

S Y N T H E S E :

- - - - -

COMMUNICATION ACOUSTIQUE ET CHANTS DES OISEAUX

SIMPLICITE ET COMPLEXITE : UN COMPROMIS

par Paul GAILLY^(*)

RESUME

Cette brève excursion dans l'univers sonore aviaire est destinée à montrer au lecteur la diversité des systèmes de communication acoustique des oiseaux. Dix chapitres s'articulent suivant le processus logique de l'évolution et de la complexification des signaux.

Ils montrent bien le rôle, au cours de l'évolution, de l'antagonisme entre les avantages résultant de la simplicité et de la stéréotypie de ces signaux et ceux résultant de leur complexité et diversité. Les différentes espèces ont trouvé de multiples solutions à ce problème, cumulant, assez paradoxalement, tous les avantages; solutions en rapport avec les contraintes du milieu, acoustiques ou éthologiques.

Dans cette évolution, le besoin d'assurer la propagation du chant dans des milieux les plus divers (chapitre II), sa spécificité (chapitre III) et le marquage de populations aux caractéristiques communes (chapitre VIII) ont favorisé la simplification et la stéréotypie du chant. Par contre, les contraintes de la sélection sexuelle (chapitre IV) et les avantages résultant de la synchronisation des activités des voisins (chapitre V), de l'acquisition d'un vaste répertoire de chants (chapitre VII) et de l'émission, par le chanteur, d'informations concernant sa personnalité (chapitre IX) ont conduit cette évolution vers la complexité et la diversité.

Le saut vers la complexité n'a pu être possible que grâce à une invention géniale : la culture. En effet, l'apprentissage du chant (chapitre VI) permet de transmettre, de génération en génération, ses caractéristiques par tradition orale.

Ainsi libérée de son support génétique, l'évolution a conduit rapidement à la mise au point de systèmes de communication très complexes qui expliquent, entre autres, le grand succès de certaines espèces.

(*) Université de Liège, Service d'Ethologie, 22, quai Van Benecen, B-4020 Liège.

SUMMARY

This short trip into the sound world of birds aims at showing the reader the variety of the acoustic communication systems of the birds. Ten chapters are connected together according to the logical process of evolution and the increasing complexity of the signal tunes.

They show the role, during the evolution, of the antagonism between the advantages resulting from the simplicity and the stereotyped features of these signals and those resulting from their complexity and variety. The different species have found multiple solutions to this problem, holding simultaneously and rather paradoxically all the advantages : solutions in line with the constraints of the environment, whether acoustical or ethological.

In this evolution, the need to maintain the propagation of the song in the most various environments (chapter II), its specificity (chapter III) and the marking of populations having common characteristics (chapter VIII) has favoured the simplification and the stereotyped feature of the song. On the other hand, the constraints of the sexual selection (chapter IV) and the advantages resulting from the synchronisation of the neighbours' activities (chapter V), of the acquisition of a vast repertoire of songs (chapter VII) and of the emission (of sound) by the singer of informations about its personality (chapter IX) have led this evolution towards more complexity and diversity.

The leap into complexity was only made possible by a genial invention : culture. Indeed, learning a song makes it possible to pass on, from generation to generation, its characteristics by oral tradition.

Freed, as it is, from its genetic support, evolution has quickly produced very complex communication systems, that, among other things, account for the great success of some species.

REMARQUE

Même si certains d'entre eux ne sont pas tout à fait satisfaisants, les noms français des espèces citées sont ceux donnés par : "Le projet de nomenclature française des oiseaux du monde", de DEVILLERS (1976, 1977, 1980); "Les oiseaux de l'ouest africain", de SERLE et MOREL (1979) et "Les oiseaux du Canada", de GODFREY (1967).

INTRODUCTION

=====

L'étude des systèmes de communication acoustique élaborés par les différentes espèces d'oiseaux a commencé il y a fort longtemps, mais c'est surtout après la seconde guerre mondiale, grâce à la mise au point d'appareils de mesure très performants, qu'elle a vraiment pu s'épanouir. C'est THORPE (1954) qui le premier utilisa un appareil qui commençait une brillante carrière : le sonographe. Analyseur de spectre acoustique, il donne une représentation graphique des sons (fréquence en fonction du temps) qui remplace non seulement les systèmes de notation anciens (onomatopées, représentations musicales sur portée) mais permet également d'effectuer des mesures très précises.

Depuis, les publications se sont succédé à un rythme accéléré et régulièrement apparaissent des ouvrages de synthèse qu'ils soient généraux (LANYON et TAVOLGA, 1960; BUSNEL, 1964; BREMOND, 1971; LEROY, 1979; CATCHPOLE, 1979; KREUTZER, 1983) ou traitant de problèmes particuliers (THORPE, 1951; NOTTEBOHM, 1972, MARLER, 1981, pour l'apprentissage; MARLER, 1957, pour la spécificité du chant;...). Souvent, la préoccupation des auteurs est d'extraire des études qu'ils passent en revue les règles générales des phénomènes étudiés.

Le but du présent article est avant tout de bien montrer que le "chant des oiseaux" n'existe pas. Chacune des quelque 8.000 espèces répertoriées a développé son propre système de communication, mêlant bien souvent stimuli auditifs et optiques. Bien sûr, certaines pressions de sélection, les qualités acoustiques du milieu notamment, ont agi dans le même sens pour toutes les espèces, mais chaque système de communication est un cas d'espèce qui a dû évoluer dans un contexte environnemental propre. Voilà pourquoi vous trouverez un grand nombre d'exemples venus des quatre coins du monde qui vous montreront, je crois, l'incroyable souplesse adaptative des vocalisations aviaires.

I. PRODUCTION DES SONS DE COMMUNICATION

=====

Deux types de signaux sonores, d'origines très différentes, instrumentales et vocales, sont utilisés dans les relations interindividuelles.

Ia. Les signaux instrumentaux

Dans cette catégorie, rentre toute une série de sons plus ou moins bien connus du grand public : tambourinement du pic épeiche, Dendrocopos major; chevrottement de la bécassine des marais, Gallinago gallinago (bien décrit par REDDIG, 1978); claquements et bourdonnements produits par les ailes de certains oiseaux mouches (Trochilidae); claquements d'ailes de l'engoulevent, Caprimulgus europaeus, ou de l'alouette bourdonnante, Mirafra rufocinnamomea; claquements de bec de la cigogne blanche, Ciconia ciconia,...

Ces signaux sont le plus souvent constitués de bruits plus ou moins colorés par les fréquences basses, de bruits de bande (martèlement, claquements d'ailes ou de bec) ou bien de sons plus ou moins purs avec ou sans harmoniques (chevrottements, bourdonnements). Les variations spécifiques ne porteront pas sur la structure des sons émis

mais plutôt sur leur patron temporel d'émission (sauf dans le cas particulier du chevrotement de la bécassine des marais).

Ils jouent, comme les signaux vocaux, un rôle important dans les relations sociales. Par exemple, l'oiseau-mouche *Selasphorus platycercus* n'est plus capable de maintenir son territoire lorsque ses ailes sont rendues silencieuses. Cette incapacité cesse dès que leurs propriétés acoustiques sont restaurées. (MILLER et YNOUYE, 1983). Les claquements de bec de la cigogne blanche sont indispensables pour la reconnaissance du partenaire et donc pour le maintien des liens du couple.

Les systèmes de communication qui ont évolué à partir de tels signaux ne doivent certainement pas être considérés comme rudimentaires. En effet, des variations de patron temporel d'émission permettent de transmettre de nombreuses informations : spécifiques, populationnelles, individuelles. Et il faut remarquer que certaines espèces émettant des sons vocaux ont repris ces variations de patrons temporels d'émissions pour mettre au point un système de reconnaissance individuelle très précis. C'est le cas pour de nombreuses espèces d'oiseaux marins coloniaux appartenant aux laridés et sphénicidés (manchots) principalement.

Ib. Les signaux vocaux

L'appareil phonatoire des oiseaux, la syrinx, est fondamentalement différent de celui des mammifères. Sa situation au point d'intersection des bronches et de la trachée le différencie déjà de nos cordes vocales situées en haut de la trachée.

Son fonctionnement est relativement bien connu. Déjà HERISSANT en 1753 (in WARNER, 1972) en avait trouvé le principe de base : une augmentation de la pression dans le sac aérien interclaviculaire (qui entoure la syrinx) est indispensable pour la production du son. En fait, cette augmentation de pression, lors de l'expiration, a pour effet le bombement de deux membranes occupant chacune la face interne d'une bronche : les membranes tympaniformes. Ces membranes sont alors mises en vibration (effet BERNOUILLI) par le courant d'air circulant dans les bronches. Tout un jeu de muscles permet la modification du volume de la syrinx et de la tension des membranes et ainsi la modification de la fréquence des sons émis (pour plus de détails, lire GREENEWALT, 1968; GAUNT et WELLS, 1973).

Une autre différence importante est que les deux sources sonores, les membranes tympaniformes, sont indépendantes, ce qui permet à l'oiseau d'émettre simultanément deux sons sans rapport harmonique. Cette particularité permet d'augmenter encore la complexité des vocalisations par la production, par interférence entre les fréquences émises, de sons différentiels (LEIPP, 1976). Cette indépendance des membranes tympaniformes est due au fait que chaque demi-syrinx possède sa musculature et son innervation propres (le nerf hypoglosse). NOTTEBOHM (1971) a pu montrer, par section du nerf hypoglosse gauche ou droit, la part de chaque membrane dans la production du chant du pinson des arbres, *Fringilla coelebs*. En fait, les deux membranes ne produisent pas "de concert" l'entièreté du chant mais émettent en alternance les items vocaux entrant dans sa composition. Il a également montré l'existence d'une latéralisation du cerveau et la dominance de l'hémisphère gauche dans la production du chant de différentes espèces (NOTTEBOHM et NOTTEBOHM, 1976).

La complexité de la musculature de la syrinx, déterminant les potentialités de modulation des fréquences, n'a pas atteint le même niveau chez toutes les espèces d'oiseaux. Ce sont les passereaux chanteurs, ou oscines, qui possèdent la musculature la plus diversifiée expliquant la richesse de leur production vocale (WARNER, 1972).

Ic. Limites physiques de la production des sons

La structure et le fonctionnement de la syrinx expliquent donc la complexité des vocalisations aviaires qui pourraient, en principe, varier à l'infini. Toutefois, elles se verront limitées par des contraintes physiques, acoustiques et éthologiques. WALLSCHLAGER (1980) a montré que, indépendamment des contraintes acoustiques imposées par le milieu, il existe une corrélation entre le poids de l'oiseau et la fréquence moyenne de ses vocalisations : les oiseaux plus lourds émettent des sons plus graves que les oiseaux plus légers. Cette contrainte peut être bien mise en évidence dans le cas des espèces imitatrices : bien que la structure de la vocalisation imitée soit respectée, celle-ci est transposée dans une gamme de fréquence correspondant mieux aux capacités de l'imitateur. Par exemple, la gorgebleue à miroir, Cyanosylvia svecica, transposera vers les aigus une imitation de mouette rieuse, Larus ridibundus; l'étourneau sansonnet, Sturnus vulgaris, transposera parfois vers les graves une imitation de moineau domestique, Passer domesticus.

Id. L'audition

L'oreille des oiseaux est-elle adaptée à percevoir des signaux aussi complexes, des modulations de fréquence aussi rapides ? KONISHI (1969) a répondu à cette question en montrant qu'en ce qui concerne la discrimination temporelle, elle peut séparer des événements sonores dix fois plus proches que ceux séparables par l'oreille humaine.

Sa perception des fréquences n'est pas supérieure à celle de l'oreille humaine et en général, la gamme de fréquence à laquelle elle est le plus sensible est précisément celle utilisée pour le chant (voir p. ex. GREENEWALT, 1968; DOOLING et PETERS, 1979).

II. EVOLUTION DES VOCALISATIONS AVIAIRES : INFLUENCE DES FACTEURS

=====

ENVIRONNEMENTAUX

=====

IIa. Influence de la luminosité

Des milieux forestiers denses où une très faible quantité de lumière parvient au niveau du sol ont pu forcer certaines espèces à développer un système de communication sonore au détriment de moyens de communication visuelle. C'est ce que suggère WILEY (1971) pour le chant de l'oiseau-mouche Phaetoris longuemareus qui est beaucoup plus complexe que celui des autres membres de la famille. Le milieu sombre dans lequel l'espèce évolue est plus propice à des parades auditives qui sont réalisées en groupe.

I Ib. Influence des qualités acoustiques du milieu

Les qualités acoustiques du milieu ont certainement joué un rôle important dans l'évolution des signaux sonores. En effet, tous les types de sons ne se propagent pas de la même manière dans les différents types de milieu. Par exemple, un son grave se propage mieux dans une atmosphère humide (pensez aux cornes de brume) et est moins affecté par la réverbération sur les obstacles que les sons aigus.

I Ib.1. Le milieu forestier

Cette influence du type de milieu occupé se retrouve, par exemple, dans le chant de la mésange charbonnière, Parus major (HUNTER et KREBS, 1979). Celles qui chantent en milieu boisé émettent un chant plus grave compris dans une gamme de fréquence plus étroite que celui des individus vivant en milieu bocager. De plus, il est plus simple et contient moins de notes par phrase. Ces différences permettent aux oiseaux forestiers, qui défendent un plus grand territoire, d'être compréhensibles à plus longue distance. Pourquoi les oiseaux de bocages n'utilisent-ils pas un tel chant apparemment plus performant pour la communication à distance ? Les auteurs suggèrent qu'un chant plus varié est préférable pour l'attraction des femelles et la défense territoriale.

La dégradation rapide de la compréhensibilité des signaux sonores en milieu forestier a été démontrée expérimentalement par KING et al. (1981). Des femelles captives de vacher à tête brune, Molothrus ater ater (Icteridae) répondent à des repasses de chant de mâles par des postures d'accouplement. La fréquence de ces postures diminue lorsque la distance entre la femelle et la source sonore augmente.

Cette déformation du signal avec la distance n'a pas que des désavantages. Par exemple, le troglodyte de Caroline, Thryothorus ludovicianus, l'utilise pour estimer la distance de la source d'émission : il répondra à un chant lointain par le chant, à un chant proche par une attaque. Cette réponse différentielle permet une économie d'énergie (RICHARDS, 1981a).

D'autres espèces forestières ont développé un chant composé de deux parties : une partie introductive constituée de notes simples, répétées; l'autre est plus complexe et plus variable. Comme l'a montré BRENOWITZ (1981), la diffusion de la première partie n'induit aucune réaction chez des mâles territoriaux de carouge à épauettes, Agelaius phoeniceus. Par contre, si elle est précédée de la seconde partie, la réaction ne diffère pas de celle au chant complet. L'auteur conclut que cette première partie joue un rôle d'avertissement éveillant l'attention du mâle récepteur pour le message qui va suivre. En plus de ce rôle d'avertissement, ces notes introductives vont également donner des repères temporels qui permettent de déterminer très précisément quand viendra le message. De tels types de chant ont également été décrits chez le bruant indigo, Passerina cyanea (SHIOVITZ, 1975) et chez le tohi commun, Pipilo erythrophthalmus (RICHARDS, 1981b).

L'adaptation au milieu dense ne concerne pas nécessairement tous les membres d'une espèce. Par exemple, le bruant des roseaux, Emberiza schoeniclus, est une espèce typique des milieux ouverts (pragmataies, fonds humides...) mais certains individus peuvent coloniser

des milieux plus fermés (marais avec bouleaux, bords d'aulnaie...). Le chant de ces "marginiaux" est relativement différent des oiseaux "normaux". En effet, il est plus rapide et les notes qui le constituent sont répétées, évoquant la ritournelle du pinson des arbres bien adaptée aux milieux boisés. Ainsi, des individus au chant rapide peuvent être voisins d'individus au chant normal en fonction de la répartition des différents milieux (GAILLY, 1982).

I Ib. 2. La plaine

Les espèces de plaine ne sont pas non plus dispensées de problèmes acoustiques. Les causes principales de dégradation des signaux sont le vent et, lorsque l'oiseau chante au sol, les interférences entre le son direct et celui réfléchi par le sol. Dans ce cas, il y a intérêt à utiliser une gamme de fréquences relativement étroite et un chant sonore. Par contre, les espèces chantant d'un perchoir élevé peuvent utiliser une large gamme de fréquences. ROBERTS et al. (1979 et 1981) ont calculé que la largeur moyenne de la gamme utilisée par quatorze espèces chantant au sol est de 0,77 khz, tandis que celle de dix espèces de canopée est de 2,56 khz. Pour éviter les interférences dues au sol, de nombreuses espèces de milieux ouverts émettent leur chant au cours de vols aux configurations particulières : l'alouette des champs, Alauda arvensis, l'alouette bourdonnante (vol ascendant vertical); le phragmite des joncs, Acrocephalus schoenobaenus, le pipit farlouse, Anthus pratensis (vol chanté entre deux points du territoire); la gorgebleue à miroir, le vanneau huppé, Vanellus vanellus, la bécassine des marais (vol acrobatique); le chevalier gambette, Tringa totanus (vol circulaire au dessus du territoire)...

I Ib.3. Le bruit

Pour terminer cette brève revue des problèmes acoustiques des oiseaux, il faut signaler cette adaptation aux milieux bruyants de la mésange charbonnière observée en Finlande et en Suède : en 1950, environ 80 % des oiseaux émettaient un chant trisyllabique alors que pour la période 1976-1979, cette proportion est tombée à 5 à 10 %, la majorité des oiseaux émettent alors un chant dissyllabique. L'adaptation au milieu bruyant va donc dans le sens d'une simplification de la structure des émissions vocales (BERGMAN, 1980). L'étourneau sansonnet modifie la séquence normale de son chant lorsqu'il est confronté à une source sonore bruyante (sirène d'ambulance...) : il choisit dans son répertoire les motifs de fréquence élevée (10.000 à 14.000 Hz) habituellement situés en fin de séquence (KEULEN, comm. pers.).

Le chant de chaque espèce ou de populations au sein des espèces apparaît donc comme un compromis entre la nécessité d'une simplification pour être compris à distance dans certains types de milieu et les avantages de la complexité dans la sélection sexuelle. L'attraction d'un partenaire adéquat ainsi que la défense territoriale vont poser à l'oiseau le problème de la spécificité de son chant.

III. RECONNAISSANCE SPECIFIQUE

=====

IIIa. La syntaxe

En étudiant le chant du pouillot de Bonelli, Phylloscopus bonelli, BREMOND (1976) remarque que les paramètres les plus stables qui peuvent sembler importants (pour l'observateur) à l'analyse ne sont pas nécessairement ceux retenus par l'oiseau. Chez de nombreuses espèces, l'ordre de succession des notes du chant n'est pas important pour sa compréhension. Chez le rougegorge, Erithacus rubecula, le pouillot siffleur, Phylloscopus sibilatrix, par exemple, toutes les notes ont la même signification et peuvent être interverties. Cette grande redondance rend le chant très intelligible et augmente sa probabilité d'être perçu. Par contre, ces notes doivent être inscrites dans certaines limites de fréquences, bien que les détails de structure n'aient guère d'importance (BREMOND, 1968 a,b). Chez ces espèces, c'est donc le tempo de succession des éléments du chant ainsi que la gamme de fréquences dans laquelle il se situe qui jouent un rôle déterminant pour la reconnaissance spécifique. En fait, le chant est "jugé" dans son ensemble par l'oiseau-récepteur qui fait preuve d'une grande tolérance dans l'identification des éléments constitutifs si ceux-ci restent compris dans certaines limites. BREMOND (1968c) a pu ainsi, en réorganisant un chant de rossignol, Luscinia megarhynchos, selon les règles syntaxiques du troglodyte mignon, Troglodytes troglodytes, provoquer des réponses territoriales chez ce dernier bien que la structure fine des notes du rossignol soit assez différente de celle du répertoire du troglodyte. (Comme nous le verrons plus loin, la syntaxe va jouer un rôle essentiel pour assurer la spécificité du chant des espèces imitatrices). Chez le pinson des arbres, par contre, la structure fine des notes est importante pour la spécificité du chant (BREMOND, 1972).

BREMOND (1968c) fait également remarquer, en comparant les vocalisations de populations insulaires et continentales, que les caractéristiques spécifiques se renforcent lorsque l'ambiance acoustique devient plus complexe. Ce renforcement est réalisé par réduction de la variabilité due à une limitation de l'emploi des éléments du répertoire et à l'application plus rigoureuse des règles syntaxiques.

IIIb. Particularités des populations insulaires

A ce propos, il faut remarquer que les particularités du milieu insulaire ont induit des modifications du répertoire chez certaines espèces. MARLER (1960) étudia le cas des îles Canaries et mit en évidence une plus grande variabilité du chant du pouillot véloce, Phylloscopus collybita, et de la mésange bleue, Parus caeruleus. Cette augmentation de la variabilité est mise en rapport avec l'absence de compétiteurs locaux sur les îles qui permet aux populations insulaires d'utiliser la totalité de leur potentialité vocale alors que, sur le continent, les individus de ces espèces sont obligés de se restreindre pour assurer la spécificité de leur chant. Le même phénomène a été mis en évidence dans les Pyrénées où le pouillot fitis est absent et où seul le pouillot véloce se reproduit et possède un chant beaucoup plus varié (THIELCKE et LIENMAIR, 1963).

MARLER expliquait ce phénomène de plus grande variabilité du chant sur les îles par une perte de contraste due à l'absence de compé-

titeurs vocaux; explication contestée par BECKER et al. (1980) qui voient plutôt une plus grande variabilité due à une absence d'apprentissage du chant. THIELCKE (1983) a montré que le chant des populations insulaires de pouillot véloce était proche du chant émis par des jeunes élevés en isolement acoustique. Ce chant n'a donc pas subi les contraintes culturelles comme sur le continent et, par la suite, s'est transmis tel quel de génération en génération. Les expériences de THIELCKE montrent que les deux hypothèses ne sont pas exclusives et même que la deuxième pourrait expliquer la première.

Cette deuxième hypothèse pourrait également expliquer l'augmentation de la variabilité individuelle au sein des populations insulaires de la mésange bleue (BECKER et al., 1980) et du grimpeur des bois, Certhia familiaris (BAPTISTA et JOHNSON, 1982). Selon ces deux derniers auteurs, ce phénomène est typique du milieu insulaire et s'expliquerait par un manque d'interactions sociales dû à un habitat dispersé.

Ces modifications vocales dues à l'insularité ou à l'isolement géographique en général peuvent finalement séparer complètement des populations, comme l'a montré THIELCKE (1973) à propos du grimpeur des jardins, Certhia brachydactyla. Le chant des populations nord-africaines est tellement différent qu'il n'induit plus de réaction chez les mâles territoriaux des populations européennes. L'auteur suppose que si ces deux populations étaient remises en contact, les barrières éthologiques existantes les feraient évoluer vers deux espèces sympatriques.

IIIc. Point trop n'en faut !

Si la spécificité du chant s'explique aisément par les besoins d'un isolement reproducteur, les confusions observées entre certaines espèces sont parfois plus difficiles à interpréter.

En ce qui concerne le genre Zonotrichia, PLESZCZYNSKA (1980) explique les réponses interspécifiques du pinson à gorge blanche, Zonotrichia albicollis, et du pinson à couronne blanche, Zonotrichia leucophrys, par l'existence d'un ancêtre commun et d'un manque de spécialisation plutôt que par l'élaboration d'un système de communication interspécifique. Mais, s'il existe parfois une confusion des mâles au chant, la réponse des femelles est beaucoup plus spécifique.

Le même phénomène s'observe chez les espèces du genre Passerina (Fringillidae) (THOMPSON, 1969). Des hybrides entre les deux espèces possédant les chants les plus proches (Passerina cyanea et Passerina amoena) sont observés dans les zones où ces espèces sont sympatriques. De même, une hybridation est possible, mais plus rare, entre P. ciris et P. versicolor dont les chants sont également assez semblables. L'auteur fait remarquer que les attaques des mâles ne sont pas dirigées vers le leurre de l'autre espèce mais bien vers le haut-parleur qui diffuse le chant. Les cartes de répartition présentées par ROBBIN et al. (1966) montrent que les aires de répartition de ces espèces se recouvrent fort peu et donc que la spécialisation du chant n'est pas indispensable. De plus, des parades visuelles peuvent remédier aux erreurs de l'identification auditive.

Une absence de différenciation a également été démontrée entre le pipit maritime, Anthus spinoletta, et le pipit farlouse (VITALE et BREMONT, 1979).

De même, chez les espèces de troglodytes américains du genre *Thryothorus*, une sélection sexuelle intense résultant d'un système de reproduction polygamique fait que le chant des espèces sympatriques est extrêmement différencié alors que les espèces allopatriques peuvent posséder un chant fort semblable (BROWN et LEMON, 1979).

D'un autre côté, des espèces parfois sans lien phylétique proche peuvent élaborer un système de communication interspécifique qui empêche un recouvrement du territoire. Ce type de réponse interspécifique peut varier d'un individu à l'autre et dépendre de la structure et des ressources de l'habitat comme CATCHPOLE (1977) a pu le montrer en ce qui concerne la compétition qui existe parfois entre le phragmite des joncs et la rousserolle effarvate, *Acrocephalus scirpaceus*. De même, la compétition qui existe entre le pinson des arbres et la mésange charbonnière des îles d'Ecosse que REED (1982) explique par la pauvreté des ressources disponibles, cette compétition n'existant pas sur le continent.

IIIId. Chant anormal et vie sociale

En principe, un individu qui ne peut émettre un chant normal ne pourra pas exécuter la totalité de ses comportements sociaux, notamment de défense du territoire et de formation d'un couple. Par exemple, RICE (1981) observe le cas d'un viréo aux yeux rouges, *Vireo olivaceus*, dont le chant atypique ne lui permet pas de défendre un territoire. Dans certains cas cependant, des voisins pourront apprendre à reconnaître des congénères au chant anormal. RICHARDS (1979) signale le cas d'un tohi commun au chant anormal auquel seuls ses voisins répondaient par des comportements territoriaux, tandis que les individus qui ne l'avaient jamais entendu n'émettaient aucune réponse aux repasses.

SMITH (1976) a montré, en sectionnant le nerf hypoglosse de carouges à épaulettes, que le chant de cette espèce n'est pas du tout indispensable pour le maintien des liens sociaux et du territoire. Des mâles ainsi rendus aphones se sont reproduits avec succès deux années de suite dans la nature. Par contre, la communication optique est indispensable car des mâles dont les marques rouges des ailes (l'oiseau est tout noir avec une tache rouge sur chaque aile) sont masquées ne sont plus capables de défendre leur territoire bien qu'émettant un chant normal.

IV. VARIATION DU CHANT AU COURS DE LA SAISON DE REPRODUCTION

=====

En plus d'un rôle territorial, le chant joue un rôle important pour l'attraction des femelles. La simple compétition inter-mâles pour la défense du territoire aurait tendance à sélectionner un chant spécifique très stéréotypé. Par contre, comme nous l'avons vu pour les troglodytes par exemple, la sélection sexuelle va dans l'autre sens et favorise la diversité. Ces troglodytes, vivant en grande densité dans des milieux à l'avifaune généralement pauvre, ont pu développer au maximum cette variabilité du chant (KROODSMA, 1975).

Ces tendances contradictoires peuvent expliquer les variations saisonnières du chant. Les femelles de certaines espèces ont besoin d'une stimulation auditive variée pour atteindre leur maturité sexuelle (voir p. ex. LEHRMAN et FRIEDMAN, 1969, pour la tourterelle rieuse,

Streptopelia risoria, et KROODSMA (1976) pour le canari, Serinus canarius); ainsi, une femelle de canari exposée à un chant spécifique varié atteindra plus vite sa maturité sexuelle qu'une autre exposée à un chant banal. Ce phénomène peut expliquer les observations effectuées sur le bruant des roseaux. Le chant des mâles en début de saison, alors que les parades sexuelles n'ont pas encore lieu, est extrêmement stéréotypé et d'une structure extrêmement simple. Lorsque les femelles commencent à visiter les territoires et que les premières parades ont lieu, la structure du chant devient plus complexe : toutes les notes du répertoire individuel seront émises en combinaisons variées (GAILLY, 1982).

Dans le genre Emberiza, les variations saisonnières du temps journalier passé à chanter dépendent des particularités comportementales des différentes espèces. Par exemple, le temps consacré au chant par le bruant jaune, Emberiza citrinella, lors du nourrissage des jeunes augmente fortement (HIETT et CATCHPOLE, 1982) tandis que celui consacré par le bruant des roseaux pendant cette même période est extrêmement réduit (GAILLY, 1982). Cette différence peut s'expliquer par le fait que le bruant jaune tire toute la nourriture indispensable aux jeunes de son territoire : les besoins accrus en période de nourrissage expliquent donc une augmentation du comportement territorial. Les bruants des roseaux, par contre, vont chasser dans des zones particulièrement riches où tous les adultes nourriciers se retrouvent : un comportement territorial n'est donc pas intéressant à ce moment et seuls les alentours du nid sont défendus.

Le chant du phragmite des joncs (CATCHPOLE, 1980) ou du bruant à couronne blanche (WASSERMAN, 1977) semble bien avoir comme principale fonction l'attraction des femelles car les émissions vocales diminuent fortement après l'accouplement.

Chez certaines espèces donc, ce n'est pas la structure du chant qui varie au cours de la saison mais le temps quotidiennement passé à chanter.

V. JE SUIS EN TRAIN DE ...

=====

Une autre fonction du chant semble être la communication aux congénères du type d'activité qui occupe le chanteur. SMITH et al. (1978) pour le viréo à gorge jaune, Vireo flavifrons, et PAYNE (1979) pour le combassou du Sénégal, Vidua chalybeata, ont pu mettre en évidence une corrélation étroite entre l'émission de certains types de chant et certaines activités : patrouille aux frontières, agression intrasexuelle, recherche de nourriture loin du nid ...

Ce type d'information peut avoir comme avantage la synchronisation des activités entre voisins.

Les rapports sociaux existant entre les différents individus semblent avoir évolué parallèlement à la complexification des systèmes de communication (et inversement). Par exemple, GREIG-SMITH (1982), passant en revue toute une série d'espèces d'oiseaux forestiers, montre que la probabilité d'émission du cri de détresse (qui renseigne de l'attaque réussie d'un prédateur) est plus grande chez les espèces qui vivent en groupes stables que chez les "solitaires". De même, HARDY (1979) a pu montrer pour le genre Cissiloph que l'espèce la plus grégaire possède un répertoire de cris et de chants beaucoup plus diversifié que les espèces plus solitaires.

Les avantages d'une vie sociale organisée auraient donc agi dans le sens d'une augmentation de la variabilité des émissions vocales. La complexité croissante du chant des oscines va permettre de transmettre un grand nombre d'informations différentes concernant la "personnalité" du chanteur. La simple transmission génétique ne semble pas suffisante pour pouvoir servir l'évolution très rapide des vocalisations aviaires. Un autre mode de transmission a donc dû être mis au point par les oiseaux pour assurer la transmission, de génération en génération, des vocalisations dans toute leur complexité d'une manière suffisamment souple pour permettre une évolution rapide.

VI. APPRENTISSAGE DU CHANT

=====

De nombreuses expériences ont montré que les mâles de certaines espèces d'oiseaux n'étaient pas capables de produire un chant normal s'ils n'avaient pu avoir accès à un modèle approprié. Ce phénomène d'apprentissage indispensable pour le développement normal du comportement vocal a été développé principalement chez trois groupes d'oiseaux : les oscines, les psittaciformes (perruches et perroquets) et les Trochilidae (les oiseaux-mouche). Les origines de ce phénomène ne sont pas très claires, mais NOTTEBOHM (1972) remarque qu'il serait fortement favorisé par les avantages de l'isolement de populations d'oiseaux qui s'adaptent ainsi rapidement à des conditions écologiques locales. Il existerait ainsi une relation entre l'apparition de l'apprentissage et l'existence d'une spécialisation intense.

VIa. Période critique d'apprentissage

Qui dit "modèle" pose le problème de la reconnaissance par le jeune oiseau du signal qu'il va devoir imiter et de la phase de son existence au cours de laquelle il devra l'entendre.

En fait, il existe chez la plupart des espèces une période critique 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 très variable d'une espèce à l'autre, mais en général elle se situe dans les deux ou trois premiers mois de la vie de l'oiseau (voir MARLER, 1970, pour le bruant à couronne blanche; SLATER et INCE, 1982, pour le pinson des arbres) bien que chez certaines espèces, imitatrices notamment, elle peut se prolonger jusqu'à la maturité sexuelle du jeune oiseau (DOWSETT-LEMAIRE, 1977, pour la rousserolle verderolle, Acrocephalus palustris) ou encore persister pendant de nombreuses années (mainate, perroquets...).

VIb. Choix du modèle

VIb.1. Influence du contexte social

Il existe généralement une reconnaissance innée du modèle à imiter, mais l'apprentissage est souvent facilité par un contact social accompagnant ce modèle. C'est par exemple le cas pour le carouge à épaulettes (MARLER et al., 1972), le rossignol (TODT et al., 1979) et le bruant indigo (PAYNE, 1981). Dans le cas du carouge à épaulettes,

sans contacts sociaux, le jeune peut incorporer dans son répertoire des éléments de chant d'autres espèces, ce qu'il ne fait jamais en condition naturelle. Les jeunes rossignols et bruants indigo étant soumis à deux chants spécifiques différents apprendront principalement celui associé à la vue d'un congénère.

L'importance du rôle des contacts sociaux dans l'apprentissage du chant est très variable d'une espèce à l'autre. Chez le bruant à couronne blanche par exemple (MARLER, 1970), le contact social ne semble pas nécessaire; chez d'autres espèces par contre, ce contact sera déterminant dans la sélection du modèle à imiter. C'est le cas du bouvreuil pivoine, *Pyrrhula pyrrhula*, qui apprendra uniquement le chant de son père nourricier même si celui-ci appartient à une autre espèce et que le jeune a entendu le chant spécifique (NICOLAI, 1959). Un jeune verdier, *Chloris chloris*, élevé par un couple de canari, émettra un chant composé de notes de canari arrangées suivant le programme temporel propre au verdier (GUTTINGER, 1979). Chez cette espèce donc, le programme temporel du chant est connu de manière innée; l'apprentissage porte sur la structure des éléments du chant. Bien sûr, dans la nature, de tels "mélanges" sont pratiquement inexistants et la probabilité pour qu'un jeune oiseau soit élevé par d'autres oiseaux que ses parents génétiques est pratiquement nulle.

VIb.2. Apport de l'apprentissage

Chez des espèces comme le pinson des arbres (THORPE, 1954) et le bruant indigo (RICE et THOMPSON, 1968), l'apprentissage ne semble servir qu'à un affinement d'une vocalisation connue de manière innée (celle produite par des jeunes élevés en isolement acoustique). MARLER et PETERS (1981) ont montré que le jeune pinson des marais, *Melospiza georgiana*, émet, lors du préchant, plus de motifs qu'il n'en a appris. Les motifs excédentaires seront supprimés au moment de la cristallisation du chant. Cette limitation des potentialités vocales joue probablement un rôle important pour le maintien des systèmes dialectaux.

Chez d'autres espèces, le jeune est capable de produire de manière innée certains éléments du chant adulte; d'autres éléments, de structure souvent plus complexe, seront absents du répertoire du jeune élevé en isolement acoustique. Par exemple, le verdier "isolé" ne développera, une fois adulte, que le "tswée" nasal (GUTTINGER, 1974). Le même type de phénomène est observé chez la mésange nonette, *Parus palustris* (BECKER, 1978) et le tohi commun qui, élevé dans l'isolement, développera un chant presque normal, bien que moins stéréotypé, mais ne comportant pas le trille existant dans le chant "normal" (EWERT, 1979).

Enfin, les jeunes de certaines espèces, en l'absence de modèle, développeront des vocalisations sans rapport avec le chant spécifique normal mais ressemblant à certaines étapes du préchant : le bruant à couronne blanche (MARLER, 1970), le pinson des marais et le pinson chanteur, *Melospiza melodia* (in MARLER, 1981).

VIc. Rétroaction sensorielle

Cette notion de préchant est bien connue depuis longtemps. Le jeune oiseau élevé dans des conditions naturelles n'émettra pas directement le chant spécifique tel qu'il aura pu le mémoriser : ses pre-

mières émissions vocales n'ont que peu de rapport avec le chant adulte. Elles vont progressivement se modifier et se structurer jusqu'à correspondre au chant spécifique qui sera alors cristallisé.

Pendant cette phase d'"apprentissage actif", il est indispensable pour l'oiseau de s'entendre chanter. En effet, des oiseaux élevés dans des conditions normales d'exposition à un modèle mais assourdis avant leurs premières émissions vocales ne pourront jamais émettre le chant spécifique. Le chant de tels individus n'est absolument pas structuré et ne sera pas cristallisé. Tout se passe, au cours de la période de préchant, comme si le jeune comparait au modèle qu'il a en mémoire ses propres émissions vocales. Lorsque la correspondance entre ces deux éléments est atteinte, le chant est cristallisé et ne changera généralement plus au cours de la vie de l'oiseau (voir NOTTEBOHM, 1968, et BREMOND, 1972, pour le pinson des arbres; KONISHI, 1965, MARLER, 1970, pour le bruant à couronne blanche; NOTTEBOHM, 1970, et MARLER, 1981).

En résumé, l'apprentissage du chant se déroule en plusieurs étapes :

- sélection d'un modèle auquel le jeune doit être exposé dans un contexte social et à un moment convenables;
- mémorisation du modèle;
- latence (conservation du modèle en mémoire entre la fin de la période critique d'apprentissage et les premières émissions vocales);
- essai de reproduction jusqu'à concordance entre les sons émis et le modèle mémorisé (préchant);
- cristallisation du chant.

MARLER (1973) n'hésite pas à faire une analogie entre ces étapes de l'ontogenèse du chant des oiseaux et celles de l'ontogenèse de la parole humaine : sélection du modèle pendant une période critique, babil des enfants correspondant au préchant et importance de la rétroaction auditive pour la mise au point de la structure fine de la parole, asymétrie fonctionnelle du cerveau ... et suggère que l'apprentissage du langage chez l'enfant rentre dans le même cadre de possibilités mais aussi de restrictions que celui du chant chez l'oiseau (ou inversement).

VII. "IMITATIONS", DUOS et CONTRECHANTS

=====

VIIa. Quelques définitions à propos de l'imitation

Dans certains cas, les modalités d'apprentissage peuvent être très particulières. En effet, chez certaines espèces, le jeune va mémoriser une grande partie de l'ambiance sonore et sera capable de la restituer lorsqu'il élaborera son chant territorial.

La valeur adaptative de l'"imitation" est étudiée depuis longtemps, mais un problème de vocabulaire embrouille les discussions. Je me rallierai à DÖBKIN (1979) qui classe ces "phénomènes de copie vocale" comme suit :

- appropriation : utilisation de sons non spécifiques n'appartenant ni à un compétiteur ni à un prédateur;
- imitation : utilisation de sons spécifiques;

- convergence ou non divergence : utilisation de cris ou de chants de compétiteurs sympatriques;
- contrefaçon (mimicry) : utilisation de sons non spécifiques appartenant à des espèces prédatrices ou compétitrices.

Les deux premières catégories jouent un rôle principalement dans la communication intraspécifique, tandis que les deux autres sont surtout utilisées dans la communication interspécifique.

L'appropriation vocale est le fait des oiseaux dits "imitateurs", tandis que l'"imitation" au sens de DOBKIN se réfère au phénomène d'apprentissage tel que décrit précédemment et à d'autres types de comportements vocaux comme les duos et le contrechant ("song matching").

Convergence et non divergence concernent parfois le chant, comme nous l'avons déjà vu (IIC.), mais surtout les cris. Par exemple, les cris de détresse de nombreuses espèces possèdent la même structure et sont ainsi compris par tous, même si les réactions spécifiques à ces cris ne sont pas les mêmes (taxie positive ou négative) (GIBAN, 1965; BUSNEL et GIBAN, 1968; GAILLY, 1979). Les phénomènes de contrefaçon sont moins bien connus; par exemple, lors de compétition pour un poste de chant entre bruant des roseaux et gorgebleue à miroir, cette dernière peut émettre des vocalisations proches des cris agonistiques de bruant des roseaux (KEULEN, comm. pers.). Dans certains cas, les cris émis par le geai des chênes, Garrulus glandarius, à l'approche d'un autour des palombes, Accipiter gentilis, ressemblent aux appels de ce dernier (PAQUET, 1979). Le geai signifierait-il au prédateur qu'il a éventé sa ruse et le cri servirait-il en même temps de signal d'alarme pour les congénères ?

Si les définitions de DOBKIN semblent précises, les limites entre les quatre grandes catégories ne sont pas toujours très nettes. En effet, faut-il parler de contrefaçon ou bien d'appropriation dans le cas d'étourneaux sansonnets incorporant dans leur chant des appels de prédateurs : buse variable, Buteo buteo, ou épervier d'Europe, Accipiter nisus (GAILLY, 1979; KEULEN, 1982) ? Le contexte d'émission de ces "imitations" est fondamentalement différent de celui des cris de geai en présence de l'autour.

VIIb. Spécificité du chant

Le problème pour ces espèces imitatrices (dans le sens le plus commun du terme) est d'assurer la spécificité de chants composés d'éléments pouvant être semblables. Cette spécificité sera généralement assurée par un arrangement spécifique des notes empruntées, comme chez la rousserolle verderolle (DOWSETT-LEMAIRE, 1977) et la gorgebleue à miroir (KEULEN, 1983). Cette syntaxe très particulière est parfois augmentée de motifs spécifiques propres comme chez le phragmite des joncs, la rousserolle effarvatte, l'étourneau sansonnet (KEULEN, 1982, 1983) et peut-être le traquet tarier, Saxicola rubetra (obs. pers.).

Certains imitateurs peuvent émettre d'assez longues séquences empruntées à d'autres espèces. Dans ce cas, il peut exister une confusion entre imitateurs et espèces imitées. C'est fréquemment le cas chez l'étourneau sansonnet qui peut émettre des phrases entières de merle noir, Turdus merula, ou chanter comme une mésange charbonnière pendant plusieurs secondes. J'ai pu observer ce dernier cas et remarquer que la

réponse territoriale du mâle de mésange charbonnière à ce voisin turbulent diminuait rapidement et était quasi nulle après quelques jours.

Pour d'autres espèces, cette confusion entre imitateurs et imités n'a jamais lieu car l'imitateur n'utilise les motifs appropriés qu'en séquences trop brèves (cas de la rousserolle verderolle, de l'alouette des champs et du traquet tarier). Cette absence de confusion n'est pas due à une moins bonne qualité des imitations : DOWSETT-LEMAIRE (1977) a pu montrer que les éléments de chant de différentes espèces prélevés dans le chant de la rousserolle verderolle et réorganisés selon les règles syntaxiques propres à ces espèces provoquaient bien des réponses territoriales de la part des mâles soumis aux repasses.

VII c. Maman ! - Papa !

Dans le domaine des appropriations (ou contrefaçons ?), il faut signaler ces cas très particuliers du comportement vocal d'oiseaux parasites qui font élever leurs jeunes par d'autres espèces.

Un premier type d'adaptation se trouve chez les coucous du genre Clamator dont les jeunes semblent copier les cris des jeunes de l'espèce-hôte. Chez ces coucous, bien que chacun parasite préférentiellement quelques espèces de passereaux, il semble intéressant d'imiter tout cri que le jeune entend pour parvenir à imiter ses "frères de nid" (MUNDY, 1973).

Une autre adaptation à ce type de parasitisme se trouve chez les veuves africaines (Ploceidae) dont les jeunes, aussi bien mâles que femelles, apprennent le chant de l'espèce parasitée. La femelle qui voudra nicher plus tard se référera donc au type de chant de l'hôte pour découvrir des nids à parasiter ainsi qu'un partenaire qui prend bien soin de chanter près d'un hôte potentiel. Les parades sexuelles proprement dites seront guidées par des patrons optiques très diversifiés chez ces espèces (NICOLAI, in WICKLER, 1968).

VII d. Chérie ? - Chéri !

L'apprentissage peut jouer un rôle très particulier dans les relations sociales et principalement le maintien des liens du couple de certaines espèces appartenant principalement aux familles des Laniidae et Capitonidae. Chez ces espèces, mâles et femelles "mettent au point" un duo qui leur est propre. Le duo est composé d'éléments émis suivant un patron très précis : dans certains cas, les deux partenaires chantent la même chose en même temps; pour d'autres espèces, ils émettent en alternance des éléments qui formeront le duo bien que chaque partenaire soit capable d'émettre la totalité de la vocalisation. Dans les cas extrêmes, le duo, vocalisation territoriale, ne sera complet que si mâle et femelle sont présents : dans ce cas décrit pour le troglodyte rayé, Campylorhynchus nuchalis, seul un couple peut défendre un territoire (WILEY et WILEY, 1977). Pour WICKLER et SEIBT (1982), ces trois stades de complexité résumerait des étapes évolutives du solo en duo.

En général, le duo existe chez des espèces où le dimorphisme sexuel est absent. Au sein du genre Leothrix par exemple, L. lutea, chez qui le dimorphisme sexuel n'existe pas, chante un duo rudimentaire,

tandis que *L. (Mesia) argenteauris*, chez qui un dimorphisme sexuel est observé, n'émet pas de duo (THIELCKE et THIELCKE, 1970). Le duo semble donc jouer un rôle très important pour la reconnaissance sexuelle et assure l'identité du couple une fois celui-ci formé. En effet, WICKLER (1972) a montré que chez le gonolek ardoisé, *Laniarius funebris*, chaque duo était propre au couple qui l'émet. Chez cette espèce, le temps passé en duo peut être très important puisque l'intervalle moyen entre deux duo n'est que de trois à cinq minutes (sauf aux heures chaudes) et les oiseaux passent ainsi jusqu'à 1h30 par jour à chanter de concert (WICKLER et SEIBT, 1979). La construction des duo varie fortement d'une espèce à l'autre de la simple alternance de notes, au cas plus complexe du drongo brillant, *Dicrurus adsimilis*. Le répertoire de notes du mâle et de la femelle sont différents, mais la position d'un élément (de l'un des sexes) dépend des notes émises précédemment par le partenaire et le chanteur concerné. Il existe donc un système complexe de corrélation entre les chants des deux partenaires (VON HELVERSEN et WICKLER, 1971).

Bien qu'il ne s'agisse pas d'un duo proprement dit, il faut encore signaler cette particularité du comportement vocal de la linotte à bec jaune, *Acanthis flavirostris*. Lors de la formation du couple, la femelle apprend à émettre le cri de vol de son partenaire. Chaque couple, stable d'une année à l'autre, est ainsi caractérisé par un cri de vol qui lui est propre et qui permet aux partenaires de se reconnaître dans les grandes bandes hivernales (MARLER et MUNDINGER, 1975).

En résumé, ce type de communication entre partenaires peut avoir plusieurs fonctions : le maintien des liens du couple, la stimulation et la synchronisation de la reproduction, la défense territoriale. HARCUS (1977) remarque que chez le gonolek ardoisé, le type de duo émis peut être une réponse à l'approche d'un certain type de prédateurs et apparaît donc comme un moyen de protection du partenaire. Ces vocalisations caractérisent des espèces chez qui les liens du couple sont persistants et qui défendent toute l'année un territoire auquel ils sont fidèles de saison en saison. Remarquons pour terminer que ces "duo" ont également été mis en évidence chez certains primates et insectes (voir WICKLER et SEIBT, 1982; SERPELL, 1981).

VII e. Le contrechant

Pour THORPE (1969), l'imitation (appropriation) est un mode particulier d'apprentissage pour des espèces chez qui le chant n'est pas connu de manière innée. Il permet à l'individu de se constituer un répertoire original qui lui permet de se distinguer des autres. Les espèces les plus douées pour l'appropriation et l'imitation sont généralement des espèces vivant en milieu dense. Dans ces conditions, l'imitation vocale sert à renforcer les liens du couple et à permettre les relations entre voisins qui peuvent s'imiter l'un l'autre dans certains cas de contrechant (MARSHAL, 1950; THORPE, 1969).

Lors de duels vocaux aux frontières, il arrive fréquemment que les deux mâles émettent, sinon les mêmes chants, des chants très semblables. Ce phénomène de contrechant a été décrit chez de nombreuses espèces et peut prendre des aspects très différents. Deux types principaux de contrechant peuvent être distingués : l'oiseau qui doit répondre au stimulus sonore spécifique va soit extraire de son répertoire de chant un chant identique ou semblable à celui de son rival ou voisin,

soit imiter le chant entendu. Les oiseaux émettant le premier type de réponse pourraient se trouver dans l'impossibilité de répondre avec un chant semblable, mais cette difficulté est partiellement levée par le fait que la structure même de la population met en contact des individus au chant semblable (voir dialecte). Ce premier type de contrechant s'observe chez la mésange charbonnière (KREBS et al., 1981; FALLS et al., 1982), le pinson des arbres (HINDE, 1958), le carouge à épaulettes (SMITH et NORMAN, 1979)...

Une étude de KROODSMA (1979) sur le troglodyte des marais, *Cistothorus palustris*, a montré que dans certains cas ces duo pouvaient jouer un rôle dans les rapports hiérarchiques des individus (le subordonné copie le chant du dominant) et ainsi révèle aux conspécifiques les rapports de force existant entre les combattants. Même conclusion de SMITH et NORMAN (1979) pour le carouge à épaulettes chez qui l'intervalle de temps entre chant et réponse traduit le statut social (territorial ou non) du répondeur. Chez cette espèce d'ailleurs, le contrechant semble important dans la structuration du chant puisque 70 pour cent des changements de répertoire d'un individu sont dus soit à la présence d'une femelle, soit à une interaction avec un voisin (SMITH et REID, 1979).

Ce premier type de contrechant possède donc surtout une fonction sociale : rapport de voisinage ou établissement de liens hiérarchiques entre les mâles. Le deuxième type joue plutôt un rôle dans la structuration des populations (LEMON, 1968) et la sélection sexuelle comme PAYNE (1983) l'a montré pour le bruant indigo. Chez cette espèce, les mâles adultes ont un succès reproducteur plus important que les mâles de deuxième année mais, parmi ceux-ci, ceux imitant le chant d'un adulte et nichant sur un territoire voisin augmentent grandement leur succès reproducteur par rapport aux mâles "individualistes", succès encore accru si l'imitateur possède un plumage semblable au modèle. La copie du chant se fait lors de l'installation des jeunes mâles. L'avantage du système pour les jeunes mâles est dû, d'après l'auteur, à l'entretien d'une confusion sur l'identité qui induit les compétiteurs (les autres jeunes mâles) ainsi que les femelles en erreur.

Un autre aspect très particulier du contrechant est le "mot de passe" des colonies de *Cacicus cela cela* (Icteridae) décrit par FEEKES (1982). Chez cette espèce non territoriale, tous les mâles d'une colonie partagent les mêmes types de chant qui sont différents d'une colonie à l'autre. L'avantage du système réside dans le fait que, la reproduction des différentes colonies n'étant pas synchrone, mâles et femelles sont liés à la colonie dans laquelle ils ont été acceptés.

Les comportements vocaux qui viennent d'être décrits apparaissent généralement comme structurant les populations de nombreuses espèces. En effet, la tendance d'individus à imiter leurs congénères ou à restreindre leur répertoire va permettre la création de répertoires locaux auxquels les jeunes mâles et femelles seront exposés pendant la période d'apprentissage. Une réponse préférentielle pour le type de chant connu va ainsi lier mâles et femelles à une région et ainsi permettre la création de systèmes dialectaux dont les avantages vont favoriser les facultés d'apprentissage. Cet apprentissage, très souple dans certains cas, permet aux différents individus de se constituer, dans les limites du répertoire local, un répertoire individuel. La coévolution des dialectes et des facultés d'apprentissage va permettre de "fermer" des populations d'oiseaux de telle sorte que le flux génique au sein de ces espèces aux grandes possibilités de déplacement sera considérablement réduit.

VIII. LES VARIATIONS REGIONALES DU CHANT

=====

L'existence de variations régionales du chant est un phénomène largement répandu : KREBS et KROODSMA (1980) citent quelque soixante-cinq espèces d'oiseaux dans le chant desquels de telles variations ont été mises en évidence. Assez curieusement, ces espèces appartiennent aux trois groupes (Psittaciformes, Trochilidae, Oscines) qui ont "inventé" l'apprentissage du chant. Comme nous l'avons vu dans le chapitre consacré à ce sujet, NOTTEBOHM (1972) suggère que le développement de l'apprentissage est lié aux avantages résultant des systèmes dialectaux. Quels sont ces avantages, quelle est l'origine de ces systèmes, quels sont les vecteurs de l'information dialectale ? Autant de questions ayant suscité de nombreux débats que nous allons essayer de débrouiller.

VIII.a. Variations régionales et contrechant

L'habitude qu'ont les membres de certaines espèces de restreindre leur répertoire ou d'imiter un voisin va provoquer la formation de répertoires locaux. LEMON (1975) sépare les espèces d'oiseaux dont le chant a bien été décrit en trois catégories dépendant de la similitude existant entre les répertoires d'individus voisins : similitude grande, moyenne ou faible. Evidemment, ce sera dans les deux premières qu'iront se classer les espèces qui présentent des variations régionales. Ainsi, chez toute une série d'espèces, il est possible d'établir une corrélation entre la distance qui sépare les individus et la similitude de leur chant, comme par exemple chez le soui-manga éclatant, Nectarinia coccinigaster (PAYNE, 1978), le roselin familier, Carpodacus mexicanus (BITTERBAUM et BAPTISTA, 1979), le pinson de Bell, Amphispiza belli (WIENS, 1982)... Cette relation n'existe pas chez les espèces qui ne présentent pas de variations régionales, comme par exemple le vireo aux yeux blancs, Vireo griseus (BRADLEY, 1981) et le rossignol (HULTSCH et TODT, 1981).

L'influence directe des contrechants dans la structuration des variations locales a pu être mise en évidence chez le verdier dont les adultes placés dans une volière copieront les chants des individus de la volière (GUTTINGER, 1977). Les jeunes troglodytes de Bewick, Thryomanes bewickii (KROODSMA, 1974), créadions caronculés, Philesturnus carunculatus (JENKINS, 1977) et mésanges charbonnières (Mc GREGOR et KREBS, 1982) apprendront le chant non pas sur les lieux de naissance mais à l'endroit où ils s'installeront pour nicher. C'est ainsi que le répertoire local peut se maintenir chez les espèces dont les jeunes se dispersent parfois fort loin.

VIII.b. Fidélité au site de nidification et persistance des dialectes

Nous l'avons vu, apprentissage et dialecte sont étroitement liés : pour certaines espèces, le dialecte ne pourra subsister d'année en année que si les oiseaux sont fidèles à leur site de nidification et transmettent à leur descendance (qui elle aussi nichera sur place à la saison suivante) les caractéristiques locales. Le problème se pose particulièrement pour les espèces ou populations migratrices et beaucoup moins pour les sédentaires.

Par exemple, le bruant à couronne blanche est subdivisé en plusieurs sous-espèces dont celles occupant le nord de l'aire de répartition sont migratrices, et celle du sud est sédentaire. Toutes ces sous-espèces présentent des systèmes dialectaux sauf *Z. l. gambelli*, migratrice, de l'Alaska et de l'ouest du Canada (BANKS, 1964; BAPTISTA, 1977).

L'existence de systèmes dialectaux ne dépend donc pas de la sédentarité des espèces ou populations, mais la fidélité des individus au site de nidification est indispensable et observée chez de nombreuses espèces possédant un système dialectal : le roselin familier (MUNDINGER, 1975), le bruant des roseaux (obs. pers. et fichier de baguage de l'IRSNB)... Chez le pinson des plaines, *Spizella pallida*, l'absence de dialecte est due, d'après KNAPTON (1982), à l'absence de l'apprentissage du chant et à la grande dispersion des jeunes. Ainsi, les caractéristiques locales du chant peuvent subsister pendant très longtemps comme cela a été observé pour le soui-manga éclatant (GRIMES, 1974), le roselin familier (MUNDINGER, 1975), l'alouette bourdonnante (PAYNE, 1981b), le pinson de Bell (WIENS, 1982)... Le répertoire des individus, et donc de la population, ne varient pas d'année en année.

VIII.c. Support de l'information régionale

Les éléments du chant susceptibles de varier d'une région à l'autre et ainsi de supporter l'information régionale diffèrent fortement d'une espèce à l'autre : ce peut être la totalité du chant ou bien un morceau de phrase, la structure fine des éléments ou leur patron temporel d'émission. Les quelques exemples qui vont suivre feront mieux comprendre la diversité du phénomène.

Les chants sont semblables chez tous les individus d'une région chez par exemple le troglodyte mignon (KREUTZER, 1974), le soui-manga éclatant (GRIMES, 1974), le créadin caronculé (JENKINS, 1977), le roselin familier (BITTERBAUM et BAPTISTA, 1979). Certaines espèces de *Parulidae* (fauvette à flancs maron, *Dendroica pensylvanica*; la fauvette à ailes bleues, *Vermivora pinus*) émettent différents types de chants en relation avec différents contextes. Chez ces espèces, les variations dialectales portent sur certains types de chants alors que les autres sont stables pour toute la population (KROODSMA, 1981).

L'information régionale peut n'être supportée que par une partie de la phrase du mâle : c'est le cas très étudié du chant du pinson à couronne blanche dont la partie sifflée, introductive, est individuelle et le trille final varie de population à population (MARLER, 1970). Le même type de situation se retrouve chez le chingolo, *Zonotrichia capensis* (KING, 1972), le pinson des arbres (METZMACHER et MAIRY, 1972) et le pinson des prés, *Passerculus sandwichensis* (CHEW, 1981).

Chez cette dernière espèce, il existe également des variations locales de l'organisation séquentielle du chant. Ce type de variation de syntaxe et de rythme a également été décrite par PELLERIN (1981) pour le bruant proyer, *Emberiza calandra*. Dans cette catégorie, l'exemple étonnant de l'alouette bourdonnante dont le rythme des claquements d'ailes, qui constitue le signal territorial, varie localement (PAYNE, 1981).

Enfin, les variations peuvent porter sur l'utilisation de certaines notes qui seront caractéristiques de petites populations, comme chez le bruant des roseaux (GAILLY, 1982). Chez l'étourneau sansonnet, elles portent sur des modifications de la structure de certains éléments du chant (HAUSBERGER et GUYOMARC'H, 1981; KEULEN, 1982).

En bref, ces variations dialectales, parfois très ténues, peuvent aller se nicher à peu près partout. Il faudra cependant être prudent dans leur détermination et s'assurer, comme GRIMES (1974) le faisait remarquer, qu'elles ont une réelle signification pour l'oiseau et qu'elles peuvent être reconnues par lui.

VIII.d. Reconnaissance des caractéristiques régionales

Avant de se poser la question des avantages des systèmes dialectaux, il est bon de se demander si l'oiseau est capable d'extraire l'information véhiculée par ces variations du chant et d'y adapter son comportement. Les expériences réalisées, la plupart sur le terrain, montrent que les individus testés émettent une réponse différentielle à l'audition de chants appartenant ou non à leur dialecte bien que le sens de la réponse varie d'une espèce à l'autre. La querelle entre TREISMAN (1978, 1980) et TRAINER (1980) montre bien les difficultés de trouver une méthodologie adéquate et d'interpréter correctement le comportement des oiseaux qui peut varier suivant la phase du cycle de reproduction pendant laquelle le test est effectué ou être influencé par des effets de voisinage.

Une réponse apparemment agressive au chant dialectal peut être observée chez la mésange charbonnière (GOMPERTZ, 1961), le pinson chanteur (HARRIS et LEMON, 1974), le troglodyte mignon (KREUTZER, 1974) et le bruant Proyer (PELLERIN, 1981). Par contre, le bruant des roseaux (GAILLY, 1982) dirige sa réponse agonistique vers le chant étranger. Des études concernant les réactions du pinson à couronne blanche au chant provenant de différentes localités mettent en évidence que les individus, mâles comme femelles, répondent plus agressivement aux chants appartenant au dialecte voisin qu'au leur, mais ils répondent moins agressivement aux chants appartenant à des dialectes plus éloignés ou aux chants d'autres sous-espèces (PETRINOVITCH et PATTERSON, 1981). Cette faible agressivité vis-à-vis des individus des autres sous-espèces explique les "erreurs" observées par BAPTISTA (1974) qui découvrit dans des populations de Zonotrichia leucophrys nuttalli (sédentaire) des individus émettant des chants typiques de la sous-espèce Z. l. pugetensis (migrateur). Des mâles de Z. l. pugetensis ont donc réussi à nicher sur leur zone d'hivernage et ainsi transmettre leurs caractéristiques de chant à leur descendance. Chez cette espèce, ces réponses différentielles peuvent être interprétées en considérant la concurrence potentielle que représente le chant émis : le dialecte voisin est émis par des compétiteurs proches et donc susceptibles d'établir un territoire; le dialecte plus éloigné est normalement émis par des migrants n'ayant en principe aucune intention de s'installer.

Pourquoi ce "racisme", cette agressivité contre les individus des autres zones dialectales, bref quel est l'avantage d'un découpage de l'effectif d'une espèce en populations distinctes ?

VIII.e. Structuration des populations : rapport avec l'habitat

VIII.e.1. Découpage des populations

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 soui-manga éclatant (PAYNE, 1978) ou quelques dizaines d'individus comme chez le troglodyte mignon (KREUTZER, 1974), le roselin familial (BITTERBAUM et BAPTISTA, 1979), le pinson de Bell (WIENS, 1982) ou le bruant des roseaux (GAILLY, 1982) ou, au contraire, s'étendre sur plusieurs centaines de kilomètres-carrés comme chez le chingolo (NOTTEBOHM, 1975) ou le pinson à couronne blanche (MARLER, 1970; BAPTISTA, 1977).

Chez le pinson des arbres (METZMACHER et MAIRY, 1972), des dialectes locaux concernant de petites populations peuvent être regroupés en dialectes régionaux sur base de la similitude de la finale des chants. Ce type de "dialecte à tiroirs" a été fortement développé par l'étourneau sansonnet qui, en Bretagne, possède un système dialectal à cinq niveaux superposés. A chaque thème correspond une taille de zone dialectale depuis quelques centaines de mètres-carrés jusqu'à plus de neuf cents kilomètres-carrés. La particularité de ce système est que les différents niveaux de dialectes ne s'emboîtent pas : ainsi, deux étourneaux pourront posséder la même variante pour une note donnée et montrer des différences pour une autre. Cependant, plus la zone considérée est réduite plus la probabilité pour que deux étourneaux partagent la même variante d'un thème est grande. Les individus vivant sur la frontière entre deux zones dialectales émettent les variantes adjacentes (ADRETHAUSBERGER, 1983).

L'existence de tels individus "bilingues" aux zones frontières a été signalée chez plusieurs espèces comme le pinson des arbres (METZMACHER et MAIRY, 1972), le roselin familial (MUNDINGER, 1975), le pinson à couronne blanche (BAPTISTA, 1977) et le bruant proyer (CZIKELI, 1982). Ils constituent la transition entre les populations et leur ambivalence permet à celles-ci de rester en contact.

VIII.e.2. Rapports avec l'habitat

Le lien entre évolution active et dialecte a été bien mis en évidence dans le cas des pinsons de Darwin (*Geospizidae*) dont l'histoire sur les îles Galapagos est relativement récente. D'après BOWMAN (1979), leur évolution très rapide fut servie par un système dialectal dont le découpage correspond à celui des caractéristiques acoustiques du milieu.

De même, les populations colonisatrices d'espèces en expansion, donc colonisant de nouvelles régions, peuvent développer un système dialectal comme BITTERBAUM et BAPTISTA (1979) l'ont montré dans le cas du roselin familial. La vieille population californienne de cette espèce possède un répertoire de chant très diversifié et ne présente pas de dialecte, tandis que les jeunes populations colonisant l'est des Etats-Unis présentent une moins grande diversité de chants mais ceux-ci sont soumis à des variations dialectales.

Certaines espèces du genre *Zonotrichia* possèdent des dialectes dont les frontières correspondent à celles délimitant les différents types de milieux. En général, 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.

C'est ce qu'ont observé OREJUELLA et MORTON (1975) chez le pinson à couronne blanche de la sous-espèce *Z. l. oriantha*. Ils remarquent d'ailleurs que les variations de chant sont très importantes dans les habitats marginaux. Même situation pour le bruant à gorge blanche observé par KING (1972) puis NOTTEBOHM (1975). Chez cette espèce, le répertoire local peut changer au cours de la saison : la fréquence des thèmes les plus abondants tend à augmenter, tandis que les thèmes plus rares tendent à disparaître (exemple de réajustement, grâce au contrechant, du répertoire local). KING remarque que les thèmes changent au cours d'un transect coupant les zones de végétation, mais pas si le transect suit les frontières qui les séparent. Même conclusion de NOTTEBOHM qui montre que les différents dialectes se succèdent rapidement et correspondent aux différents étages de végétation des versants de la Cordillère des Andes, alors que dans la Pampa aucune variation n'est observée.

Chez le bruant proyer, CZIKELI (1982) a montré que les variations du chant étaient corrélées avec la densité. Une population de faible densité émettant un type de chant bien précis (type N) va changer de type de chant (type S) si une augmentation de densité est simulée par la diffusion de chants. Bien sûr, en condition naturelle, la densité est étroitement liée au type de milieu occupé.

Les quelques exemples qui viennent d'être développés montrent bien l'influence du milieu sur l'apparition des dialectes chez ces espèces. Pourtant, dans d'autres cas, les auteurs n'ont pu établir une corrélation entre variation du milieu et variation du chant.

Les variations locales observées dans le chant du soui-manga éclatant (PAYNE, 1978) ne peuvent pas être mises en rapport avec l'habitat ni avec l'existence d'espèces compétitrices. L'auteur suggère que, dans ce cas, l'adaptation serait plus sociale qu'écologique : les interactions de petits oiseaux vont, pour des raisons d'économie de temps et d'énergie, être limitées à quelques centaines de mètres-carrés et provoquent ainsi l'apparition de petites taches de chant plutôt que celle d'un chant moyen.

Dans le cas très complexe du "dialecte à tiroirs" de l'étourneau sansonnet, ADRET-HAUSBERGER (1983) n'a pu mettre en rapport les variations locales à quelque niveau que ce soit et les variations du milieu. Ici encore, l'avantage social semble important puisque chaque oiseau peut se situer très précisément dans une zone de chant connu et semblable au sien.

VIII.f. Valeur adaptative des variations régionales

Tous les exemples qui précèdent montrent que ces "dialectes" sont le résultat commun de phénomènes distincts. Ils constituent une réponse à différentes pressions du milieu et leur seule caractéristique commune est, comme je l'ai déjà signalé, qu'ils sont liés à l'apprentissage du chant, que ce soit sur les lieux de naissance des jeunes ou en-dehors de ceux-ci.

VIII.f.1. Les "vrais dialectes"

Les avantages de tels systèmes dialectaux ressortent clairement de leurs caractéristiques principales.

D'abord, 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 de migration ou d'erratisme et est donc limitée aux quelques premiers mois de la vie de l'oiseau. Après cristallisation, au printemps suivant, le chant ne sera plus modifié.

Ensuite, les individus sont fidèles à leur région natale : la dispersion des jeunes est très limitée, les adultes reviennent nicher au même endroit d'année en année.

Enfin, les adultes répondent différemment au chant possédant ou non les caractéristiques locales. Nous l'avons vu, mâles comme femelles sont bien capables d'adapter leur réponse à la familiarité du chant qu'ils entendent mais un fait important est que les femelles réserveront leur réponse sexuelle aux mâles qui émettent le type de chant de la région où elles sont nées. Il faut savoir que la femelle apprend, comme les mâles, le chant local : après injection de testostérone, elle émettra un chant semblable à celui des mâles de la même région (BAPTISTA, 1974; BAKER et al., 1981, pour le bruant à couronne blanche; BITTERBAUM et BAPTISTA, 1979, pour le roselin familier).

Dans de tels systèmes, le rôle sélectif de la femelle va jouer un rôle déterminant. En effet, en condition normale, une femelle recherchera un partenaire dont les caractéristiques de chant seront celles de la région où elle est née. L'installation de mâles étrangers à la région est donc fortement freinée car, de toute manière, leur succès reproducteur sera fortement réduit. Ainsi, c'est le choix de la femelle qui permettra la persistance, d'année en année, des caractéristiques locales du chant qui seront transmises, de génération en génération, par les mâles sélectionnés : la population se trouve ainsi isolée par une barrière éthologique.

Le résultat de cet isolement est la limitation du flux de gènes entre populations. NOTTEBOHM et SELANDER (1972) ont déterminé que ce flux génique est du même ordre de grandeur que celui circulant dans des populations naturelles de souris grises, *Mus musculus*, par exemple. Les oiseaux appartenant au même groupe dialectal partageront un grand nombre de gènes communs et se distingueront ainsi des autres populations. NOTTEBOHM et SELANDER (1972) pour le chingolo et BAKER (1974) pour le pinson à couronne blanche ont montré que la structure de certains enzymes digestifs différait d'une population à l'autre, mais était semblable au sein d'une population. Plus le nombre de gènes communs est important, plus le lien de parenté est grand. D'après la théorie socio-biologique (MAYNARD-SMITH, 1974), des proches parents utiliseront dans leurs interactions moins de comportements fortement destructeurs (attaques) et plus de comportements moins destructeurs (parades). Le système dialectal réunit des individus ayant un lien de parenté assez fort, il est donc normal d'observer que la compétition interindividuelle est fortement réduite et, même, qu'elle cède la place à des comportements de coopération. Par exemple, cette diminution de l'agressivité interindividuelle a été observée chez le pinson à couronne blanche (PETRINO-VITCH et PATTERSON, 1981) et le bruant des roseaux (GAILLY, 1982). Chez le bruant des roseaux, des mâles peuvent défendre en commun le terri-

toire de voisins sur lequel des repasses de chants sont diffusées; lorsque la situation est redevenue normale, chacun retourne chez lui, sans que le propriétaire légitime ait à insister. De même, il n'est pas rare que plusieurs mâles répondent ensemble aux cris d'alarme d'une femelle dérangée au nid.

Je laisserai à TREISMAN (1978) le soin de conclure ce paragraphe :

"La possession d'un large répertoire de chants chez certaines espèces permet la limitation de l'agressivité intraspécifique. Des animaux ayant un lien de parenté peuvent obtenir un avantage sélectif réciproque si les deux antagonistes reconnaissent cette parenté de telle sorte qu'ils puissent modifier de manière appropriée leur stratégie d'agression. Pour assurer cette reconnaissance, un marqueur génétique n'est pas suffisant. Le facteur qui peut favoriser cette association familiale est une tendance chez certaines espèces à préférer le territoire où ils sont nés; une indication de l'endroit où nicher peut être donnée par l'observation des caractéristiques comportementales des voisins associés au site d'origine. Les variations dialectales du chant peuvent servir ce but en donnant une indication qui peut varier graduellement en deux dimensions en fonction de laquelle un oiseau peut se positionner dans la zone de familiarité maximale. Plus le potentiel de variation du répertoire spécifique est grand, plus la possibilité de transmettre ce type d'information est importante."

C'est ainsi que les populations dialectales peuvent représenter un niveau de population génétique en-dessous de celui de sous-espèce et peut jouer un rôle important dans l'évolution (BAKER et al., 1981).

VIII.f.2. Retournons sur les îles !

JENKINS (1977) a décrit le chant et l'organisation sociale du créadon caronculé, passereau des îles de Nouvelle Zélande réintroduit sur une petite île de quelques kilomètres-carrés. Ses faibles capacités de vol le condamnent à rester sur cette île. Chez cette espèce, les liens du couple sont permanents, les deux partenaires sont fidèles toute leur vie et, lorsqu'ils ont choisi un territoire, ils le défendent et s'y reproduisent d'année en année. L'observation des liens de parenté entre les individus montre que les jeunes mâles vont s'établir dans une région de l'île où les caractéristiques du chant sont totalement différentes de celles de la région natale. Le jeune mâle apprend donc à reconnaître le chant paternel non pour l'imiter plus tard mais pour l'éviter. Il apprendra, lors du cantonnement, le chant des mâles de la zone où il s'installe. Cette population insulaire possède donc bien un système dialectal, mais l'origine des variations est totalement différente de celle des cas précédents. Nous avons vu dans le paragraphe précédent que les "vrais dialectes" permettaient d'augmenter la consanguinité des individus; dans ce cas particulier, le résultat est totalement opposé puisque les risques liés à une consanguinité trop importante sont évités. Dans ce système, les trois caractéristiques des "vrais dialectes" ne sont pas respectées : nous allons voir que des systèmes de variations locales du chant ne possédant pas ces caractéristiques se trouvent également sur le continent.

VIII.f.3. Les "faux dialectes"

Nous avons vu en VIII.d. que la réponse comportementale à une repasse de chant possédant les caractéristiques locales peut être plus

agressive que celle à un chant étranger. Les espèces qui émettent ce type de réponse sont généralement caractérisées par une dispersion des jeunes très importante, jeunes qui n'apprennent pas le chant parental mais celui de la région où ils s'installent. La similitude des chants du jeune et de son père diminuera donc en fonction de la distance qui sépare leur territoire respectif comme KROODSMA (1974) l'a observé pour le troglodyte de Bewick, Mc GREGOR et KREBS (1982) pour la mésange charbonnière et PAYNE (1982, 1983) pour le bruant indigo. Dans une telle situation, les variations locales résultent de phénomènes de copie et de contrechant et ne traduisent aucunement des liens de parenté entre individus voisins. Les oiseaux, n'étant pas parents, n'ont aucun avantage sélectif à coopérer et ainsi, la réponse à des repasses de chant connus ne différera pas ou sera plus agressive qu'aux chants étrangers : en période d'installation sur le territoire, le chant connu indique l'existence d'un compétiteur direct.

VIII.g. En bref ...

Les variations locales du chant ont des origines très différentes : elles sont soit l'expression des liens de parenté entre les individus qui partagent les mêmes caractéristiques de chant, soit un épiphénomène dû à la copie, par des nouveaux arrivants, du chant local. Les informations que l'oiseau pourra en tirer seront bien sûr différentes dans chaque cas.

Dans le premier cas ("vrai dialecte"), l'oiseau qui va nicher près d'un proche parent a intérêt à adapter son comportement à ce type de voisinage; l'observation sur le terrain montre que cette adaptation va dans le sens du développement des comportements de coopération. La fermeture de la population permet, dans certains cas, l'adaptation de celle-ci à des conditions écologiques locales. Ainsi, les "vrais dialectes" sont souvent caractéristiques d'espèces ou de populations très dynamiques du point de vue spéciation ou colonisation d'habitats nouveaux. Mais, contrairement à ce que nous avons vu dans le cas des variations géographiques dues à un isolement résultant de la présence d'obstacles naturels, le dialecte ne constitue pas un obstacle infranchissable et le mélange des différentes populations reste toujours possible.

Les avantages des "faux dialectes" sont moins évidents. Nous avons vu que la compétition entre les mâles favorise une tendance à la stéréotypie et à la simplification des vocalisations, tandis que la sélection sexuelle favorise, au contraire, une augmentation de la complexité des émissions vocales. Ces systèmes représentent peut-être un compromis entre ces deux tendances par l'uniformisation (par copie) au sein de la population d'un chant suffisamment complexe pour attirer et stimuler les femelles.

Les systèmes qui viennent d'être décrits ont pour conséquence l'uniformisation des chants des individus d'une population. Il existe pourtant des avantages à conserver, au sein d'un groupe homogène, son identité, à pouvoir se faire reconnaître en tant qu'individu. Encore une fois, il a fallu concilier les avantages résultant de l'uniformité et ceux résultant de la diversité des émissions vocales.

IX. RECONNAISSANCE INDIVIDUELLE

=====

IX.a. Cas des oiseaux marins coloniaux

Ces oiseaux font partie de plusieurs familles appartenant à des ordres différents : Sphenicidae (manchots) (Spheniciformes); Diomedidae (albatros), Procellariidae (fulmar, pétrels), Hydrobatidae (pétrels tempête) (Procellariiformes); Sulidae (fous) (Pélécaniiformes); Laridae (mouettes, goélands et sternes), Alcidae (pingouins, guillemots) (Charadriiformes).

Les espèces appartenant à ces familles possèdent généralement un appareil vocal simple : la complexité de leurs émissions vocales est de ce fait très limitée, notamment en ce qui concerne les modulations de la fréquence du signal.

Leur problème commun est double. D'une part, le dimorphisme sexuel est généralement peu marqué ou inexistant. La première difficulté est donc de trouver un partenaire de sexe convenable. D'autre part, une fois le couple formé, il faut être sûr de pouvoir reconnaître son partenaire puis ses jeunes sans erreur possible dans une colonie qui peut parfois compter plusieurs millions d'individus.

IX.a.1. Reconnaissance du sexe

Lorsque le répertoire des mâles et des femelles est semblable, la reconnaissance du sexe pourra se faire grâce à des repères comportementaux : parades aux composantes agressives marquées pour les mâles, parades aux composantes d'apaisement pour les femelles. (Ces types de parades s'observent également au sein d'autres groupes d'oiseaux : la tourterelle rieuse (MAIRY, 1977), le rougegorge (obs. pers.) ... dont les membres ne présentent pas de dimorphisme sexuel).

Un dimorphisme vocal est cependant apparu soit par la production de cris propres aux mâles comme c'est le cas chez les Hydrobatidae (JAMES, 1984), soit par des modifications de la structure des cris communs aux deux sexes, comme chez les Procellariidae (BROOKE, 1978; JAMES, 1984; GUILLOTIN et JOUVENTIN, 1980) et les Sphenicidae (JOUVENTIN, 1972). Chez le manchot empereur, Aptenodytes forsteri, et le pétrel des neiges, Pagodromanivea par exemple, les modifications portent sur le découpage temporel d'une vocalisation dont le rythme d'émission est plus rapide pour les mâles que pour les femelles.

IX.a.2. Identification du partenaire

Une fois le couple formé, différents comportements et vocalisations assureront le maintien des liens entre les partenaires, mais l'identification de celui-ci, au sein de colonies très peuplées, pose quelques problèmes. Chez les espèces territoriales, le territoire constitue un bon point de ralliement, même s'il est limité à quelques décimètres-carrés autour du nid.

Le fou de Bassan, Sula bassana, niche en colonie dense où chaque couple défend son territoire. Chez cette espèce, l'information individuelle est supportée par des variations d'intensité du "cri d'atter-

rissage". L'audition de ce cri permet à un oiseau de s'orienter vers son partenaire même s'il ne le voit pas (WHITE, WHITE et THORPE, 1970; WHITE, 1971).

La différence de stratégie vocale entre espèces territoriales et non territoriales a pu être mise en évidence au sein de la famille des *Sphenicidae*. Le manchot empereur n'est pas territorial, il ne construit pas de nid et la couvaison est itinérante : l'oeuf unique est coïncé entre un bourrelet de l'abdomen et les pieds de l'adulte qui peut ainsi continuer à se déplacer. La couvaison est longue et mâle et femelle se relaient pour la garde de l'oeuf; lorsque l'un couve, l'autre va se ravitailler en mer parfois pendant plusieurs semaines. A son retour, il doit pouvoir retrouver au sein de la colonie son partenaire afin de pouvoir récupérer son oeuf. Le manchot d'Adélie, *Pygoscelis adeliae*, par contre, est territorial et construit un nid dans lequel l'oeuf est déposé et où les partenaires se retrouveront.

En plus du dimorphisme sexuel vocal, la composante individuelle est extrêmement marquée dans les chants des manchots empereurs mâles et femelles. Elle repose sur le découpage temporel de la vocalisation, le rythme entre les éléments et leur durée qui sont propres à chaque individu, si bien que, après un apprentissage de la vocalisation lors des parades de formation du couple, l'identification du partenaire est possible avec un fragment seulement de son chant et pourra être réalisée à plusieurs mètres de distance dans un vacarme d'oiseaux tous chantant. De plus, chez cette espèce, les individus accouplés cessent de chanter jusqu'à la ponte; chaque couple n'étant pas isolé dans un territoire, cette particularité peut permettre d'éviter la formation de trios. La composante individuelle du chant du manchot d'Adélie est beaucoup moins marquée que celle du manchot empereur mais, chez cette espèce, les partenaires se retrouvent auprès du nid : le risque d'erreur est ainsi diminué (JOUVENTIN, 1972; DERENNE et al., 1979; JOUVENTIN et al., 1979; JOUVENTIN et ROUX, 1979).

L'existence ou non de territorialité influence donc la stratégie vocale entre les partenaires; elle va également modifier la communication entre parents et jeunes.

IX.a.3. Rapports parents-jeunes

Lorsque le jeune est associé à un nid dont l'emplacement est bien connu, il n'est pas nécessaire de développer un moyen particulier pour s'assurer que le jeune qu'on est en train de nourrir est bien son jeune. Par contre, chez les espèces non territoriales ou dont les jeunes quittent le nid rapidement, une reconnaissance parents-jeune est indispensable. Nos deux manchots, empereur et d'Adélie, vont encore nous servir d'exemple. Les jeunes manchots empereurs naissent sur la glace et seront assez rapidement rassemblés en nurseries, réunissant des milliers d'entre eux, gardés par quelques adultes. Lorsque les parents reviennent de la pêche, ils devront pouvoir y reconnaître leur jeune et ainsi, adultes et jeunes émettent des cris dont la composante individuelle est importante. Par contre, les jeunes manchots d'Adélie n'émettront des vocalisations individualisées que lorsqu'ils commenceront à quitter le nid (JOUVENTIN et al., 1979).

Chez les Laridés, un phénomène semblable est observé : le jeune n'apprend à reconnaître ses parents que lorsqu'il quitte le nid. Parallèlement, les vocalisations des parents deviennent de plus en plus indi-

vidualisées au fur et à mesure de la croissance du jeune. Par exemple, chez le goéland atricille, *Larus atricilla*, l'adulte ne reconnaît pas ses jeunes, c'est le poussin qui doit reconnaître ses parents et agir de façon à être retrouvé (BEER, 1970, 1979).

Par contre, le jeune fou de Bassan, lui, ne reconnaît pas ses parents à la voix (dont la composante individuelle est pourtant fort importante); confronté à un choix entre deux oiseaux, il ne marque aucune préférence. Mais, chez cette espèce, le jeune est "coincé" sur le bout de rocher où est installé son nid et où il restera pendant toute la période d'élevage (WHITE, 1971). De même, le jeune puffin des Anglais, *Puffinus puffinus*, élevé au fond d'un terrier, ne reconnaît pas la voix de ses parents (BROOKE, 1978).

En général donc, la stratégie de reproduction des différentes espèces va orienter son comportement vocal vers la production ou non de signaux individualisés. Les espèces dont les jeunes quittent le nid plus ou moins précocement développent des signaux de reconnaissance entre parents et jeunes. Pour maximaliser son succès reproducteur, il est primordial pour l'adulte de nourrir ses propres jeunes. De plus, dans les colonies, les naissances étant souvent très échelonnées dans le temps, chaque jeune pourra ainsi recevoir l'alimentation qui convient à son âge.

Ces avantages liés à la reconnaissance individuelle entre parents et jeunes plus ou moins nidifuges (ou inversément) ont été largement exploités à travers toute la classe des oiseaux. Ainsi, chez le geai des pins, *Gymnorhinus cyanocephalus*, des cris individualisés apparaissent chez les parents et les jeunes peu de temps avant que ces derniers ne quittent le nid et se rassemblent en nurseries où les parents continuent à venir les nourrir (Mc ARTHUR, 1982).

IX.b. Reconnaissance individuelle chez les oscines

La règle générale chez les oscines est la construction d'un nid souvent très élaboré que les jeunes ne quitteront que peu avant leur émancipation. Les relations vocales parents-jeunes sont souvent assez limitées; par contre, les possibilités vocales de ces oiseaux vont leur permettre la production de chants très variés dont la composante individuelle peut être importante et jouer un rôle considérable pour la formation et le maintien des liens du couple et les relations de voisinage entre mâles territoriaux.

Les espèces chez qui des variations individuelles du chant des mâles ont pu être mises en évidence ne se comptent plus et il serait fastidieux de les citer toutes ici. Parmi celles déjà citées dans cette revue, le bruant indigo (SHIOWITZ et THOMPSON, 1970), le pinson chanteur (HARRIS et LEMON, 1972), le pinson à gorge blanche (BROOKS et FALLS, 1975), le bouvreuil (WILKINSON et HOWSE, 1975), l'alouette bourdonnante (BERTRAM, 1977), le vacher à tête brune (WEST et al., 1981) et le bruant des roseaux (GAILLY, 1982b) ont été signalés, entre autres, comme possédant cette caractéristique.

IX.b.1. Territorialité et reconnaissance individuelle

Nous avons vu que les systèmes dialectaux résultent de l'uniformisation des répertoires de mâles voisins : ainsi, plus deux mâles territoriaux sont proches, plus grande est la probabilité pour que leurs chants soient semblables. Certaines espèces ne possèdent pas de tels systèmes et, au contraire, les mâles voisins tendent à avoir des répertoires plus dissemblables que des non-voisins. C'est le cas pour le viréo aux yeux blancs (BRADLEY, 1981), le rossignol philomène (HULTSCH et TODT, 1981) et le pinson vespéral, Poëcetes gramineus (RITCHISON, 1981) par exemple.

Quels sont les avantages sélectifs résultant des variations individuelles du chant pour que certaines espèces "renoncent" à ceux résultant des dialectes ? Mais tout d'abord, l'information contenue dans ces variations peut-elle être utilisée par l'oiseau ?

IX.b.1.a. Discrimination des chants

La plupart des expériences destinées à apporter une réponse à cette dernière question consistent à faire réagir l'oiseau testé face à son propre chant, celui d'un voisin ou d'un individu inconnu. Comme dans le cas ces dialectes, les individus sont bien capables d'adapter leur comportement d'agression aux différentes situations. Ainsi, le troglodyte mignon (KREUTZER, 1974), le pinson des arbres (HINDE, 1958) et le pinson chanteur (SEARCY et al., 1981) répondent le plus agressivement aux chants les plus semblables aux leurs; le bruant indigo (EMLEM, 1971), le pinson à gorge blanche (BROOKS et FALLS, 1975), le pinson chanteur (HARRIS et LEMON, 1976; KROODSMA, 1976), le pinson des arbres (PICKSTOCK et KREBS, 1970), le pinson à couronne blanche (PETRINOVITCH et PATTERSON, 1981b) et le bruant des roseaux (GAILLY, 1982) répondent plus agressivement aux chants étrangers qu'aux chants voisins.

L'interprétation de ces différentes réponses n'est pas toujours aisée. KREUTZER (1974) suggère que, dans le cas du troglodyte mignon, un individu reconnaît la spécificité du signal entendu en le comparant à son propre répertoire. Ainsi, plus le chant entendu est semblable à celui de l'individu, mieux il pourra être reconnu comme conspécifique et la composante agressive de la réponse sera importante. Dans un tel système, un individu aura donc intérêt à posséder un grand nombre de chants différents pour pouvoir non seulement détecter les compétiteurs mais également être reconnu par les congénères. C'est l'hypothèse de départ des expériences de SEARCY et al. (1981) sur le pinson chanteur et le pinson des marais. Malheureusement, l'espèce possédant le plus large répertoire, le pinson chanteur, semble être la moins capable de faire une distinction entre son propre chant, chants voisins et étrangers. Les auteurs concluent donc qu'un large répertoire individuel rend plus difficile la reconnaissance des voisins. Pourtant, KROODSMA (1976b) avait observé que le pinson chanteur était bien capable de distinguer voisin de non-voisin et concluait donc que le pouvoir de reconnaissance a évolué parallèlement à l'acquisition d'un large répertoire spécifique. Que penser de tout cela ? Il est probable que la réponse des mâles peut varier en fonction de différentes circonstances. De plus, HARRIS et LEMON (1976) apportent peut-être un élément de réponse en soulignant le fait que, à cause de la grande densité de nicheurs et donc

de l'exiguïté des territoires, un mâle peut entendre d'autres mâles que ses voisins directs. Ainsi, il faut être très prudent lors de la sélection des chants à tester car, dans ce cas, des chants d'individus non voisins peuvent peut-être être quand même connus par l'oiseau testé. Ces deux auteurs interprètent cette réponse différentielle comme résultant de l'habituation à un stimulus, habituation plus ou moins grande suivant la proximité de la source d'émission du signal.

De nombreux auteurs sont d'accord pour admettre que la diminution de réponses à des signaux sonores auxquels l'oiseau est souvent exposé, ceux de voisins par exemple, relève d'un phénomène d'habituation. Les expériences de PETRINOVITCH et PATTERSON (1981b) sur le pinson à couronne blanche montrent que le changement de type de chant à chaque essai entraîne un plus haut niveau de réponse que si c'est le même type de chant qui est utilisé au cours des repasses. Pourtant, RICHARDS (1979) émet des réserves sur cette conclusion. En effet, son observation de tohi commun au chant anormal (déjà citée) lui laisse supposer que la reconnaissance des voisins est due à un apprentissage actif de leurs caractéristiques de chant. Il faut dire que cette observation s'inscrit dans un cadre très particulier. Ces deux phénomènes, habituation et apprentissage, n'interviennent peut-être pas dans les mêmes contextes : l'habituation relève plutôt d'une "indifférence" à un voisin dont l'oiseau sait qu'il n'a rien à craindre d'un point de vue de la compétition territoriale; par contre, dans le cas où des proches parents nichent ensemble, la reconnaissance individuelle par apprentissage est peut-être indispensable pour l'émission des comportements de coopération.

IX.b.1.b. Avantages de la reconnaissance des voisins

Quels que soient les mécanismes de la reconnaissance, l'avantage principal résultant de cette réponse différentielle aux voisins et non-voisins est une économie de temps et d'énergie pour l'oiseau qui est capable de les discriminer. En effet, une fois les limites territoriales fixées, le voisin ne constitue généralement plus une menace importante pour l'intégrité du territoire et l'oiseau peut se permettre, sans grand risque, de ne pas ou peu répondre à son chant. Un chant inconnu par contre indique un concurrent potentiel et induira de ce fait une forte réponse agressive.

La reconnaissance individuelle semble donc importante dans les relations inter-mâles chez les oscines (ce rôle a été peu développé par les oiseaux marins coloniaux) mais elle joue également un rôle important dans la formation et le maintien des liens du couple.

IX.b.2. Rapports entre les sexes

Les duos (qui ont été décrits en VII.d.) représentent probablement l'ultime étape de la reconnaissance individuelle des partenaires. Sans parvenir à un niveau de complexité aussi élevé, il semble bien que les femelles de certaines espèces soient capables de reconnaître leur partenaire. Par exemple, après quelques jours d'isolement, une femelle de diamant perlé, *Taeniopygia guttata*, est toujours capable de reconnaître le chant de son partenaire et le choisit dans des expériences où celui-ci est diffusé en même temps que d'autres chants. D'après MILLER (1979), qui fit cette expérience, les variations individuelles

du chant des mâles fournissent au partenaire un système de reconnaissance qui peut servir à fortifier et/ou maintenir les liens du couple.

Mais les variations des répertoires individuels peuvent fournir d'autres types d'information dont des femelles "habiles" pourront tirer profit. Par exemple, chez le traquet tarier, *Saxicola torquata*, la richesse et l'abondance des émissions vocales sont significativement corrélées avec la participation du mâle aux soins parentaux : nourrissage des jeunes, alarme et parade de détournement vis-à-vis des prédateurs... La femelle a donc avantage à choisir des mâles au chant complexe (GREIG-SMITH, 1982b). De même, les mésanges charbonnières, qui possèdent un large répertoire de chants, ont un succès reproducteur supérieur aux autres et ont plus de chances d'être retrouvées comme reproducteur la saison suivante. Mc GREGOR et KREBS (1981) constatent que le fait que ces mâles produisent des jeunes plus précoces peut être mis en relation avec la qualité du territoire. Enfin, chez le vacher à tête brune, les mâles dont les chants induisent le plus de postures de copulation de la part de femelles captives sont ceux dont le succès reproducteur est le plus grand, mais ce seront également eux qui seront dominants dans les troupes hivernales (WEST et al., 1981).

IX.b.3. En bref...

Nous voyons que les variations individuelles du chant procurent différents avantages en relation avec les stratégies de reproduction des espèces considérées. Chez les oscines, aux capacités vocales très importantes, les individus peuvent, par élargissement du répertoire individuel, émettre toute une série d'informations sur leur personnalité et diverses expériences montrent que les autres mâles aussi bien que les femelles sont capables d'interpréter ces informations, d'y adapter leurs comportements et d'en tirer profit d'un point de vue du succès reproducteur et des économies d'énergie.

Le lecteur attentif aura probablement remarqué que bon nombre des espèces ayant été signalées comme possédant un système de reconnaissance individuelle possèdent également un système dialectal comme par exemple le pinson à couronne blanche, le bruant des roseaux, le carouge à épaulettes... Souvent, chez ces espèces, ce sont des parties différentes du chant qui supportent chaque type d'information. Le cas du pinson à couronne blanche a déjà été décrit; chez le bruant des roseaux, chaque phrase d'un mâle commence par une note qui lui est personnelle, les autres notes de la phrase semblent être typiques de petites populations (GAILLY, 1982).

Ainsi, chez ces espèces, chaque individu pourra se situer, grâce au système dialectal, dans une zone de chant familier et, au sein de ces zones, il pourra être capable de retrouver tel ou tel individu éventuellement proche parent, grâce à des particularités vocales. Dans de telles conditions, les avantages résultant des systèmes dialectaux et ceux résultant des variations individuelles vont être cumulés.

X. CONCLUSIONS GENERALES

=====

Pour de nombreuses espèces, les signaux de communication vocale représentent un compromis entre d'une part l'uniformisation et la stéréotypie qui augmentent leur spécificité, facilitent la reconnaissance des

congénères et procurent des avantages certains dans le cas des variations dialectales et d'autre part, la variabilité et la complexité qui permettent de donner de nombreuses informations sur la personnalité de l'émetteur et remplissent un rôle important lors de la sélection sexuelle.

L'environnement de l'oiseau (la disponibilité et la répartition des ressources aussi bien que la concurrence des autres espèces ou des congénères) influence son organisation sociale et sa stratégie de reproduction. Cette influence a bien été mise en évidence chez, par exemple, le vacher à tête brune dont la stratégie de reproduction et l'organisation sociale diffèrent en relation avec le milieu (WEST et al., 1981).

La stratégie de reproduction et le comportement vocal des oiseaux sont liés : l'évolution du comportement vocal permet une organisation sociale de plus en plus complexe où chaque individu a la possibilité de reconnaître individuellement les congénères qui l'entourent. Les conséquences liées à cette reconnaissance ne sont pas négligeables. L'une d'elles est la naissance des comportements de coopération qui augmente le succès reproducteur des individus qui les émettent à la condition que ces comportements s'adressent à un congénère qui partage de nombreux gènes avec le coopérant. Cette condition est remplie grâce au fait que les populations de certaines espèces sont structurées de façon à regrouper des proches parents sur les sites de reproduction.

Cette évolution rapide des vocalisations aviaires ne pouvait plus se contenter d'un support strictement génétique. Les oiseaux ont mis au point les premiers systèmes culturels où l'information circule de génération en génération par tradition orale. L'apparition de l'apprentissage du chant a été déterminante pour maximaliser les profits résultant des systèmes dialectaux. Mais il est toutefois resté suffisamment souple pour que, par le biais de dérives progressives ou d'innovations, chaque individu puisse se constituer un répertoire personnel et ainsi cumuler les avantages qui résultent de la simplicité et ceux résultant de la complexité des émissions sonores.

Il semble de règle que les représentants des groupes considérés comme les plus évolués de leur "branche phylétique" possèdent des organisations sociales et des systèmes de communication extrêmement complexes : hyménoptères sociaux, isoptères (termites), Cichlidae et Labridae, primates anthropomorphes, cétacés à dents...

La classe des oiseaux ne semble pas avoir échappé à cette règle : l'incroyable enchevêtrement de causes et d'effets, de rétroactions des uns sur les autres, qui vient d'être décrit est responsable de la complexité des systèmes de communication vocale des espèces d'oscines considérées comme les plus évoluées de la classe.

REMERCIEMENTS

=====

Mes plus vifs remerciements vont à Messieurs S. FETTER, R. LIBOIS et J.CI. RUWET, qui ont accepté de relire et critiquer le manuscrit, ainsi qu'à Monsieur IVENS, qui a réalisé la traduction anglaise du résumé.

BIBLIOGRAPHIE

=====

- ADRET-HAUSBERGER, M., 1983
 Variations dialectales des sifflements de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) sédentaire en Bretagne.
Z. Tierpsychol., 62 (1) : 55-71.
- BAKER, M.C., 1974
 Genetic structure of two populations of white-crowned sparrows with different song dialects.
Condor, 76 : 351-356
- BAKER, M.C., K.J. SPLITER-NABORS et D.C. BRADLEY, 1981
 Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows.
Science, 214 (4522) : 819-821.
- BANKS, R.C., 1964
 Geographic variation in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys*).
Univ. California Publ. Zool., 70 : 1-123.
- BAPTISTA, L.F., 1974
 The effects of songs of wintering white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) on song development in sedentary population of the species.
Z. Tierpsychol., 34 : 147-171.
- BAPTISTA, L.F., 1977
 Geographic variation in songs and dialects of the piper sound white-crowned sparrow.
Condor, 79 : 356-370.
- BAPTISTA, L.F. et R.B. JOHNSON, 1982
 Song variation in insular and mainland california brown creepers (*Certhia familiaris*).
J. Ornithol., 123 (2) : 131-144.
- BECKER, P.H., 1978
 The influence of learning on simple and complex songs of the marsh tit.
J. Ornithol., 119 : 388-411.
- BECKER, P.H., G. THIELCKE et K. WUSTENBERG, 1980
 Versuche zum angenommenen Kontrastverlust im Gesang der Blaumeise (*Parus caeruleus*) auf Teneriffa.
J. Ornithol., 121 (1) : 81-95.
- 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.
Anim. Behav., 18 : 652-660.
- BEER, C.G., 1979
 Vocal communication between laughing gull parents and chicks.
Behaviour, 70 (1-2) : 118-146.
- BERGMAN, G., 1980
 The change of song pattern of the great tit (*Parus major*) in Finland and Sweden.
Ornis Fenn., 57 : 97-111.

- BERTRAM, B.C.R., 1977
Variation in the wingsong of the flappet lark.
Anim. Behav., 25 (1) : 165-170.
- BITTERBAUM, E et L.F. BAPTISTA, 1979
Geographical variation in songs of California house finches
(Carpodacus mexicanus).
Auk, 96 (3) : 462-474.
- BOWMAN, R.I., 1979
Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches.
J. Ornithol., 120 (4) : 353-389.
- BRADLEY, R.A., 1981
Song variation within a population of white-eyed vireos (Vireo
griseus).
Auk, 98 : 80-87.
- BREMOND, J.C., 1968 a
Recherche sur la sémantique et les éléments vecteurs d'informations
dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (Erithacus rubecula).
Terre Vie, 22 : 109-220.
- BREMOND, J.C., 1968 b
Paramètres physiques assurant la spécificité du chant chez le pouil-
lot siffleur (Phylloscopus sibilatrix).
Rev. Comp. Anim., 2 : 97-98.
- BREMOND, J.C., 1968 c
Valeur spécifique de la syntaxe dans le signal de défense territo-
riale du troglodyte (Troglodytes troglodytes).
Behaviour, 30 : 66-75.
- BREMOND, J.C., 1971
Communication acoustique chez les oiseaux.
J. Psychol. Norm. Pathol., 34 : 353-380.
- BREMOND, J.C., 1972
Comparaison entre l'apprentissage du chant chez le jeune pinson
(Fringilla coelebs) et les éléments réactogènes du chant territori-
al de l'adulte.
Rev. Comp. Animal, 6 : 191-195.
- BREMOND, J.C., 1976
Specific recognition in the song of the Bonelli's warbler
(Phylloscopus bonelli).
Behaviour, 58 : 99-116.
- BRENOWITZ, E.A., 1981
The effect of stimulus presentation sequence on the response of
red-winged blackbird in playback studies.
Auk, 98 (2) : 355-360.
- BROOKE, M, de L., 1978
Sexual differences in the voice and individual recognition in the
Manx shearwater (Puffinus puffinus).
Anim. Behav., 26 : 622-629.
- BROOKS, R.J. et B.J. FALLS, 1975
Individual recognition by song in the white-throated sparrow :
I. discrimination of songs by neighbour.
Can. J. Zool., 53 : 879-878.
- BROWN, R.N. et R.E. LEMON, 1979
Structure and evolution of song form in the wrens Thryothorus

- sinaloa et *T. felix*.
Behav. Ecol. Sociobiol., 5 (2) : 111-131.
- BUSNEL, R.G., 1964
Acoustic behaviour of animals.
 Elsevier, Amsterdam, 933 pp.
- BUSNEL, R.G. et J. GIBAN, 1968
 Prospective considerations concerning bio-acoustic in relation to
 bird-scaring techniques.
 In : MURTON et WRIGHT (Eds.), The problem of birds as pests, 254 pp.
- CATCHPOLE, C.K., 1977
 Aggressive responses of male sedge warblers (Acrocephalus schoeno-
baenus) to playback of species song and sympatric species song
 before and after pairing.
Anim. Behav., 25 : 489-496.
- CATCHPOLE, C.K., 1979
 Vocal communication in birds.
Studies in biology, 115 : 1-68.
- CATCHPOLE, C.K., 1980
 Sexual selection and the evolution of complex songs among european
 warblers of the genus Acrocephalus.
Behaviour, 74 (1-2) : 149-166.
- CHEW, L., 1981
 Geographic and individual variation in the morphology and sequential
 organisation of the song of the savannah sparrow (Passerculus
sandwichensis).
Can. J. Zool., 59 (4) : 702-713.
- CZICKELI, H., 1982
 Dichtebedingter Zusammenhang zwischen Gesangstyp und Oekotyp bei der
 Grauwammer (Emberiza calandra).
J. Ornithol., 123 (1) : 95-100.
- DERENNE, M., P. JOUVENTIN et J.L. MOUGIN, 1979
 Le chant du manchot royal (Aptenodytes patagonia) et sa significa-
 tion évolutive.
Le Gerfaut, 69 : 211-224.
- DEVILLERS, P., 1976
 Projet de nomenclature des oiseaux du monde : I. struthionidés aux
 phoenicoptéridés.
Le Gerfaut, 66 : 153-168.
- DEVILLERS, P., 1977
 Projet de nomenclature des oiseaux du monde : III. jacanidés aux
 psittacidés.
Le Gerfaut, 67 : 171-200.
- DEVILLERS, P., 1980
 Projet de nomenclature des oiseaux du monde : IX. alaudidés aux
 prunellidés.
Le Gerfaut, 70 : 121-146.
- DOBKIN, D.S., 1979
 Functional and evolutionary relationship of vocal copying pheno-
 mena in birds.
Z. Tierpsychol., 50 (4) : 348-363.
- DOOLING, R.J. et S.S. PETERS, 1979
 Auditory sensitivity and vocalisations of the field sparrow
 (Spizella pusilla).

- Bull. Psychan. Soc., 14 (4) : 106-108.
- DOWSETT-LEMAIRE, F., 1977
Aspect éco-éthologique du cycle annuel de la rousserolle verderolle (Acrocephalus palustris).
 Université de Liège : thèse de doctorat.
- EMLEM, S.T., 1971
 The role of song in individual recognition in the indigo bunting.
Z. Tierpsychol., 28 : 241-246.
- EWERT, D.N., 1979
 Development of song of a rufous-sided towhee raised in acoustic isolation.
Condor, 81 (3) : 313-316.
- FALLS, J.B., J.R. KREBS et P.K. Mc GREGOR, 1982
 Song matching in the great tit (Parus major) : the effect of similarity and familiarity.
Anim. Behav., 30 (4) : 997-1009.
- FEEKES, F., 1982
 Song mimesis within colonies of Cacicus c. cela (Icteridae, Aves).
Z. Tierpsychol., 58 : 119-153.
- GAILLY, P., 1979
Vocalisations de l'étourneau sansonnet (Sturnus v. vulgaris L.)
 Université de Liège : mémoire de licence, 77 pp + annexes.
- GAILLY, P., 1982
 Etude éco-éthologique du bruant des roseaux (Emberiza schoeniclus) : état de la recherche.
Cah. Ethol. appl., 2 : 120-150.
- GAILLY, P., 1982 b
 Le bruant des roseaux (Emberiza schoeniclus L.) : description d'un système de reconnaissance individuelle.
Aves, 19 (1) : 13-21.
- GAUNT, A.S. et M.K. WELLS, 1973
 Models of syringeal mechanisms.
Am. Nat., 13 : 1227-1247.
- GIBAN, J., 1965
 Le comportement réactionnel des laridés et corvidés aux signaux de détresse.
 In : BUSNEL, R.G. et J. GIBAN (Eds), Le problème des oiseaux sur les aéroports, 326 pp.
- GODFREY, W.E., 1967
Les oiseaux du Canada.
 Musée National du Canada, Ottawa, 506 pp.
- GOMPERTZ, T., 1961
 The vocabulary of the great tit.
Br. Birds, 54 : 369-394 et 409-418.
- GREENEWALT, C.H., 1968
Bird song : acoustic and physiology.
 Smithsonian Institution Press, Washington, 194 pp.
- GREIG-SMITH, P.W., 1982
 Distress calling by woodland birds.
Anim. Behav., 30 (1) : 299-301.
- GREIG-SMITH, P.W., 1982 b

- Song-rates and parental care by individual male stonechat (Saxicola torquata).
Anim. Behav., 30 (1) : 245-252.
- GRIMES, L.G., 1974
Dialects and geographical variations in the song of the splendid sunbird (Nectarinia coccinigaster).
Ibis, 116 : 314-329.
- GUILLOTIN, M. et P. JOUVENTIN, 1980
Le pétrel des neiges à Pointe Géologie.
Le Gerfaut, 70 (1) : 51-72.
- GUTTINGER, H.R., 1974
Gesang der Grünlings (Chloris chloris): lokale Unterschiede und Entwicklung bei Schallisolation.
J. Ornithol., 115 : 321-337.
- GUTTINGER, H.R., 1977
Variable and constant structures in greenfinch (Chloris chloris) songs in different locations.
Behaviour, 60 (3-4) : 304-318.
- GUTTINGER, H.R., 1979
The integration of learned and genetically programmed behaviours : a study of hierarchical organisation in song of canaries, greenfinches and their hybrids.
Z. Tierpsychol., 49 (3) : 285-303.
- HARCUS, J.L., 1977
The functions of vocal duetting in some african birds.
Z. Tierpsychol., 43 : 23-45.
- HARDY, J.W., 1979
Vocal repertoire and its possible evolution in the black and blue jays (Cissilopha).
Wilson Bull., 91 (2) : 187-201.
- HARRIS, M.A. et R.E. LEMON, 1972
Songs of song sparrows (Melospiza melodia) : individual variation and dialects.
Can. J. Zool., 50 : 301-309.
- HARRIS, M.A. et R.E. LEMON, 1974
Songs of song sparrows : reactions of males to songs of different localities.
Condor, 76 : 33-44.
- 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.
- HAUSBERGER, M. et J.C. GUYOMARC'H, 1981
Contribution à l'étude des vocalisations territoriales sifflées chez l'étourneau sansonnet (Sturnus v. vulgaris) en Bretagne.
Biol. Behav., 6 : 79-98.
- HIETT, J.C. et C.K. CATCHPOLE, 1982
Song repertoires and seasonal song in the yellowhammer (Emberiza citrinella).
Anim. Behav., 30 : 568-574.
- HINDE, R.A., 1958
Alternative motor patterns in chaffinch song.

- Anim. Behav., 6 : 211-218.
- HULTSCH, H. et D. TODT, 1981
Repertoire sharing and song-post distance in nightingales.
Behav. Ecol. Sociobiol., 8 (3) : 183-188.
- HUNTER, M.L., Jr 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.
- JAMES, P.C., 1984
Sexual dimorphism in the voice of the british storm petrel (Hydrobates pelagicus).
Ibis, 126 (1) : 89-92.
- JENKINS, P.F., 1977
Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population.
Anim. Behav., 25 : 50-78.
- JOUVENTIN, P., 1972
Un nouveau système de reconnaissance acoustique chez les oiseaux.
Behaviour, 43 : 176-185.
- JOUVENTIN, P. et P. ROUX, 1979
Le chant du manchot d'Adélie (Pygoscelis adeliae). Rôle dans la reconnaissance individuelle et comparaison avec le manchot empereur non territorial.
Rev. Fr. Ornithol., 49 (1) : 31-37.
- JOUVENTIN, P., M. GUILLOTIN et A. CORNET, 1979
Le chant du manchot empereur et sa signification adaptative.
Behaviour, 70 (3-4) : 231-250.
- KEULEN, C., 1982
Vocalisations de l'étourneau sansonnet (Sturnus v. vulgaris L.) : variations géographiques du chant en Belgique.
Université de Liège : mémoire de licence, 77 pp + annexes.
- KEULEN, C., 1983
Etude comparative du chant imitatif de quelques oiseaux de marais : la gorgebleue à miroir blanc (Cyanosylvia svecica cyaneula), le phragmite des joncs (Acrocephalus schoenobaenus) et la rousserolle effarvatte (Acrocephalus scirpaceus).
Cah. Ethol. appl., 3 (2) : 165-189.
- KING, A.P., M.J. WEST, D.H. EASTZER et J.E.R. STADDON, 1981
An experimental investigation of the bioacoustics of cowbird song (Molothrus a. ater) (Icteridae).
Behav. Ecol. Sociobiol., 9 (3) : 211-217.
- KING, J.R., 1972
Notes on geographical variation and the annual cycle in patagonian populations of the rufous-collared sparrow (Zonotrichia capensis).
Ibis, 116 : 74-83.
- KNAPTON, R.W., 1982
Geographic similarity and year-to-year retention of song in the clay-collared sparrow (Spizella pallida).
Behaviour, 79 : 189-200.
- KONISHI, M., 1965
The role of auditory feedback in the control of vocalisation in the white-crowned sparrow.

- Z. Tierpsychol., 22 : 770-783.
- KONISHI, M., 1969
Time resolution by single auditory neurones in birds.
Nature, 222 : 566-567.
- KREBS, J.R., R. ASHCROFT et K. VAN ORSDOL, 1981
Song matching in the great tit (Parus major).
Anim. Behav., 29 (3) : 918-923.
- KREBS, J.R. et D.E. KROODSMA, 1980
Repertoires and geographical variations in birds song.
Advances in the study of behaviour, 11 : 143-177.
- KREUTZER, M., 1974
Stéréotypie et variation dans le chant de proclamation territoriale
chez le troglodyte (Troglodytes troglodytes).
Rev. Comp. Anim., 8 : 270-286.
- KREUTZER, M., 1974
Réponses comportementales des mâles troglodytes (Passeriformes) à
des chants spécifiques de dialectes différents.
Rev. Comp. Anim., 8 : 287-295.
- KREUTZER, M., 1983
Le chant des oiseaux.
La Recherche, 14 (142) : 312-323.
- KROODSMA, D.E., 1974
Song learning, dialects and dispersal in the Bewick's wren.
Z. Tierpsychol., 35 : 352-381.
- KROODSMA, D.E., 1975
Song patterning in the rock wren (Salpinctes obsoletus).
Condor, 77 : 294-303.
- KROODSMA, D.E., 1976
Reproductive development in a female songbird : differential stimulation by quality of male song.
Science, 192 : 574-575.
- KROODSMA, D.E., 1976 b
The effect of large song repertoires on neighbour "recognition" in male song sparrows.
Condor, 78 : 97-99.
- KROODSMA, D.E., 1979
Vocal dueling among male marsh wrens evidence for ritualized expressions of dominance/subordination.
Auk, 96 (3) : 506-515.
- KROODSMA, D.E., 1981
Geographical variation and functions of song types in warblers (Parulidae).
Auk, 98 (4) : 743-751.
- LANYON, W.E., 1960
The ontogeny of vocalizations in birds.
In : LANYON, W.E. et W.N. TAVOLGA (Eds), Animal sounds and communication.
AM. Inst. Bul. Sc., 7, 443 pp.
- LEHRMAN, D.S. et M. FRIEDMAN, 1969
Auditory stimulation of ovarian activity in the ring dove (Streptopelia risoria).
Anim. Behav., 17 (3) : 494-497.

- LEIPP, E., 1976
Acoustique et musique.
 Masson, Paris, 344 pp.
- LEMON, R.E., 1968
 The relation between organization and function of song in cardinals.
Behaviour, 32 : 158-178.
- LEMON, R.E., 1975
 How birds develop song dialects.
Condor, 77 : 385-406.
- LEROY, Y., 1979
L'univers sonore animal ; rôles et évolution de la communication acoustique.
 Gauthier-Villiar, Paris, 350 pp.
- MAIRY, F., 1977
Vocalisations de la tourterelle rieuse (Streptopelia risoria (L.)) : aspects structuraux, causaux, sémantiques et phonatoires.
 Université de Liège : thèse de doctorat, 145 pp + annexes.
- MARLER, P., 1957
 Specific distinctiveness in the communication signals of birds.
Behaviour, 11 : 13-39.
- MARLER, P., 1960
 Bird songs and mate selection.
 In : LANYON, W.E. et W.N. TAVOLGA (Eds), Animal sounds and communication.
- MARLER, 1970
 A comparative approach to vocal learning : song development in white-crowned sparrow.
J. Comp. Physiol. Psychol., 71 (2) : 1-25.
- MARLER, P., 1973
 Le développement de la parole et le chant des oiseaux : y a-t-il des parallélismes ?
 In : MILLER, G., Communication, langage, pensée.
 Simeps édition.
- MARLER, P., 1981
 Birdsong : the acquisition of a learned motor skill.
TINS, avril 1981 : 88-94.
- MARLER, P. et P.C. MUNDINGER, 1975
 Vocalizations, vocal organization and breeding biology of the twite (Acanthis flavirostris).
Ibis, 117 (1) : 1-17.
- 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).
Anim. Behav., 20 : 586-606.
- MARLER, P. et S. PETERS, 1981
 Sparrows learn adult song and more from memory.
Science, 213 (4509) : 780-782.
- MARSHALL, A.J., 1950
 The function of vocal mimicry in birds.
Emu, 50 : 5-16.
- MAYNARD-SMITH, J., 1974
 The theory of games and the evolution of animal conflicts.

- J. Theor. Biol., 47 : 209-221.
- Mc ARTHUR, P.D., 1982
Mechanisms and development of parent-young vocal recognition in the piñon jay (Gymnorhinus cyanocephalus).
Anim. Behav., 30 (1) : 62-74.
- Mc GREGOR, P.K. et J.R. KREBS, 1981
Song repertoires and lifetime reproductive success in the great tit (Parus major).
Am. Nat., 118 (2) : 149-159.
- Mc GREGOR, P.K. et J.R. KREBS, 1982
Song types in a population of great tit (Parus major) : their distribution, abundance and acquisition by individuals.
Behaviour, 79 : 126-152.
- METZMACHER, M. et F. MAIRY, 1972
Variations géographiques de la figure finale du chant du pinson des arbres (Fringilla coelebs).
Le Gerfaut, 62 : 215-243.
- MILLER, B.D., 1979
The acoustic basis of mate recognition by female zebra finches (Taenopygia guttata).
Anim. Behav., 27 (2) : 376-380.
- MILLER, S.J. et D.W. INOUE, 1983
Role of wing whistle in the territorial behaviour of male broad-tailed hummingbirds (Selasphorus platycercus).
Anim. Behav., 31 (3) : 689-700.
- MUNDINGER, P., 1975
Song dialects and colonisation of the house finch (Carpodacus mexicanus).
Condor, 77 : 407-422.
- MUNDY, P.J., 1973
Vocal mimicry of their hosts by nestlings of the great spotted cuckoo and stripe crested cuckoo.
Ibis, 115 : 602-608.
- NICOLAI, J., 1959
Familientradiation in der Gesangsentwicklung des Gimpels (Pyrrhula pyrrhula).
J. Ornithol., 109 : 39-46.
- NOTTEBOHM, F., 1968
Auditory experience and song development in the chaffinch (Fringilla coelebs).
Ibis, 110 : 549-568.
- NOTTEBOHM, F., 1970
Ontogeny of bird song.
Science, 167 : 950-956.
- NOTTEBOHM, F., 1971
Neural lateralization of vocal control in a passerine bird.
J. Exp. Zool., 177 : 229-262.
- NOTTEBOHM, F., 1972
The origin of vocal learning.
Am. Nat., 106 : 116-140.
- NOTTEBOHM, F., 1975

- Continental patterns of song variability in Zonotrichia capensis : some possible ecological correlates.
Am. Nat., 109 : 605-624.
- NOTTEBOHM, F. et M.E. NOTTEBOHM, 1976
Left hypoglossal dominance in the control of canary and white-crowned sparrow song.
J. Comp. Physiol., 108 : 171-192.
- NOTTEBOHM, F. et R.K. SELANDER, 1972
Vocal dialects and gene frequencies in the chingolo sparrow (Zonotrichia capensis).
Condor, 74 : 137-143.
- OREJUELLA, J.E. et M.L. MORTON, 1975
Song dialects in several populations of mountain white-crowned sparrows (Zonotrichia leucophrys oriantha) in the Sierra Nevada.
Condor, 77 : 145-153.
- PAQUET, A, 1979
Cris du geai (Garrulus glandarius) en présence de l'autour (Accipiter gentilis).
Aves, 16 (364) : 162.
- 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., 1979
Song structure, behaviour and sequence of song types in a population of village indigo birds (Vidua chalybeata).
Anim. Behav., 27 (4) : 997-1013.
- PAYNE, R.B., 1981
Song learning and social interaction in indigo buntings.
Anim. Behav., 29 (3) : 688-697.
- PAYNE, R.B., 1981 b
Persistence of local wingflap dialects in flappet larks (Mirafra rufocinnamomea).
Ibis, 123 (4) : 507-511.
- PAYNE, R.B., 1982
Ecological consequences of song matching : breeding success and intraspecific song mimicry in indigo buntings.
Ecology, 63 (2) : 401-411.
- PAYNE, R.B., 1983
The social context of song mimicry : song matching dialects in indigo buntings (Passerina cyanea).
Anim. Behav., 31 (3) : 788-805.
- PELLERIN, M., 1981
Etude d'un dialecte chez le bruant proyer (Emberiza calandra) : paramètres physiques permettant la reconnaissance du chant territorial.
C.R. Séance Acad. Sci. Paris Ser. III, 13 (293) : 713-715.
- PETRINOVITCH, L. et T.L. PATTERSON, 1981
The response of white-crowned sparrow to songs of different dialects and subspecies.
Z. Tierpsychol., 57 (1) : 1-14.
- PETRINOVITCH, L. et T.L. PATTERSON, 1981 b

- Field studies of habituation : IV. sensitization as a fonction of the distribution and novelty of song playback to white-crowned sparrow. J. Comp. Physiol. Psychol., 95 (5) : 805-812.
- PICKSTOCK, J.L. et J.R. KREBS, 1980
Neighbour-stranger song discrimination in the chaffinch (Fringilla coelebs).
J. Ornithol., 121 (1) : 105-108.
- PLESZCZYNSKA, W., 1980
Interspecific and intraspecific song discrimination by Zonotrichia albicollis and Z. leucophrys.
Can. J. Zool., 58 : 1433-1438.
- REDDIG, E., 1978
Der Ausdrucksflug der Bekassine (Capella gallinago gallinago).
J. Ornithol., 119 : 357-387.
- REED, T.M., 1982
Interspecific territoriality in the chaffinch and the great tit on islands and mainland of Scotland : playback and removal experiments.
Anim. Behav., 30 (1) : 171-181.
- RICE, J.C., 1981
Behavioral implications of aberrant song of a red-eyed vireo.
Wilson Bull., 93 (3) : 383-390.
- RICE, J.O. et W.L. THOMPSON, 1968
Song development in the indigo bunting.
Anim. Behav., 16 (4) : 462-469.
- RICHARDS, D.G., 1979
Recognition of neighbours by associative learning in the rufous-sided towhee.
Auk, 96 (4) : 688-693.
- RICHARDS, D.G., 1981 a
Estimation of distance of singing conspecifics by the carolina wren (Thryothorus ludovicianus).
Auk, 98 (1) : 127-133.
- RICHARDS, D.G., 1981 b
Alerting and message components in songs of rufous-sided towhee (Pipilo erythrophthalmus).
Behaviour, 76 (3-4) : 223-249.
- RITCHISON, G., 1981
Variation in the song of vesper sparrows (Pooecetes gramineus).
Am. Midl. Nat., 106 (2) : 392-398.
- ROBBINS, C.S., B. BRUNN et H.S. ZIM, 1966
Birds of North America.
Golden Press, New-York, 340 pp.
- ROBERTS, J., A. KALCENIK et M.L., Jr, HUNTER, 1979
A model of sound interferences in relation to acoustic communication.
Anim. Behav., 27 : 1271-1273.
- ROBERTS, J., M.L. HUNTER et A. KALCENIK, 1981
The ground effect and acoustic communication.
Anim. Behav., 29 (2) : 633-634.
- SEARCY, W.A., P.D. Mc ARTHUR, S.S. PETERS et P. MARLER, 1981
Response of male song and swamp sparrows to neighbour, stranger and self songs.
Behaviour, 77 (3) : 152-163.

- SERLE, W. et G.J. MOREL, 1979
Les oiseaux de l'Ouest Africain.
 Delachaux et Niestlé, Paris, 331 pp.
- SERPELL, J.A., 1981
 Duetting in birds and primates : a question of function.
Anim. Behav., 29 (3) : 963-964.
- SHIOVITZ, 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 behaviour.
Behaviour, 55 : 128-179.
- SHIOVITZ, K.A. et W.L. THOMPSON, 1970
 Geographic variation in the song composition of the indigo bunting (Passerina cyanea).
Anim. Behav., 18 (1) : 151-158.
- SLATER, P.J.B. et S.A. INCE, 1982
 Song development in chaffinches : what is learned and when ?
Ibis, 124 (1) : 21-26.
- SMITH, D.G., 1976
 An experimental analysis of the function of red-winged blackbird song.
Behaviour, 56 : 136-156.
- SMITH, D.G. et D.O. NORMAN, 1979
 Leader-follower singing in red-winged blackbirds.
Condor, 81 (1) : 83-84.
- SMITH, D.G. et F.A. REID, 1979
 Roles of song repertoire in red-winged blackbirds.
Behav. Ecol. Sociobiol., 5 (3) : 279-290.
- SMITH, W.J., J.J. PAWLUKIEWICZ et S.T. SMITH, 1978
 Kinds of activities correlated with singing patterns of the yellow-throated vireo.
Anim. Behav., 26 (3) : 862-884.
- THIELCKE, G., 1973
 On the origin of divergence of learned signals in isolated populations.
Ibis, 115 : 511-516.
- THIELCKE, G., 1983
 Entstanden Dialekte des Zilpzalps (Phylloscopus collybita) durch Lernenzug.
J. Ornithol., 124 (4) : 333-368.
- THIELCKE, G. et K.E. LISENMAIR, 1963
 Zur geographischen Variation in des Gesanges des Zilpzalp (Phylloscopus collybita) in mittel- und Sudwesteuropa mit einem Vergleich des Fitis (P. trochilus).
J. Ornithol., 104 : 372-402.
- THIELCKE, G. et H. THIELCKE, 1970
 Die sozialen Funktionen verschiedener Gesangsformen des Sonnenvogels (Leiothrix lutea).
Z. Tierpsychol., 27 : 177-185.
- THOMPSON, W.L., 1969
 Song recognition by territorial male buntings (Passerina).
Anim. Behav., 17 (4) : 658-663.
- THORPE, W.H., 1951
 The learning abilities of birds.

- Ibis, 93 (1) : 1-53 et 252-297.
- THORPE, W.H., 1954
The process of song-learning in the chaffinch as studied by the means of the sound spectrograph.
Nature, 173 : 465-469.
- THORPE, W.H., 1969
The significance of vocal imitation in animals with special references to birds.
Acta Biologica Exp., 29 : 251-259.
- TODT, D., H. HULTSCH et D. HEIKE, 1979
Conditions affecting song acquisition in nightingales (Luscinia megarhynchos L.)
Z. Tierpsychol., 51 (1) : 23-35.
- TRAINER, J.M., 1980
Comments on a kin association model of bird song dialects.
Anim. Behav., 28 (1) : 310-311.
- TREISMAN, M., 1978
Bird song, dialects, repertoire size and kin association.
Anim. Behav., 26 : 814-817.
- TREISMAN, M., 1980
Some difficulties in testing explanations for the occurrence of bird song dialects.
Anim. Behav., 28 (1) : 311-312.
- VITALE, D. et J.C. BREMOND, 1979
Note sur la valeur réactogène du chant du pipit maritime (Anthus spinoletta) vis-à-vis du pipit farlouse (Anthus pratensis).
Biol. Behav., 4 (4) : 303-310.
- VON HELVERSEN, D. et W. WICKLER, 1971
Über den Duettgesang der afrikanischen Drongo (Dicurus adsimilis).
Z. Tierpsychol., 29 : 301-321.
- WARNER, R.W., 1972
The anatomy of the syrinx in passerine birds.
J. Zool., Lond., 168 : 381-393.
- WALLSCHLAGER, D., 1980
Correlation of song frequency and body weight in passerine birds.
Experientia, 36 (4) : 412.
- WASSERMAN, F.E., 1977
Male attraction function of song in white-throated sparrow.
Condor, 79 : 125-127
- WEST, M.J., A.P. KING et D.H. EASTZER, 1981
Validating the female bioassay of cowbird song : relating references in song potency to mating success.
Anim. Behav., 29 (2) : 490-501.
- WHITE, S.J., 1971
Selective responsiveness by the gannet (Sula bassana) to played-back calls.
Anim. Behav., 19 (1) : 125-131.
- WHITE, S.J., R.E.C. WHITE et W.H. THORPE, 1970
Individual voice production in gannets.
Behaviour, 37 : 40-54.
- WICKLER, W., 1968

Le mimétisme animal et végétal.

L'Univers des Connaissances, Hachette, Paris, 252 pp.

WICKLER, W., 1972

Aufbau und Paarspezifität des Gesangsduettes von Laniarius funebris (Aves, Passeriformes, Laniidae).

Z. Tierpsychol., 30 : 464-476.

WICKLER, W. et U. SEIBT, 1979

Duetting : a daily routine of Laniarius funebris, the slate-coloured boubou (Aves, Laniidae).

Z. Tierpsychol., 51 (2) : 153-157.

WICKLER, W. et U. SEIBT, 1982

Song splitting in the evolution of duetting.

Z. Tierpsychol., 59 (2) : 127-140.

WIENS, J.A., 1982

Song pattern variation in the sage sparrow (Amphispiza belli) : dialects of epiphenomena ?

Auk, 99 (2) : 208-229.

WILEY, R.H., 1971

Song groups in a singing assembly of little hermits.

Condor, 73 : 28-35.

WILEY, R.H. et M.S. WILEY, 1977

Recognition of neighbours duet by stripe-backed wrens (Campylorhynchus nuchalis)

Behaviour, 62 : 10-34.

WILKINSON, R. et P.E. HOWSE, 1975

Variation in the temporal characteristics of the vocalisations of bullfinches (Pyrrhula pyrrhula).

Z. Tierpsychol., 38 : 200-211.