KROODSMA et BYERS, 1991, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995). Si le chant est lié aux fonctions d'attraction sexuelle, cela sous-entend que les femelles soient capables de reconnaître les mâles. La reconnaissance des mâles par les femelles est prouvée par quelques observations ou expériences réalisées dans la nature ou en laboratoire. Chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (EENS *et al.*, 1991), la rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*) (CATCHPOLE, 1986) ou les gobemouches noirs (*Ficedula hypoleuca*) (WESTCOTT, 1992 ; ALATALO *et al.*, 1990) des femelles captives, provisoirement privées de leur partenaire, sont davantage attirées par des haut-parleurs diffusant le chant de leur mâle que par ceux diffusant des chants d'autres mâles de l'espèce.

Le rôle des chants dans la défense territoriale et l'attraction des femelles est donc indéniable mais, si chez certaines espèces la complexité du répertoire est corrélée avec la taille du territoire d'une part, et l'attractivité sexuelle d'autre part, on note aussi que chez ces mêmes espèces, les femelles s'accouplent préférentiellement avec les mâles qui possèdent les plus grands territoires. Il est donc difficile d'appréhender qui de la superficie du territoire ou de la taille du répertoire vocal sera le facteur prédominant dans le choix du partenaire sexuel. La corrélation entre la taille du répertoire et l'attraction par rapport aux femelles pourrait donc être indirecte (SEARCY, 1992).

La complexité du problème s'accroît encore lorsque le partenaire sexuel choisi par la femelle n'est pas celui qui, en définitive, deviendra le partenaire pour le reste de la période de reproduction. Chez la rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*), par exemple, une recherche menée sur le terrain en Suède montre que les mâles qui ont les plus grands répertoires attirent davantage les femelles qui survolent d'abord l'ensemble de la région avant de se fixer pour nidifier ; elles réalisent ainsi davantage de copulations avec d'autres mâles avant de fixer leur choix sur celui avec qui elles construiront un nid et élèveront leurs jeunes (BENCH et HASSELQUIST, 1992).

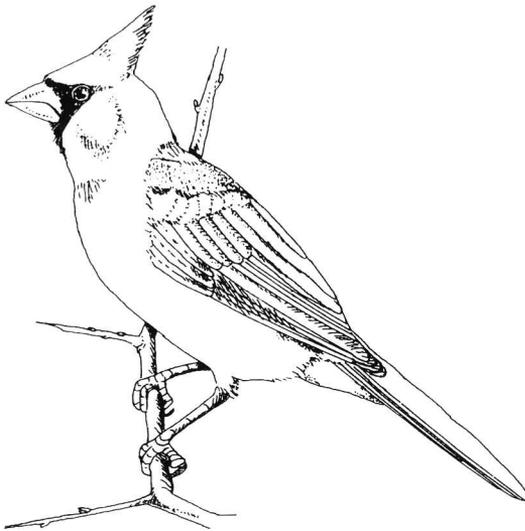
Une hypothèse souvent avancée dans la littérature serait que les espèces possédant les répertoires vocaux les plus complexes sont des espèces polygynes (KROODSMA, 1976) alors que les espèces monogynes ont des répertoires monotones (IRWIN, 1990). Une revue ambitieuse réalisée par READ et WEARY (1992, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995) sur 165 espèces de passereaux montre que les espèces qui ont un répertoire très étendu en ce qui concerne le nombre de syllabes (et non en ce qui concerne le nombre de chants) sont davantage polygynes alors que les espèces qui apportent le plus de soins parentaux à leurs progénitures ont elles un répertoire de chants plus étendu. Cette théorie ne se vérifie pourtant pas pour toutes les espèces, loin s'en faut (CATCHPOLE, 1980 ; CATCHPOLE, 1985).

On peut se demander quel intérêt ont les femelles à choisir des mâles qui chantent de manière plus complexe. Certains auteurs n'hésitent pas à affirmer que la diversité du chant donne des informations quant à l'état de santé d'un individu et certains travaux vont d'ailleurs en ce sens ; un oiseau parasité, par exemple, développerait des chants plus monotones et ferait montre d'une activité vocale moins intense (HAMILTON et ZUK, 1982 ; MOLLER, 1991). Ces théories doivent néanmoins être prises avec de grandes réserves. Pour d'autres auteurs, en choisissant un mâle qui a un chant diversifié, les femelles auraient plus de chances de produire des jeunes qui ont un meilleur succès reproducteur et par conséquent « d'assurer la propagation de leurs gènes » (KREBS *et al.*, 1981). Enfin, il est certain que chez la mésange charbonnière (*Parus major*), les mâles qui ont les chants les plus variés produisent davantage de jeunes viables mais sont aussi installés sur les plus grands territoires (MAC GREGOR *et al.*, 1981).



**Fig. 10.** Le cassican flûteur (*Gymnorhina tibicen*) est connu pour ses chants en chorale dans lesquels chacun des individus (mâles ou femelles) réalise une portion de la partition ; néanmoins, tous les individus restent capables de réaliser le chant complet de l'espèce.

*The Australian magpie (*Gymnorhina tibicen*) sings inside chorals. Each bird has its own repertoire but is able to produce the full song of the group.*



**Fig. 11.** Chez le cardinal rouge d'Amérique du Nord (*Cardinalis cardinalis*), les femelles chantent durant la période qui précède l'accouplement ; ce chant pourrait être considéré comme un moyen d'attirer les mâles et de solliciter un accouplement.

*Common cardinal (*Cardinalis cardinalis*) females sing before mating time ; these songs could attract males and claim for mating.*

Le chant a très longtemps été considéré comme l'attribut des seuls mâles, à l'exception des espèces qui pratiquent le duo ou le chant en chorale (**fig. 10**). Des études récentes montrent que chez une quarantaine d'espèces qui développent des chants tout à fait classiques, les femelles chantent également (RITCHINSON, 1986). Ce phénomène avait déjà été souligné par LACK (1946).

Chez le rouge-gorge européen (*Erithacus rubecula*) notamment, les femelles développent des chants liés à leur comportement territorial en hiver (HOELZEL, 1986). Chez ces derniers, les célèbres travaux de LACK (1946) ont aussi prouvé l'importance du signal optique que représente la couleur orangée de la poitrine dans la défense territoriale. Mais le chant intervient également de façon prépondérante dans le maintien du territoire. Les chants des femelles sont plus courts et plus simples que les chants des mâles et relèveraient d'une augmentation du taux de testostérone lors de la période hivernale et au début du printemps en rapport avec une territorialité assez marquée. Chez le carouge à épauettes (*Agelaius phoeniceus*), espèce chez qui les mâles sont polygames et attirent plusieurs femelles qui nichent chacune sur un territoire propre, les femelles chantent également (BELETSKY, 1983). Les mâles reconnaissent individuellement les femelles à leur chant mais celles-ci ne se reconnaissent pas entre elles. Elles développent, durant la période de reproduction, deux types de chants qui se différencient de ceux des mâles par leur structure. Ces deux types de chants sont émis dans des contextes différents : l'un en présence des mâles et ce, durant toute la période de reproduction ; l'autre, en présence de femelles et diminue graduellement au cours de la saison de reproduction (BELETSKY, 1985, in CATCHPOLE et SLATER, 1995).

Chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), la femelle produit un chant de structure semblable à celui du mâle mais habituellement plus court (BAPTISTA *et al.*, 1993). Ce chant est produit sporadiquement durant toute l'année mais davantage durant la période de reproduction ; il serait lié à une territorialité entre femelles. Chez le cardinal à tête noire (*Pheucticus melanocephalus*), les chants des femelles sont plus variés que ceux des mâles (RITCHINSON 1986) ; ces oiseaux vivent au sein de groupes familiaux : les femelles quittent souvent le territoire pour aller s'alimenter : ici, le chant leur permet de maintenir une cohésion avec le groupe et avec leurs jeunes. Chez une espèce voisine, le cardinal rouge (*Cardinalis cardinalis*) (**fig. 11**), les femelles chantent uniquement avant l'appariement : le chant pourrait alors être une sollicitation à l'accouplement au même titre que les postures d'accouplement adoptées par les femelles chez cette espèce.

On le voit, les fonctions du chant ne sont pas simples à cerner. Nombre d'exemples montrent que les chants ont plusieurs fonctions mais il y a aussi bien d'autres exemples qui montrent que les oiseaux ont différents types de chants qu'ils utilisent dans des contextes précis. Pour certains auteurs, les chants variés sont davantage produits en présence des femelles et sont associés au comportement de cour, tandis que les chants répétitifs et monotones interviennent plutôt dans les interactions entre mâles et sont produits souvent



**Photo 4.** La rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*) possède dans son répertoire des chants longs et des chants courts ; ceux-ci sont utilisés dans des contextes différents ; les chants longs permettent l'attraction sexuelle, les chants courts interviennent dans la défense territoriale (photo C. Keulen).

*Two kinds of songs may be recognized in the great reed warbler (*Acrocephalus arundinaceus*) : short and long songs used in distinctive contexts. The short songs play a role in the territorial defence and the long ones are used for females attraction.*



**Photo 5.** Chez le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), tout comme chez la mésange charbonnière, l'utilisation successive de différents types de chants s'accompagne souvent d'un changement de perchoir et contribuerait à augmenter l'effet de la défense territoriale et l'attraction des femelles (ici sur la photo) (photo C. Keulen).

*The chaffinch (*Fringilla coelebs*) also uses different song types in succession when defending its territory and attracting females (a female chaffinch in the picture).*

une fois l'obscurité venue. Chez de nombreuses espèces, les différents types de chants qui ont été décrits diffèrent essentiellement dans leur longueur. La rousserolle turdoïde (*Acrocephalus arundinaceus*) (**photo 4**) a un chant court qui ressemble au chant long, excepté dans son contexte de production : les chants courts interviennent dans les interactions entre mâles et les chants longs dans les interactions dirigées vers les femelles ; les expériences de rediffusion (« play-back ») montrent effectivement que mâles et femelles réagissent différemment à ces deux types de chants. Ce phénomène d'utilisation des types de chants différents dans des contextes déterminés a été mis en évidence chez des espèces comme l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (ADRET-HAUSBERGER et JENKINS, 1988 ; EENS *et al.*, 1993), le phragmite aquatique (*Acrocephalus aquaticus*) (CATCHPOLE et LEISLER, 1989), trois espèces de mésanges nord-américaines (CATCHPOLE et SLATER, 1995), le carouge à tête jaune (*Xanthocephalus xanthocephalus*) (COSENS et FALLS, 1984 ; *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995), la paruline à flancs marrons (*Dendroica pensylvanica*) (LEIN, 1978, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995)...

Des exemples particuliers d'utilisation des différents types de chants nous sont fournis par la mésange charbonnière (*Parus major*), le pinson des arbres (*Fringila coelebs*) (**photo 5**) ou le carouge à épaulettes (*Agelaius phoeniceus*) (YASUKAWA, 1981 ; SLATER, 1978) chez qui le passage d'un type de chant à un autre s'accompagne souvent d'un changement de poste de chant. Cette constatation vient à l'appui de la théorie du « *Beau Geste* » évoquée par KREBS (1977), selon laquelle l'étendue du répertoire renforce la défense territoriale et permet de tromper les rivaux potentiels en leur faisant croire à la présence d'un plus grand nombre de compétiteurs.

## 2. Reconnaissance individuelle

Nous l'avons vu plus haut, le chant n'est qu'un caractère biologique parmi d'autres et, comme tel, est sujet à des variations individuelles. Il présente une spécificité de forme et de fonction mais sur cette spécificité se greffe néanmoins une certaine diversité qui permettrait aux oiseaux de se reconnaître individuellement ou de reconnaître l'appartenance d'un individu à un groupe donné. Les variations individuelles sont de deux ordres : elles peuvent porter sur la structure de l'unité de son (la note) ou sur le mode de répétition de cette unité acoustique.

D'une manière générale, une reconnaissance individuelle se révèle souvent indispensable, lorsqu'elle s'opère entre les membres d'un couple, entre parents et jeunes ou entre deux adultes territoriaux voisins. Chez certaines espèces, chez qui le dimorphisme sexuel est absent, la variabilité individuelle des productions vocales va aussi permettre la reconnaissance du sexe d'un individu. Une reconnaissance individuelle par les émissions sonores a en effet été mise en évidence chez de nombreuses espèces et notamment chez celles qui vivent en colonie ou qui pratiquent le chant en duo. Nous en citons ci-après quelques exemples.



**Photo 6.** Chez les laridés, comme ici chez la mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), la reconnaissance individuelle permet de repérer plus facilement son jeune dans une colonie importante (photo C. Keulen).

*Laridae such as the kittiwake (*Rissa tridactyla*) can recognize the individual calls of their own young inside a large populated colony.*



**Photo 7.** Les fous de Bassan (*Fula bassana*) nichent en d'importants rassemblements sur les falaises et îlots rocheux. Au sein de ces colonies, les vocalisations permettent à la fois la reconnaissance des individus mais aussi du sexe du partenaire chez cette espèce où le dimorphisme sexuel est quasi inexistant (photo C. Keulen).

*The gannets (*Fula bassana*) are nesting in large numbers on cliffs or rocky islands. Inside these colonies the vocalizations are used in individual recognition as well as in sex recognition.*

## Reconnaissance individuelle chez les oiseaux marins coloniaux

Les oiseaux marins coloniaux sont confrontés à différents problèmes. Ils doivent en effet être à même de reconnaître leurs jeunes ou leur partenaire au sein de groupes importants où règne une constante cacophonie (**photo 6**). Chez les espèces qui, de plus, ne possèdent pas de nids fixes mais où les jeunes sont regroupés en de vastes *nurseries*, le problème est encore plus aigu. C'est le cas par exemple du manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*) (JOUVENTIN, 1972 ; BRÉMOND *et al.*, 1990) qui a développé un système de reconnaissance individuelle complexe basé sur le découpage temporel du signal. Une autre espèce proche, le manchot adélie (*Pygoscelis adeliae*), a développé un système de reconnaissance individuelle semblable (il faut noter que, contrairement au manchot empereur, le manchot adélie ne regroupe pas ses jeunes en crèches mais s'en occupe individuellement sur une portion de terrain relativement restreinte) ; les premières études réalisées sur cette espèce semblaient montrer une reconnaissance moins poussée que chez les manchots empereurs. On sait aujourd'hui, grâce à des expériences de rediffusion (« play-back »), qu'il n'en est rien et que, non seulement, les membres d'un couple se reconnaissent mais aussi que les voisins se reconnaissent entre eux (DERENNE *et al.*, 1979 ; JOUVENTIN et ROUX, 1979 ; SPEIRS et DAVIES, 1991).

Chez les sternes caugek (*Sterna sandvicensis*), la variation du signal sonore est due à des différences individuelles quant à la durée et à certains détails de composition de la vocalisation (HUTCHINSON *et al.*, 1968). Chez les fous de Bassan (*Sula bassana*) (**photo 7**), c'est la répartition temporelle des variations d'amplitude qui diffère selon les individus et assure ainsi la connaissance des conjoints (WHITE et THORPE, 1970 ; JOUVENTIN, 1972) ; celle-ci serait d'ailleurs davantage le fait des femelles que des mâles (BROOKE, 1978).

Chez la plupart des espèces nidifuges, vivant notamment en colonies, il est indispensable que s'installe rapidement une reconnaissance parents-jeunes. Chez les mouettes, les goélands et les sternes, les parents reconnaissent leur poussins. Cette relation est réciproque mais il semble bien que les jeunes nidifuges apprennent plus vite à reconnaître leurs parents que ceux-ci leurs jeunes. Chez la mouette atricille (*Larus atricilla*) (BEER, 1970), la reconnaissance des variations individuelles des vocalisations est le fait de poussins (de quelques jours) qui s'intéressent surtout au signal appelé « *crooning* » (BEER, 1979). Les poussins de la poule domestique (*Gallus domesticus*) se dirigent vers leur propre mère même dans le noir, du moment qu'elle caquette.

## Reconnaissance dans les duos

Le chant en duo est sans doute un des aspects les plus curieux des vocalisations chez les oiseaux ; il s'agit d'une émission à deux voix entre les membres d'un couple, dans laquelle les éléments caractéristiques du chant sont exécutés en alternance par chaque sexe de manière synchrone ou chevauchante.

Les duos assurent les mêmes fonctions que les autres chants mais participent entre autres au repérage des partenaires et vraisemblablement, à la stabilité du couple. Les relations temporelles entre les séquences émises par chaque partenaire se maintiennent pendant toute la vie du couple. Après une période d'apprentissage en début de vie commune, seul le partenaire peut compléter le duo et se faire reconnaître ; ces chants sont fréquents chez les gonoleks africains (*Lanarius funebris*) et chez les cossyphes de Heuglin (*Cossypha heuglini*) (THORPE, 1961 ; HOOKER, 1969 ; THORPE, 1972 ; VENCL et SOUCEK, 1976). Lorsque la réalisation du chant concerne plus de deux individus, on parle de chant chorale ; celui-ci est fréquent chez les cassicans flûteurs australiens (*Gymnorhina tibicen*) : mâles et femelles produisent ensemble un véritable chœur dans lequel chaque individu a son thème propre (fig. 10) ; les femelles ont d'ailleurs des répertoires plus importants que ceux des mâles (BROWN *et al.*, 1988 ; FARABAUGH *et al.*, 1988 ; BROWN et FARABAUGH, 1991). Chez le mahali à sourcils blancs (*Plocepasser mahali*), mâles et femelles réalisent aussi des chants en chorale mais, chez les deux espèces, chaque individu est capable de réaliser le chant complet du chœur (HARCUS, 1977 ; WINGFIELD et LEWIS, 1993, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995).

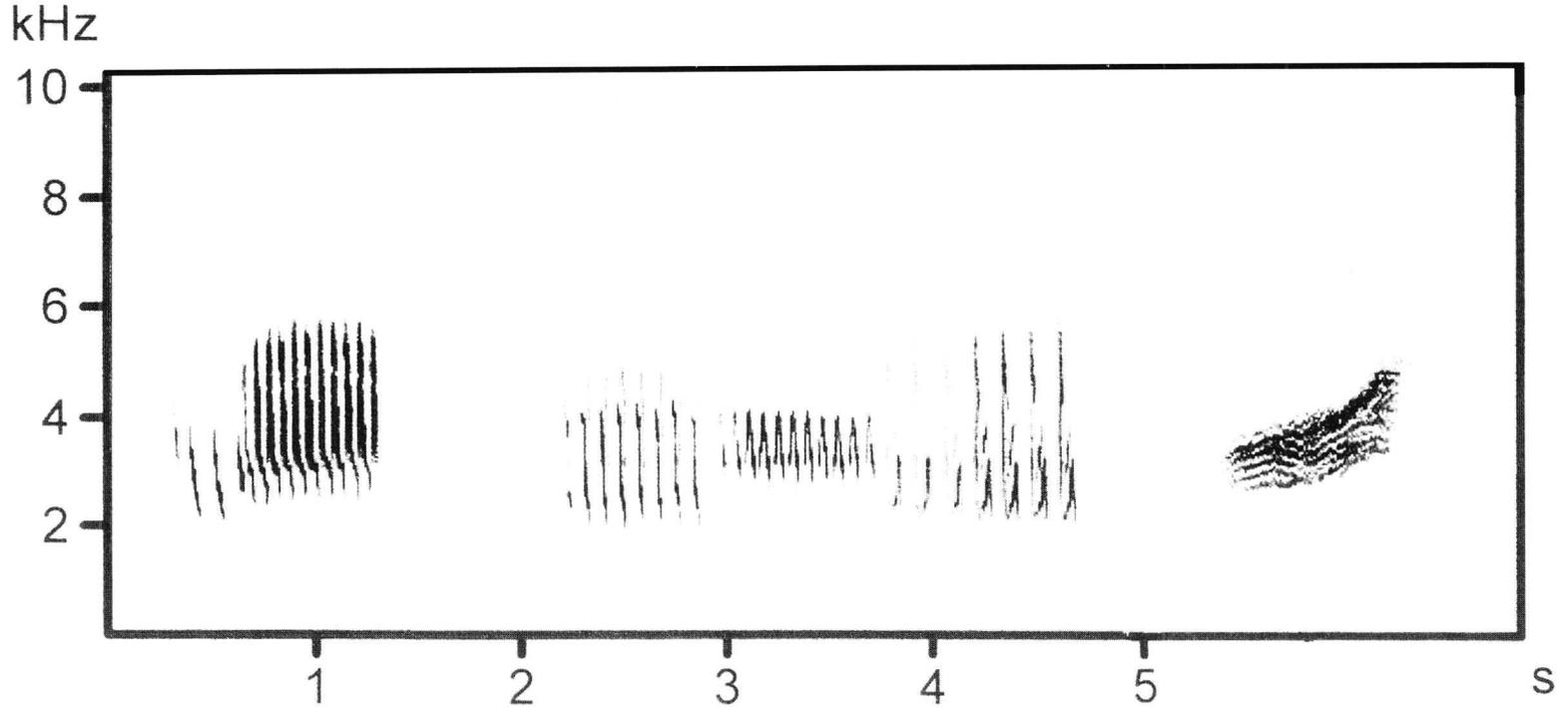
### Reconnaissance individuelle chez les autres groupes d'oiseaux et en particulier chez les Oscines

La variabilité interindividuelle des vocalisations et partant la reconnaissance individuelle ne sont pas uniquement le fait des oiseaux marins coloniaux ou des espèces pratiquant le chant en duo. Chez les oiseaux possédant une syrinx moins développée que les Oscines, des variations individuelles semblables à celles existant chez les oiseaux marins coloniaux (c'est-à-dire basées sur des variations de rythme ou d'amplitude des émissions sonores) ont été mises en évidence. Le lecteur consultera utilement à ce propos les travaux réalisés sur les cailles japonaises (*Coturnix coturnix japonica*) (GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1985), le râle des genets (*Crex crex*) (PEAKE *et al.*, 1995 ; RYELANDT et VASSEN, 1995), le plongeon arctique (*Gavia artica*) et le butor étoilé (*Botaurus stellaris*) (GILBERT *et al.*, 1994), les tétraonidés (SAMUEL, 1974 ; KERMOTT et ORING, 1975)... Plus récemment, des travaux montrent que chez ces espèces, une reconnaissance individuelle basée sur les modulations de fréquences serait également possible comme cela a pu être montré chez le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) (NOEL et KEULEN, 1997). Chez les Oscines la variabilité est le plus souvent assurée par des variations dans les modulations de fréquences des vocalisations émises mais des variations portant sur le rythme ou l'amplitude des émissions sonores sont aussi observées. Citer ici toutes les espèces de passereaux chanteurs chez qui une telle reconnaissance a été démontrée serait fastidieux ; aussi nous contenterons-nous d'en donner quelques exemples : le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) (METZMACHER et MAIRY, 1972 ; HARRIS et LEMON, 1976 ; KROODSMA, 1976) le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) (BANKS, 1964 ; MARLER, 1970 ; BAPTISTA, 1977), le passerin indigo (*Passerina cyanea*) (SHIOVITZ et THOMPSON, 1970, *in*

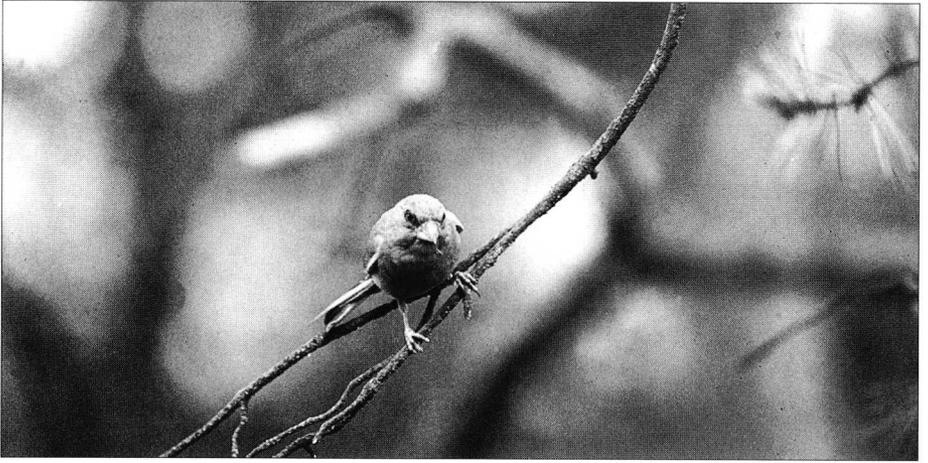
CATCHPOLE, 1979), le bruant chingolo (*Zonotrichia capensis*) (WEST *et al.*, 1981) l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (ADRET-HAUSBERGER, 1983 ; KEULEN, 1984 ; ADRET-HAUSBERGER, 1988, 1990 ; EENS, 1991), le verdier d'Europe (*Carduelis chloris*) (GÜTTINGER, 1977) ; le troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) (KREUTZER, 1974), la bouscarle de Cetti (*Cettia cetti*) (MANZI *et al.*, 1984), le bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) (GAILLY, 1982 ; NEMETH, 1994 ; KEULEN *et al.*, 1999), le bruant jaune (*Emberiza citrinella*) (BRINDLEY, 1991).

Cette reconnaissance individuelle permet une certaine régulation des interactions sociales. En général, chez les espèces d'oiseaux nidicoles, la reconnaissance parents-jeunes, dans les vocalisations, serait inexistante mais des travaux montrent que chez des espèces telles que le pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*) et chez le merle (*Turdus merula*), les poussins sont capables de reconnaître leurs propres parents aux chants (MEESMER, 1956 ; THIELCKE et THIELCKE 1960 ; GWINNER, 1961).

Avant de parler de reconnaissance individuelle, il faut toutefois s'assurer que les oiseaux utilisent bien les variations individuelles observées comme moyen de reconnaissance. Ceci est prouvé par des expériences de rediffusions des chants. Outre les reconnaissances qui s'exercent au sein d'un couple ou entre les parents et leur progéniture, la reconnaissance individuelle s'exerce aussi entre voisins territoriaux. Diverses expériences de rediffusion (« play-back ») ont ainsi montré que les mâles territoriaux distinguent, d'après le chant, leurs voisins des étrangers conspécifiques. C'est le cas notamment des rouges-gorges (*Erithacus rubecula*) (BRÉMOND, 1961 ; BRINDLEY, 1991), des bruants jaunes (*Emberiza citrinella*) (BRINDLEY, 1991), des verdiers d'Europe (*Carduelis chloris*) (GÜTTINGER, 1974), des mésanges charbonnières (*Parus major*) (FALLS et KREBS, 1975 ; WEARY et KREBS, 1992)... pour ne citer que quelques-unes des espèces chez qui ce phénomène a été étudié. Dans quatre-vingt-dix pour cent des cas, les mâles réagissent davantage aux chants des étrangers qu'aux chants de leurs voisins. Chez le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), des expériences de rediffusion montrent que les mâles territoriaux reconnaissent non seulement leurs voisins mais aussi leurs postes de chants respectifs. Les expériences montrent en outre que les oiseaux se reconnaissent entre eux sans pour autant écouter l'ensemble du répertoire du voisin. Ce phénomène de reconnaissance des chants des voisins suppose une aptitude à mémoriser les chants étrangers. Cet effet de reconnaissance des mâles voisins s'étendrait également sur plusieurs années : chez la paruline à calotte noire (*Wilsonia pusilla*), certains mâles reconnaissent encore le chant de leurs voisins de l'année précédente (GODARD, 1991).



**Fig. 12.** Le chant du verdier (*Cloris chloris*), dont on voit ici un extrait, comporte un gazouillis peu audible (partie gauche et centrale de la figure) entrecoupé de trilles graves plus sonores et relativement longs (partie droite de la figure).  
*The greenfinch (*Carduelis chloris*) song contains two distinct parts : a low chirping one (left part and central part of the sonagram), broken with deep, long and loud trills (right part of the sonagram).*



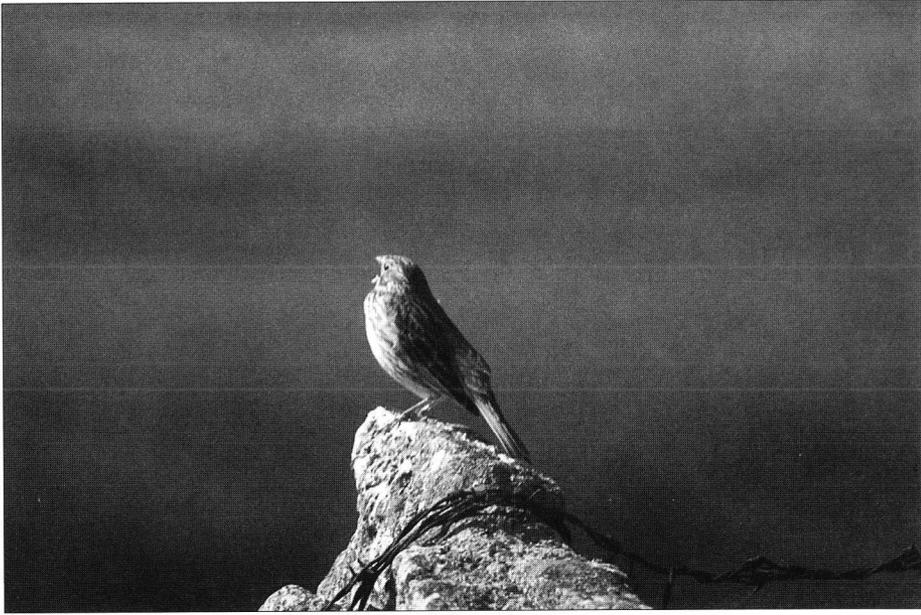
**Photo 8.** Le verdier d'Europe (*Carduelis chloris*) est une des espèces réputées posséder des variations individuelles et régionales du chant (photo C. Keulen).

*The greenfinch (Carduelis chloris) is one of the most famous species which develop vocalizations with individual and geographic variations.*

### 3. Variations régionales du chant

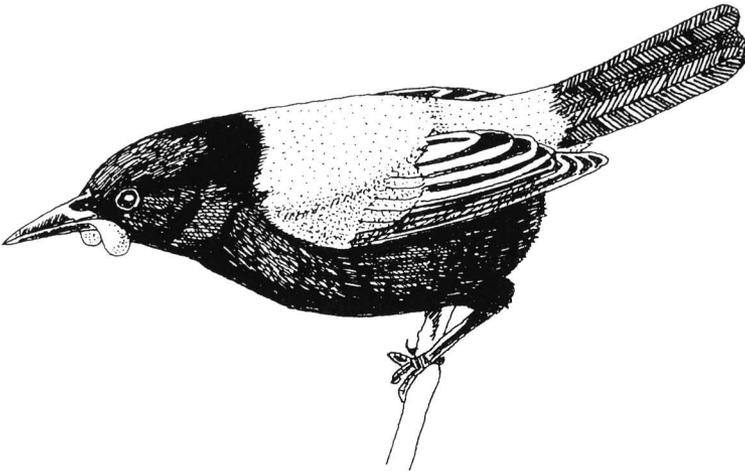
L'existence de variations régionales dans les chants, phénomène largement répandu, a été mis en évidence chez différents groupes et principalement chez les Psittaciformes, les Trochilidés et les Oscines, c'est-à-dire surtout chez les oiseaux qui mettent au point leur chant par apprentissage (**fig. 12 et photo 8**). Les recherches menées sur plusieurs espèces, notamment celles réalisées sur le roselin familier (*Carpodacus mexicanus*) (BJERKE, 1981, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995) ou celles sur le pinson de Bell (*Amphispiza belli*) (BAPTISTA, 1975 ; BAKER et CUNNINGHAM, 1985, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995) ont permis d'établir, chez les espèces présentant des variations régionales du chant, une corrélation entre la distance qui les sépare et la similitude de leurs vocalisations. Le chant apparaît donc comme un support de communication au sein d'une population dans une région donnée. Il présente des variations régionales ou locales marquées par la modification de certains éléments constitutifs du chant de base de l'espèce. Ces modifications sont de portée très variable et peuvent concerner, dans certains cas, la totalité du chant, comme c'est le cas chez le souimanga éclatant (*Nectarinia coccinigastra*) (GRIMES, 1974) ou un morceau de phrase comme pour le chant du pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) (MARLER, 1970), ou encore, porter sur une modification de la structure de certains éléments comme dans le chant de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) (HAUSBERGER et GUYOMARC'H, 1981). Pour ARMSTRONG (1973), les différences perçues dans les vocalisations intéressent non seulement la modulation, le nombre ou l'ordre des notes utilisées mais aussi, le rythme ou la longueur des phrases du chant.

Les variations régionales du chant ne sont un avantage pour les espèces concernées que si les messages qu'elles véhiculent sont spécifiques et sans équivoque pour assurer une communication réciproquement bénéfique.



**Photo 9.** Le bruant proyer (*Miliaria calandra*) est célèbre pour les variations dialectales de son chant mises en évidence, notamment, en Grande-Bretagne (photo C. Keulen).

*The corn bunting (*Miliaria calandra*) is known for its song dialectal system in Great Britain.*



**Fig. 13.** Le créadion rounoir (*Creadion carunculatus*) est une espèce insulaire chez qui le jeune choisit un territoire très éloigné de sa région d'origine. Cette émigration a lieu avant la fin de la période sensible. Le jeune apprendra le chant des mâles de la région d'accueil ; on parle dès lors chez cette espèce de faux dialecte.

*In the common saddleback (*Creadion carunculatus*), an insular species, the young chooses a territory far from its fatherland before the end of the sensitive learning period. The young learns the songs of the territorial males of the adoption area : this is a case of false dialect.*

#### 4. Variations géographiques ou phénomène dialectal ?

Nous avons vu que le milieu extérieur impose aux vocalisations des contraintes de forme qui se traduisent par une corrélation étroite entre le type d'habitat et la structure du chant. D'autre part, le plus souvent, le jeune oiseau apprend son chant par audition de son père ou des proches voisins.

Il y a donc une véritable transmission culturelle du chant au cours de laquelle le jeune apprend le motif spécifique et les caractéristiques régionales. Dès lors, par analogie avec le langage humain, il est tentant de dire que certaines variations géographiques des chants ne sont que l'expression d'un phénomène dialectal.

Obtenir un **véritable dialecte** suppose trois conditions :

- le jeune apprend son chant dans la région où il est né. La période critique d'apprentissage prend généralement fin, chez ces espèces, avant la période d'erratismo et de migration ; elle est donc limitée aux quelques premiers mois de la vie de l'oiseau.
- les individus sont fidèles à leur région natale : la dispersion des jeunes est très limitée, et les adultes viennent nicher au même endroit d'année en année.
- les adultes répondent différemment au chant possédant ou non les caractéristiques locales.

Le rôle sélectif de la femelle est déterminant : dans les systèmes dialectaux vrais, celles-ci réservent leur réponse aux mâles qui émettent le type de chant de leur région d'origine ; par contre, des expériences réalisées en captivité montrent que si les femelles préfèrent des chants proches de ceux de leur père, elles éviteraient au contraire le chant des mâles qui chantent exactement comme celui-ci (MARLER *et al.*, 1972 ; BAPTISTA, 1975 ; MILLINGTON et PRICE, 1985) ; mais il existe de nombreuses variantes à ce schéma.

La plupart des auteurs s'accordent pour définir le dialecte comme étant le résultat d'une distribution en mosaïque de certaines particularités des chants. Les individus situés aux frontières des zones dialectales présenteraient ainsi un répertoire « mixte », comprenant des caractères des deux zones en présence. Un des exemples les plus classiques de cette répartition en mosaïque des variantes du chant est offert par le chant du bruant proyer (*Milaria calandra*) (Mc GREGOR, 1980 ; Mc GREGOR et THOMSON, 1988). Chez cette espèce, le dialecte apparaîtrait stable vingt ans plus tard (CATCHPOLE et SLATER, 1995). Chez l'étourneau sansonnet, les différents sifflements qui composent la partie introductrice des chants induisent chacun une mosaïque dialectale et ces différentes mosaïques ne se recouvrent pas (ADRET-HAUSBERGER, 1983).

Pour THIELCKE (1983), les dialectes ne sont que des variations progressives des émissions sonores aviaires et il n'y a pas de « frontières » marquées

entre des aires bien définies. Il précise également qu'une variante peut être un cri, une note, un groupe de notes ou un chant entier qui diffèrent qualitativement des autres.

La taille des zones dialectales est très variable d'une espèce à l'autre et même, parfois, au sein des différentes zones de l'aire de répartition de l'espèce. Elle peut être très réduite et ne concerner que quelques individus comme chez le souimanga éclatant (*Nectarinia coccinigastra*) (PAYNE, 1978) ou quelques dizaines d'individus comme chez le troglodyte mignon (*Troglodytes troglodytes*) (KREUTZER, 1974). Chez le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*), les dialectes locaux concernant de petites populations peuvent être regroupés en dialectes régionaux sur base de similitude de la finale des chants.

Certaines espèces possèdent des dialectes dont les frontières correspondent à celles délimitant les différents types de milieux. Lorsque l'habitat est uniforme sur de très grandes surfaces, le chant ne présente pas de variations mais, dès que l'habitat est morcelé, le dialecte apparaît.

Pour NOTTEBOHM (1970) ou TRAINER (1980), les dialectes véritables correspondent à des zones bien définies sur le plan écologique. Ils les considèrent dès lors comme un moyen de décourager le mélange de diverses populations bien adaptées à des conditions locales. MARLER (1962) note que si le chant d'un mâle entraîne une maturation hormonale plus rapide de la femelle, un répertoire commun aux mâles d'une même localité ne fera que multiplier ces effets entraînant une ovulation plus rapide et un succès probablement plus grand dans la reproduction. Pour TREISMAN, les dialectes favorisent la « *Kin selection* » (sélection de parentèle) en servant de marqueur génétique.

Par contre, un **faux dialecte** peut apparaître chez des espèces qui sont généralement caractérisées par une dispersion importante des jeunes, ceux-ci n'apprenant pas le chant parental mais celui de la région où ils s'installent. Il se pourrait également que le jeune oiseau insère dans son répertoire de nouvelles notes, ou tout simplement répète avec une légère modification des syllabes du schéma parental (dérive *ou drift*) : toutes ces innovations sont susceptibles d'amener la formation de nouveaux dialectes (KROODSMA, 1974 ; LEMON, 1975).

L'isolement éthologique des populations possédant des dialectes différents va limiter le flux de gènes entre elles. Les oiseaux d'un même endroit posséderont donc un lien de parenté. D'après la théorie sociobiologique, des proches parents utiliseront dans leurs interactions moins de comportements fortement destructeurs (attaques) et plus de comportements moins destructeurs (parades) (MAYNARD-SMITH, 1974). Le système dialectal réunissant des individus ayant un lien de parenté assez fort, il serait alors normal d'observer que la compétition interindividuelle est fortement réduite et même qu'elle cède la place à des comportements de coopération.

En général, les individus émettent une réponse différentielle à l'audition de chants appartenant ou non à leur dialecte, bien que le sens de réponse varie d'une espèce à l'autre même au sein d'un même groupe. Chez le bruant proyer (*Milaria calandra*) (PELLERIN, 1981), on observe une réponse apparemment agressive au chant dialectal tandis que chez d'autres espèces la réponse agressive est dirigée vers le chant étranger.

L'avènement des méthodes d'analyse de l'ADN est venu au cours des années récentes infirmer ou confirmer les observations réalisées sur différentes espèces. Ainsi, les travaux réalisés sur le bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) suggéraient que les oiseaux ont avantage à s'accoupler à des individus issus de la même zone dialectale et ce, pour favoriser l'adaptation aux conditions locales du milieu. Pour BAKER et ses collaborateurs (BAKER, 1974), les dialectes diminuent le flux de gènes au sein d'une même population de bruants à couronne blanche : il y aurait donc plus de ressemblances génétiques entre deux mâles situés à peu de distance l'un de l'autre qu'entre deux mâles distants d'une dizaine de kilomètres. Pour ZINK et BARROWCLOUGH (1984, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995), cette hypothèse est loin de se confirmer au vu des travaux de génétique. Chez le bruant chingolo (*Zonotrichia capensis*), LOUGH et HANDFORD (1992) montrent que les barrières dialectales ne correspondent guère à des différences génétiques. BALABAN (1988) montre que, chez le bruant des marais (*Melospiza georgiana*), il existe des zones où dialectes et variations génétiques coïncident et d'autres où il n'y a aucune correspondance.

Des études réalisées à long terme sur des populations révèlent que, lorsque les paramètres écologiques restent inchangés, les dialectes peuvent se perpétuer durant de nombreuses années mais, lorsque les dialectes observés ne correspondent pas à des zones écologiquement différentes ou lorsque ces barrières écologiques disparaissent, l'on assiste à une évolution rapide du répertoire vocal (HANDFORD, 1988, *in* CATCHPOLE et SLATER, 1995 ; INCE *et al.*, 1988).

La manière dont un dialecte peut évoluer et se transformer en un autre au fil du temps a été également étudiée, notamment chez les passerins indigo (*Passerina cyanea*) (PAYNE et PAYNE, 1993) ; chez cette espèce, le chant de certains individus n'est jamais imité par les jeunes tandis que d'autres sont très prisés. En milieu insulaire, des études réalisées sur le créadion rounoir (*Creadion carunculatus*) révèlent que des changements dans un répertoire local interviennent par une succession d'erreurs de copie, d'une génération à l'autre (JENKINS, 1978).

## Conclusions

Tout au long de cette synthèse, nous nous sommes attachée à montrer l'importance que revêtent les productions sonores dans le comportement des oiseaux aux côtés des stimuli optiques... Les vocalisations, en particulier, assurent une diversité de rôles et de fonctions et ce, tant chez des espèces dotées d'une syrinx au fonctionnement complexe que chez des espèces possédant une syrinx moins développée. Adaptées à la meilleure propagation dans le milieu ambiant, apprises de génération en génération, à l'écoute des parents ou des voisins proches, elles vont permettre une reconnaissance d'un individu, d'un partenaire potentiel, d'un groupe (familial ou non), d'une population... facilitant ainsi maints aspects des relations sociales. Nous nous sommes plus particulièrement intéressée à décrire la complexité des comportements vocaux aviaires et ce, au travers d'une série d'exemples, non exhaustifs loin s'en faut. La réalisation de nouvelles études, sur d'autres espèces, ne fera sans doute que mettre en exergue ce phénomène et révéler plus encore l'intérêt d'une connaissance approfondie de ces manifestations dont nous n'avons évoqué ici que quelques morceaux choisis.



**Fig. 14.** Le manchot empereur (*Aptenodytes forsteri*).  
*The emperor penguin.*

## BIBLIOGRAPHIE

- ADRET-HAUSBERGER M. (1983). — Variations dialectales des sifflements de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) sédentaire en Bretagne. *Z. Tierpsychol.*, **62** (1) : 55-71.
- ADRET-HAUSBERGER M. et P.F. JENKINS (1988). — Song differentiation and population structure : the example of the whistled songs in an introduced population European starlings (*Sturnus vulgaris*) in Australia. *Ethology*, **79** (2) : 104-115.
- ADRET-HAUSBERGER M., H.R. GUTTINGER et F.W. MERKEL (1990). — Individual life history and song repertoire changes in a colony of starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ethology*, **84** (4) : 265-280.
- ALATALO R.V., C. GLYNN et A. LUNDBERG (1990). — Singing rate and female attraction in the pied flycatcher : an experiment. *Animal Behaviour*, **39** : 601-603.
- ARMSTRONG E.A. (1973). — *A study of birdsong*. Dover, New York.
- BAKER M.C. (1974). — Genetic structure of two populations of white-crowned sparrows with different song dialects. *Condor*, **76** : 351-356.
- BALABAN E. (1988). — Cultural and genetic variation in swamp sparrows (*Melospiza georgiana*). I. Song variation, genetic variation and their relationship. *Behaviour*, **105** : 250-319.
- BANKS R.C. (1964). — Geographic variation in the white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys*). *Univ. California Publ. Zool.*, **70** : 1-123.
- BAPTISTA L.F. (1977). — Geographic variation in songs and dialects of the puper sound white crowned sparrow. *Condor*, **79** : 356-370.
- BAPTISTA L.F. et L. PETRINOVICH (1984). — Social interaction, sensitive phases and the song template hypothesis in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, **32** : 172-181.
- BAPTISTA L.F., P.W. TRAIL, B.B. DE WOLFE et M.L. MORTON (1993). — Singing and its functions in female white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, **46** : 511-524.
- BAYLIS J.R. (1982). — Avian vocal mimicry : its function and evolution. 51-83 in D.E. Kroodsma et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic Press, New York.
- BECKER P.H. (1982). — The coding of species-specific characteristics in bird sounds. 213-252 in D.E. Kroodsma et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic press, New York.
- BEER C.G. (1970). — On the response of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to the calls of adults. I. recognition of the voice of the parents. *Animal Behaviour*, **18** : 652-660.
- BEER C.G. (1979). — Vocal communication between laughing gull parents and chicks. *Behaviour*, **70** (1-2) : 118-146.
- BELETSKY L. (1983). — Vocal mate recognition in male red-winged blackbirds. *Animal Behaviour*, **31** : 124-134.
- BELETSKY L. (1996). — *The Red-Winged Blackbird. The biology of a strongly polygenous songbird*. Academic Press, Harcourt Brace et Company, 314 pp.
- BENSCH S. et D. HASSELQUIST (1992). — Evidence for female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour*, **44** : 301-311.
- BERGMAN G. (1980). — Die Veränderung der Gesangmelodie der Kohlmeise *Parus major* in Finnland und Schweden. *Ornis Fennica*, **57** : 97-111.
- BRACKENBURY J.H. (1980). — Respiration and production of sounds by birds. *Biol. Rev.*, **55** : 363-378.

- BRACKENBURY J.H. (1982). — The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics. 214-252 in D.E. Kroodsma et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic press, New York.
- BRACKENBURY J.H. (1989). — Functions of the syrinx and control of sound production. 193-220 in A.S. King et J. Mc Lelland (ed.) : *form and function in birds*. Academic Press, San Die Ro.
- BREMOND J.C. (1968A). — Recherche sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge *Erithacus rubecula*. *Terre et Vie*, **2** : 109-220.
- BREMOND J.C. (1968B). — Valeur spécifique de la syntaxe dans le signal de défense territoriale du troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Behaviour*, **30** : 66-75.
- BREMOND J.C. (1971). — Communication chez les oiseaux. *J. Psychol. Norm. Pathol.*, **34** : 353-380.
- BREMOND J.C. (1976). — Specific recognition in the song of Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*). *Behaviour*, **58** : 99-116.
- BRENOWITZ E.A. (1982). — Agressive response of red-winged blackbird to mockingbird song imitation. *Auk*, **99** : 584-586.
- BRINDLEY E.L. (1991). — Response of European robins to playback of song : neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour*, **41** : 503-512.
- BROOKE M.L. (1978). — Sexual differences in the voice and individual recognition in the Manx shearwater *Puffinus puffinus*. *Animal Behaviour*, **26** : 622-629.
- BROOKS R.J. et J.B. FALLS (1975a). — Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. discrimination of songs of neighbours and strangers. *Can. F. Zool.*, **53** : 879-888.
- BROWN E.D., S.M. FARABAUGH et C.J. VELTMAN (1988). — Song sharing in a group living songbird, the Australian magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part I. Vocal sharing within and among social groups. *Behaviour*, **104** : 1-28.
- BROWN E.D. et S.M. FARABAUGH. (1991). — Song sharing in a group living songbird, the Australian magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part III. Sex specificity and individual specificity of vocal parts in communal chorus and duets songs. *Behaviour*, **118** : 244-274.
- CATCHPOLE C.K.(1973). — The functions of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and reed warbler (*A. Scirpaceus*). *Behaviour*, **46** : 300-320.
- CATCHPOLE C.K. (1978). — Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Animal Behaviour*, **26** : 1072-1080.
- CATCHPOLE C.K. (1979). — *Vocal communication in birds*. *Studies in biology*, **115**, 68 pp. Cambridge University Press.
- CATCHPOLE C.K. (1980). — Sexual selection and the evolution of complex songs among warblers of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, **74** : 149-166.
- CATCHPOLE C.K. (1982). — The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behaviour. 297-319 in : D. Kroodsma et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic press, New York.
- CATCHPOLE C.K. (1983). — Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour*, **31** : 1217-1225.

- CATCHPOLE C.K. (1986). — Song repertoires and reproductive success in the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **19** : 439-445.
- CATCHPOLE C.K. et B. LEISLER (1989). — Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structures. *Behaviour*, **108** : 125-138.
- CATCHPOLE C.K. et P.J.B. SLATER (1986). — Interspecific territorialism in Reed Warbler : a local effect revealed by playback experiments. *Animal Behaviour*, **34** : 299-300.
- CATCHPOLE C.K. et P.J.B. SLATER (1995). — *Bird Song Biological themes and variations*. Cambridge University Press, 241 pp.
- CHAPPUIS C. (1971). — Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : L'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie*, **25** : 183-202.
- DOBKIN D.S. (1979). — Functional and evolutionary relationship of vocal copying phenomena in birds. *Z. Tierpsychol.*, **50** : 348-363.
- DOWSETT-LEMAIRE F. (1979). — The imitative range of the song of the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds. *Ibis*, **121** : 453-468.
- EENS M., R. PINXTEN et R.F. VERHEYEN (1991). — Male song as a cue for mate choice in The European starling. *Behaviour*, **116** : 210-238.
- EENS M., R. PINXTEN et R.F. VERHEYEN (1992). — Song learning in captive European starlings, *Stumus vulgaris*. *Animal Behaviour*, **44** : 1131-1143.
- EENS M., R. PINXTEN et R.F. VERHEYEN (1993). — Function of the song and song repertoire in the European starling (*Sturnus vulgaris*) : an aviary experiment. *Behaviour*, **125** : 51-66.
- EMLÉN S. (1972). — An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour*, **41** : 130-171.
- FALLS J.B. (1982). — Individual recognition by sound in birds. 237-278 in D.E. Kroodsmá et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*, vol 2. Academic press, New York.
- FALLS J.B. et J.R. KREBS (1975). — Sequence of songs in repertoires of western meadowlarks (*Sturnella neglecta*). *Can. F. Zool.*, **53** : 1165-1178.
- FARABAUGH S.M., E.D. BROWN et R.J. DOOLING (1988). — Song sharing in a group living songbird, the Australian Magpie. Part II. Vocal sharing between neighbours, within and between geographic regions and between sexes. *Behaviour*, **104** : 105-125.
- FARABAUGH S.M., E.D. BROWN et R.J. DOOLING (1992). — Analysis of warbler song of the budgerigar *Melopsittacus undulatus*. *Bioacoustics*, **4** : 111-130.
- GAILLY P. (1982). — Etude éco-éthologique du bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus* L.). *Cah. Ethol. appl.*, **2** (2) : 123-150.
- GAUNT A.S. et S.L. GAUNT (1985). — Syringeal structure and avian phonation. 213-246 in R.F. Johnson (ed.) : *current Ornithology*, vol. 2. Plenum Press, New York.
- GIBSON R.M. et J.W. BRADBURY (1985). — Sexual selection in lekking sage grouse : phenotypic correlates of male mating success. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **18** : 117-123.
- GIBSON R.M. (1989). — Field playback of male display attracts females in a lek breeding sage grouse. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **24** : 439-443.
- GILBERT G., P.K. MC GREGOR et G. TYLER (1994). — Vocal individuality as a census tool. Practical considerations illustrated by a study of two rare species. *J. Field Ornithol.*, **65** (3) : 335-348.

- GODARD R. (1991). — Long-term memory of individual neighbours in a migratory songbird. *Nature*, **350** : 228-229.
- GUYOMARC'H C. et GUYOMARC'H J-C. (1985). — La communication interspécifique chez les cailles : importance de la cadence interne des chants sur la sexualité des femelles cailles japonaises *Coturnix coturnix japonica*. *Gibier Faune Sauvage*, **4** : 5-20.
- GRANT B.R. (1984). — The significance of song variation in a population of Darwin's finches. *Behaviour*, **89** : 90-116.
- GRIMES L.G. (1974). — Dialects and geographical variations in the song of the splendid sunbird (*Nectarina coccinigaster*). *Ibis*, **116** : 314-329.
- GUTTINGER H.R. (1977). — Variable and constant structures in greenfinch (*Chloris chloris*) song in different locations. *Behaviour*, **60** (3-4) : 304-318.
- GUTTINGER H.R., J. WOLFFGRAMM et F. THIMM (1978). — The relationship between species specific song programs and individual learning in songbirds : A study of individual variation in songs of canaries, ...
- HAMILTON W.D. et M. ZUK (1982). — Heritable true fitness and bright birds : a role for parasites ? *Science*, **218** : 384-387.
- HAUSBERGER M. et C. GUYOMARC'H (1981). — Contribution à l'étude des vocalisations territoriales sifflées chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus v. vulgaris*) en Bretagne. *Biol. Behaviour*, **6** : 79-98.
- HAUSBERGER M., P.F. JENKINS et J. KEENE (1991). — Species specificity and mimicry in bird song are they paradoxes ? A revaluation of song mimicry in the European starlings. *Behaviour*, **117** (1-2) : 53-81.
- HARCUS J.L. (1977). — The functions of mimicry in the vocal behaviour of the chorister robin. *Z. Tierpsychol.*, **44** : 178-193.
- HARRIS M.A. et R.E. LEMON (1976). — Responses of male song sparrows (*Melospiza melodia*) to neighbouring and non neighbouring individuals. *Ibis*, **118** : 421-424.
- HINDMARSH A.M. (1986). The functional significance of vocal mimicry in song. *Behaviour*, **99** : 87-100.
- HOEELZEL A.R. (1986). — Song characteristics and response to playback of male and female Robins *Erithacus rubecula*. *Ibis*, **128** : 115-127.
- HOOKE T. et B.I. HOOKE (1969). — Duetting. 185-205 in R.A. Hinde (ed.) : *bird vocalisations*. Cambridge University Press.
- HULTSCH H. et M.L. KOPP (1989). — Early auditory learning and song improvisation in nightingales, *Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour*, **37** : 510-512.
- HULTSCH H. et D. TODT (1989b). — Memorisation and reproduction of songs in nightingales : evidence for package for nation. *F. Comp. Physiol., A*, **165** : 197-203.
- HULTSCH H. et D. TODT (1992). — The serial order effect in the song acquisition of birds : relevance of exposure frequency to song models. *Animal Behaviour*, **44** : 590-592.
- 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** (3) : 759-785.
- IMMELMAN K. (1969). — Song development in the zebra finch and other estrildid finches. 61-74 in R.A. Hinde (ed.) : *bird vocalizations*. Cambridge University Press.
- INCE S.A., P.J.B. SLATER et C. WEISMANN (1980). — Changes with time in the songs of a population of chaffinches. *Condor*, **82** : 285 -290.
- IRWIN R.E. (1990). — Directional sexual selection cannot explain variation in song repertoire size in the New world Blackbirds (*Icterinae*). *Ethology*, **85** : 212-224.

- JENKINS P.F. (1978). — Cultural transmission of songs patterns and dialect development in a freeliving bird population. *Animal Behaviour*, **26** : 50-78.
- JOUVENTIN P. (1972). — Un nouveau système de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. *Behaviour*, **43** : 176-185.
- KERMOTT L.H. et R.W. ORING (1975). — Acoustical communication of male Sharp-Tailed grouse (*Pedioecetes phasianellus*) on a North Dakota Dancing ground. *Animal Behaviour*, **23** : 375-376.
- 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 effarvate (*Acrocephalus scirpaceus*). *Cah. Ethol. appl.*, **3** (2) : 165-189.
- KEULEN C. (1984). — Vocalisations de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* L.). 2. Le chant imitatif en Belgique. *Cah. Ethol. appl.*, **5** (3) : 143-166.
- KEULEN C., B. PRAXAYSOMBATH et J.C. RUWET (1999). — Vocalisations du bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) : évolution des caractéristiques individuelles et régionales du chant (1982-1997). *Cah. Ethol.*, **19** (1) : 17-56.
- KONISHI M. (1965). — The role of auditory feedback in the control of vocalisation in the whitecrowned sparrow. *Z. Tierpsychol.*, **22** : 770-778.
- KONISHI M. (1970). — Comparative neurophysiological studies of hearing and vocalization in songbirds. *Z. vrl. Physiol.*, **66** : 257-272.
- KONISHI M. et F. NOTTEBOHM (1969). — Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. 29-48 in R.A. Hinde (ed.) : *bird vocalizations*. Cambridge University press.
- KREBS J.R. (1977). — The significance of song repertoires : the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour*, **25** : 475-478.
- KREBS J.R., R. ASHCROFT et M. WEBBER (1978). — Song repertoires and territory defence in the great tit (*Parus major*). *Nature*, **271** : 539-542.
- KREBS J.R., R. ASHCROFT et K.V. ORSDOL (1981). — Song matching in the great tit *Parus major* L. *Animal Behaviour*, **29** : 918-923.
- KREUTZER M. (1974). — Stéréotypie et variations dans les chants de proclamation territoriale chez le Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). *Rev. Comp. Animal*, **1** (4<sup>e</sup> trimestre) : 270-286.
- KREUTZER M. (1990). — Bird phonology and species recognition : minimal song units are cues inducing strong reactions in male ciril buntings (*Emberiza cirilus*). *Ethol. Ecol. Evol.*, **2** (3) : 243-252.
- KROODSMA D.E. (1976). — Reproductive development in a female songbird : differential stimulation by quality of male song. *Science*, **192** : 574-575.
- KROODSMA D.E. (1982). — Song repertoires : problems in their definition and use. 125-146 in D.E. Kroodsma et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic press, New York.
- KROODSMA D.E. et J.R. BAYLIS (1982). — A world survey of evidence for vocal learning in birds. 311-337 in D.E. Kroodsma et E.H. Miller (ed.) : *acoustic communication in birds*. Academic press, New York.
- KROODSMA D.E. et B.E. BYERS (1991). — The function(s) of bird song. *Am. Zool.*, **31** (2) : 318-328.

- KROODSMA D.E. et R. PICKERT (1980). — Environmentally dependent sensitive periods for avian vocal learning. *Nature*, **288** : 477-479.
- LACK D. (1946). — *The life of the Robin*. H.F. and G. Witherby LTD, London. MCI, 224 p.
- LAMBRECHTS M. et A.A. DHONT (1987). — Differences in singing performance between male great tits. *Ardea*, **75** : 43-52.
- LEMAIRE F. (1974). — Le chant de la rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*) : étendue du répertoire imitatif, construction rythmique et musicalité. *Le Gerfaut*, **64** : 3-28.
- LEMON R.E. (1975). — How birds develop song dialects. *Condor*, **77** : 385-406.
- LEROY Y. (1979). — *L'univers sonore animal : rôle et évolution de la communication acoustique*. Gauthier-Villiar, Paris, 350 pp.
- MALCOLM L., J.R. HUNTER 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.
- MANN N.I., P.J.B. SLATER, L.A. EALES et C. RICHARDS (1991). — The influence of visual stimuli on song tutor choice in the zebra finch, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*, **42** : 285-293.
- MANZI R., G. PAVAN et S. FRUGIS (1987). — Variation in the song of Cetti's warbler (*Cettia cettia* Temm.). A preliminary study. *Monit. Zool. Itl.*, **22** (3) : 287-298.
- MATHEVON (1996)
- MC DONALD M.V. (1989). — Function of song in Scott's seaside sparrow, *Ammodramus mantimus peninsulae*. *Animal Behaviour*, **38** : 468-485.
- MC GREGOR P.K. (1986). — Song types in the corn buntings *Emberiza calandra* : matching and discrimination. *F. Omithol.*, **127** : 37-42.
- MC GREGOR P.K. et J.R. KREBS (1982). — Song types in population of great tits (*Parus major*) : their distribution, abundance and acquisition by individuals. *Behaviour*, **79** : 126-152.
- MC GREGOR P.K. et D.B.A. THOMPSON (1988). — Constancy and change in local dialects of the corn bunting. *Ornis Scand.*, **19** : 153-159.
- MC GREGOR P.K. et J.R. KREBS et C.M. PERRINS (1981). — Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (*Parus major*). *Am. nat.*, **118** : 149-159.
- MARLER P. (1960). — Bird songs and mate selection. 348-367 in W.E. Lanyon et 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. *F. Comp. Physiol. Psychol.*, **71** (suppl.) : 1-25.
- MARLER P. (1987). — Sensitive periods and the roles of specific and general sensory stimulation in bird song learning. 99-135 in J.P. Rauschecker et P. Marler (ed.) : *imprinting and cortical plasticity*. Wiley, New York.
- MARLER P. (1990). — Song learning : the interface between behaviour and neuroethology. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, **Ser. B. 329** : 109-114.
- MARLER P. (1991). — Song-learning behavior : the interface with neuroethology. *Trends Neurosci.*, **14** : 199-206.
- MARLER P., P.C. MUNDINGER, M. WASER et A. LUTJEN (1972). — Effects of acoustical stimulation and deprivation on song development in red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Animal Behaviour*, **20** : 586-606.

- MARLER P. et S. PETERS (1977). — Selective vocal learning in a sparrow. *Science*, **198** : 519-521.
- MARLER P. et S. PETERS (1982). — Developmental overproduction and selective attrition : new processes in the epigenesis of bird song. *Dev. Psychobiol.*, **15** : 369-378.
- MARLER P. et S. PETERS (1987). — A sensitive period for song acquisition in the song sparrow, *Melospiza melodia* : a case of age-limited learning. *Ethology*, **76** : 89-100.
- MARLER P. et M. TAMURA (1964). — Song 'dialects' in three populations of white-crowned sparrows. *Science*, **146** : 1483-1486.
- MAYNARD-SMITH J. (1974). — The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. Theor. Biol.*, **47** : 209-221.
- MEESMER E. (1956). — Die Entwicklung der Lautausserungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula*) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzuchten Schatldichten Raumen. *Z. Tierpsychol.*, **13** : 341-411.
- METZMACHER M. et F. MAIRY (1972). — Variations géographiques de la figure finale du chant du Pinson des arbres, *Fringilla c. coelebs* L. *Le Gerfaut*, **62** : 215-243.
- MILLINGTON S.J. et T.D. PRICE (1985). — Song inheritance and mating patterns in Darwin's finches. *Auk*, **102** : 342-346.
- MOLLER A.P. (1991). — Parasite load reduces song output in a passerine bird. *Animal Behaviour*, **41** : 723-730.
- MOUNTJOY D.J. et R.E. LEMON (1995). — Extended song learning in wild European starlings. *Animal Behaviour*, **49** : 357-366.
- NELSON D. et P. MARLER (1989). — Categorical perception of a natural stimulus continuum birdsong. *Science*, **244** : 976-978.
- NEMETH E. (1994). — Individuelles Erkennen des Gesangs durch die Weibchen und Gezangsaktivität der Männchen bei der Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*). *J. orn.*, **135** : 217-222.
- NICOLAI J. (1959). — Familientradition in der Gesangsentwicklung des Grimpels (*Pyrhala pyrrhala* L.). *F. Ornithol.*, **100** : 39-46.
- NOEL C. et C. KEULEN (1997). — Vocalisations du grèbe huppé (*Podiceps cristatus* L.) : contexte comportemental et variabilité. *Cah. Ethol.*, **17** (1) : 1-48.
- NOTTEBOHM F. (1970). — Ontogeny of bird song. *Science*, **167** : 950-956.
- NOTTEBOHM F. et M.E. NOTTEBOHM (1978). — Relationship between song repertoire and age in the canary *Serinus canaria*. *Z. Tierpsychol.*, **46** : 298-305.
- NOTTEBOHM F., M.E. NOTTEBOHM et L. CRANE (1986). — Developmental and seasonal changes in canary song and their relation to changes in the anatomy of song control nuclei. *Behav. Neural. Biol.*, **46** : 445-471.
- NOWICKI S. et P. MARLER (1988). — How do birds sing ? *Music perception*, **5** : 391-426.
- PAYNE R.B. (1978). — Microgeographic variation in the song of splendid sunbirds (*Nectarinia coccinigaster*) : population phenetics, habitats and song dialects. *Behaviour*, **65** : 282-307.
- PAYNE R.B. (1981). — Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behaviour*, **29** : 688-697.
- PAYNE R.B. (1985). — Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeata*. *Z. Tierpsychol.*, **70** : 1-44.

- PAYNE R.B. et L. PAYNE (1993). — Song copying and cultural transmission in indigo buntings. *Animal Behaviour*, **46** : 98-106.
- PEAKE T., P. MC GREGOR et K. SMITH (1993). — Cornecakes calls : Bar codes for conservation ? (Poster présenté au Congrès d'Ornithologie à Gdansk).
- PEEK F.W. (1972). — An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird. *Animal Behaviour*, **20** : 112-118.
- PELLERIN M. (1981). — Etude d'un dialecte chez le bruant proyer (*Emberiza calandra*) : paramètres physiques permettant la reconnaissance du chant territorial. *S.R.Sc.Ac. Paris III (13)*, **293** : 713-715.
- PETERS S., P. MARLER et S. NOWICKI (1992). — Song sparrows learn from limited exposure to song models. *Condor*, **94** : 1016-1019.
- PETRINOVICH L. (1985). — Factors influencing song development in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*). *J. Comp. Psychol.*, **99** : 15-29.
- REED T.M. (1982). — Interspecific territoriality in the chaffinch and great tit on islands and the mainland of Scotland : playback and removal experiments. *Animal Behaviour*, **30** : 171-181.
- RECHTEN C. (1978). — Interspecific mimicry in bird song : does the Beau Geste hypothesis apply ? *Animal Behaviour*, **26** : 305.
- REDDIG E. (1978). — Der Ausdrucksflug der Bekassine (*Gallinago gallinago*). *J. Ornithol.*, **119** : 357-387.
- RITCHINSON F.N. (1986). — The singing behaviour of female northern cardinals. *Condor*, **88** : 156-159.
- ROBERTS J., A. KALCENIK et M.L. HUNTER Jr (1979). — A model of sound interference in relation to acoustic communication. *Animal Behaviour*, **27** : 1271-1273.
- ROBERTS J., A. KALCENIK et M.L. HUNTER Jr (1979). — The ground effect and acoustic communication. *Animal Behaviour*, **29** (2) : 633-634.
- ROBINSON F.N. (1974). — The function of vocal mimicry in some avian displays. *Emu*, **74** : 9-10.
- ROBINSON F.N. (1975). — Vocal mimicry and the evolution of bird song. *Emu*, **75** : 23-27.
- ROBINSON F.N. et H.S. CURTIS (1996). — The vocal displays of the lyrebirds (*Menuridae*). *Emu*, **96** (4) : 258-275.
- RYELANDT P. et F. VASSEN (1995). — *Vocalisations du rôle des genêts et reconnaissance individuelle*. Abstracts du Colloque de l'Université d'été RNOB, Bruxelles.
- SAMUEL D.E. (1974). — Ruffed grouse at the drumming log. *The Wilson Bulletin*, **86** (2) : 131-135.
- SEARCY W.A. et E.A. BRENOWITZ (1988). — Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature*, **332** : 152-154.
- SEARCY W.A. (1992). — Song repertoires and mate choice in birds. *Am. zool.*, **32** : 71-80.
- SCHIOVITZ K.A. (1975). — The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, *Passerina cyanea*, and its relationship to the organization of avian acoustical behavior. *Behaviour*, **55** : 128-179.
- SLATER P.J.B. (1978). — Beau geste as problems. *Animal Behaviour*, **26** : 304.
- SLATER P.J.B. (1981). — Chaffinch song repertoires : observations, experiments and a discussion of their significance. *Z. Tierpsychol.*, **56** : 1-24.

- SMITH D.G. (1979). — Male singing ability and territory integrity in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Behaviour*, **68** : 193-206.
- SUTHERS R.A. (1990). — Contributions to bird song from the left and right sides of the intact syrinx. *Nature*, **347** : 473-477.
- THIELCKE G. (1983). — Entstanden Dialekte des zilpzalps (*Phylloscopus collybita*) durch lementzug. *J. Ornithol.*, **124** (4) : 333-368.
- THIELCKE-POLTZ et G. THIELCKE (1960). — Akustische Lernen Verschieden alter die Entwicklung erlerter Motive ohne und mitkunslichem Einfluss von Testosteron. *Z. Tierpsych.*, **17** : 148-152.
- THIELCKE G. et K.E. LISENMAIR (1963). — Zur geographischen Variation in des Gezanges des Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*) in mittel-und Sudweteuropa mit einem Vergleich des Fitis (*P. trochilus*). *J. Ornithol.*, **104** : 372-402.
- THORPE W.H. (1961). — *Bird song*. Cambridge University press.
- THORPE W.H. (1972). — *Duetting and antiphonal song in birds. Its extent and significance*. Leiden Brill.
- TODT D. et H. HULTSCH (1982). — Impairment of vocal signal exchange in the monogamous duetsinger *Cossypha heuglini* (*Turdidae*) : effects on pair bond maintenance. *Z. Tierpsychol.*, **60** : 265-274.
- TRAINER J.M. (1980). — Comments on a kin association model of bird song dialects. *Animal Behaviour*, **28** (1) : 310-311.
- TREISMAN M. (1978). — Bird song, dialects, repertoire size and kin association. *Anim. Behaviour.*, **26** : 814-817.
- VENCL F. et B. SOUCEK (1979). — Structure and control of duet singing in the white crested laughing thrush (*Garrulax leuciolophus*). *Behaviour*, **57** : 206-226.
- WALLSCHLAGER D. (1980). — Correlation of song frequency and body weight in passerines birds. *Experientia*, **36** (4) : 412 p.
- WEEDEN J.S. et J.B. FALLS (1959). — Differential responses of male ovenbirds to recorded songs of neighbouring and more distant individuals. *Auk*, **76** : 343-351.
- WEST M.J., A.P. KING et D.H. FASTER (1981). — Validating the female bio-essay of cowbird song : relating references in song potency to mating success. *Animal Behaviour*, **29** (2) : 490-501.
- WESTCOTT D. (1992). — Inter and intra-sexual selection : the role of song in a lek mating system. *Animal Behaviour*, **44** : 695-703.
- WILEY R.H. (1971). — Song groups in a singing assembly of little hermits. *Condor*, **73** : 28-35.
- WILEY R.H. et D.G. RICHARDS (1978). — Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere : implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3** : 69-94.
- WILEY R.H. et D.G. RICHARDS (1982). — *Adaptations for acoustic communication in birds : sound transmission and signal detection in Acoustic communication in birds*. D.E. Kroodsmä et E.H. Miller (ed.), pp. 131-181.