

ETUDE ÉCO-ÉTHOLOGIQUE DU BRUANT DES ROSEAUX
(*Emberiza schoeniclus* Linné)

ETAT DE LA RECHERCHE *

par Paul GAILLY **

RESUME

La nidification du Bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus*) fut suivie pendant trois saisons de reproduction consécutives (1980 à 1982) dans la réserve de Genk et quelques autres sites belges. Le but de ces observations étant l'étude du chant de l'espèce, les émissions vocales des mâles de ces sites furent systématiquement enregistrées.

L'analyse de ces enregistrements a permis de mettre en évidence de nombreuses variations du chant tant au niveau interindividuel qu'au sein du répertoire individuel : variations individuelles qui permettent d'identifier chaque mâle, variations géographiques, variations liées aux caractéristiques du milieu, variations liées au déroulement du cycle de reproduction ...

Des expériences de repasse de chants ont montré que ces variations observées supportent bien des informations compréhensibles pour l'oiseau.

Il est supposé que les informations transmises par ce système de communication très complexe permettent à l'espèce de maintenir une stratégie d'occupation du milieu très performante.

SUMMARY

The breeding behaviour of the Reed Bunting has been studied during three successive breeding seasons in the Genk nature reserve (Belgium) from 1980 to 1982. Parallel observations were also done in several other areas in Belgium. Their main scope was to study the song of this species : for this purpose, the vocalizations of territorial males in these different areas were recorded systematically.

The analysis of these records made it possible to detect numerous interindividual variations as well as variations in each individual repertory. These variations enable to identify each individual male. Moreover, we found geographical and environmental variations, as well as variations correlated to the reproductive cycle.

Play-back experiments showed that the observed variations have a meaning to the birds themselves.

We think that informations transmitted by this complex vocal communication system allow the species to enhance the occupancy of each area.

* Cette étude est soutenue financièrement par une bourse IRSIA (1979-1982)

** Université de Liège, service d'Ethologie, 22, Quai Van Beneden, B-4020 Liège.

ECO-ETHOLOGISCHE STUDIE VAN DE RIETGORS

Samenvatting

=====

De bevolking van de Rietgorzen die in het natuurreservaat "De Maten" en enkele Belgische lokaliteiten (Gozée, Merbes-le-Château) nesten, werden gedurende de laatste drie reproductie seizoenen bestudeerd (fig. 1 en 2). Het voornaamste doel van deze studie is het beschrijven van de specifieke zang. Met dat doel werden gedurende ieder seizoen de klanken van ieder mannetje regelmatig opgenomen.

Dank zij Sonagraph heeft de analyse van de opnamen toegelaten verschillende variaties van de zang in het licht te stellen. Deze variaties observeren zich zowel tussen de individuen als bij de individuele repertoriums. In het algemeen bestaat de specifieke zang uit enkele korte frases samengesteld uit enkele noten waarvan ieder mannetje er een dertigtal in zijn repertorium bezit. Het is de tonaliteit en het dubbele ritme van de noten in het midden van de frases en van de frases in de zang die de specifieke zang gedeeltelijk kenmerken. In dit algemeen schema gaat een eerste variatietype de eerste noot in het begin van elke frase aan. Deze noot is inderdaad kenmerkend voor het mannetje die voortbrengt en die aan de basis ligt van een individueel herkennings-systeem zoals de opzoekingen ter plaatse van het reproduceren van de zang bewezen hebben. De andere noten van het repertorium zijn de steun van een dialectisch systeem. De mannetjes van kleinere nestgroepen (aan de boord van een vijver bijvoorbeeld)(fig. 5) hebben inderdaad zekere noten gemeen die hen kenmerken. Op grotere schaal bezitten die groepjes andere noten die gemeen zijn en die ook grotere eenheden bepalen. Andere variaties van noten merken zich terzelfdertijd door de verscheidenheid van de gebruikte noten en door het tijdelijk uitknippen van de zang. Dat variatietype wordt met de reproductiecyclus verbonden (fig. 6 en 7). In het algemeen komt de verscheidenheid van de noten sterker naar voor in de zangen die het vormen van de koppels en de paring vergezellen. Tijdens die twee frases vermindert de afstand tussen de frases en heeft zelfs de neiging om gedurende de paartijd te verdwijnen. Uiteindelijk vloeit een laatste variatietype uit de fysische gedwongenheden van het milieu voort (fig. 8). De meeste rietgorzen nesten in een open milieu (rietvelden) maar sommigen nemen meer gesloten plaatsen in (boord van het elzenbos). Deze individuen bezitten een kenmerkende zang waarin de noten zich snel opvolgen en systematisch herhaald worden. Die zang bewaart niettegenstaande de lokale kenmerken.

Deze samengesteldheid van dat communicatiesysteem verwerkt door deze soort schijnt een strategische bezetting bij uitstek van het milieu aan te wijzen. Het feit dat ze zich kunnen herkennen laat waarschijnlijk de naaste ouders van de individuen toe te nesten in de nabijheid de een van de ander en eveneens samen te werken (zoals verschillende observaties ter plaatse het aanduiden) voor een maximale uitbating van de milieubronnen.

1. AVANT-PROPOS

=====

Le Bruant des roseaux, oiseau typique des marais et autres zones humides, possède en Belgique une distribution mosaïque correspondant à celle de son habitat. Le but de cette étude, entreprise au cours de la saison 1980, est de vérifier si les populations occupant les différents sites de reproduction peuvent, par le chant, reconnaître leur appartenance géographique.

En fait, le chant spécifique est extrêmement riche et varié et de nombreuses observations purent être faites à son sujet. De plus, l'observation du comportement des oiseaux au cours de trois saisons successives, de leur milieu, de leurs activités de reproduction au moment de l'enregistrement permet de mieux comprendre les variations locales ou momentanées des caractéristiques du chant de l'espèce.

Le présent article est présenté comme un rapport sur l'état de la recherche. En effet, les analyses des enregistrements ne sont pas encore assez complètes pour pouvoir présenter au lecteur des chiffres précis et définitifs, mais elles le sont suffisamment pour pouvoir dégager les caractéristiques du chant de cet oiseau.

2. LIEUX DE TRAVAIL

=====

Pour la recherche de dialectes, le plus grand nombre possible de sites de reproduction du Bruant des roseaux devait être prospecté. Les populations de Bruants d'un certain nombre d'entre eux furent particulièrement suivies.

La réserve naturelle de Genk fut spécialement étudiée. Cette réserve se situe à une dizaine de kilomètres à l'est de Hasselt (Limbourg) et présente de nombreux avantages. L'un d'entre eux est que la partie située sur la commune de Genk (200 hectares) est entièrement clôturée et interdite au public. La tranquillité des oiseaux est donc assurée pendant toute la saison de reproduction. Un autre intérêt du site est la diversité de ses paysages botaniques : la réserve est en fait un résumé des paysages campinois depuis le bas-marais inondé jusqu'aux bruyères sèches et dunes de sable. L'observation sur une si petite surface de Bruants de roseaux occupant des milieux aussi divers était du plus grand intérêt. Enfin, la densité de Bruants nicheurs est particulièrement grande, ce qui permettait d'enregistrer un maximum de mâles en un minimum de temps. La figure 2 montre le plan de l'ensemble de la réserve (330 hectares) constituée de la partie clôturée de la commune de Genk et d'une zone libre au public sur la commune de Diepenbeek. Il permet de situer deux étangs fréquemment cités dans le texte : le Groote Huyskens Weyer où la nidification des bruants fut suivie et au bord duquel se trouve la zone balisée et étudiée en 1971 par Claude GHIOT; l'Augustijne Weyer situé dans la partie publique du site.

Un autre site très étudié est situé au nord de Visé, en territoire hollandais, sur la commune de Eysden. A cet endroit, deux types de milieux sont exploités par les Bruants des roseaux : des étangs situés au milieu de prairies à foin au bord de la Meuse et des saules bordant l'immense gravière encore en exploitation.

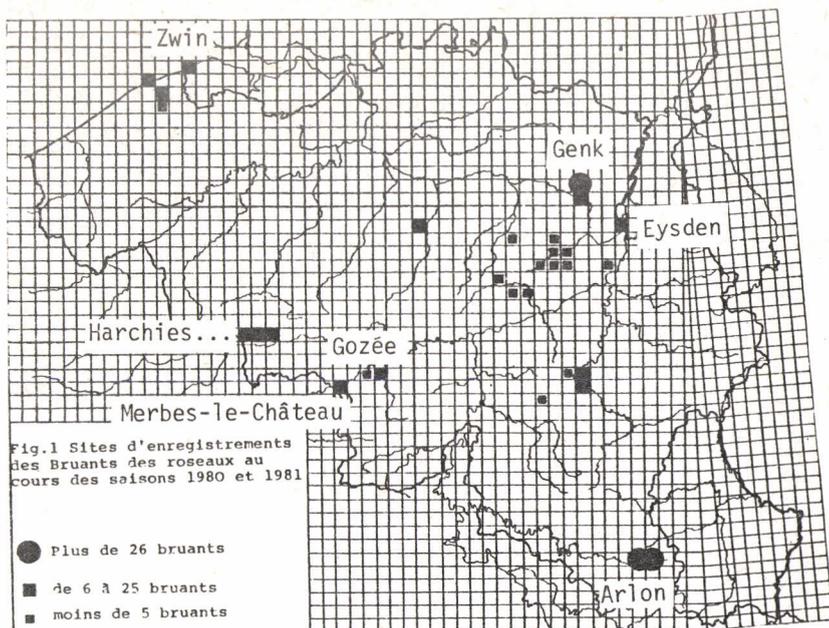
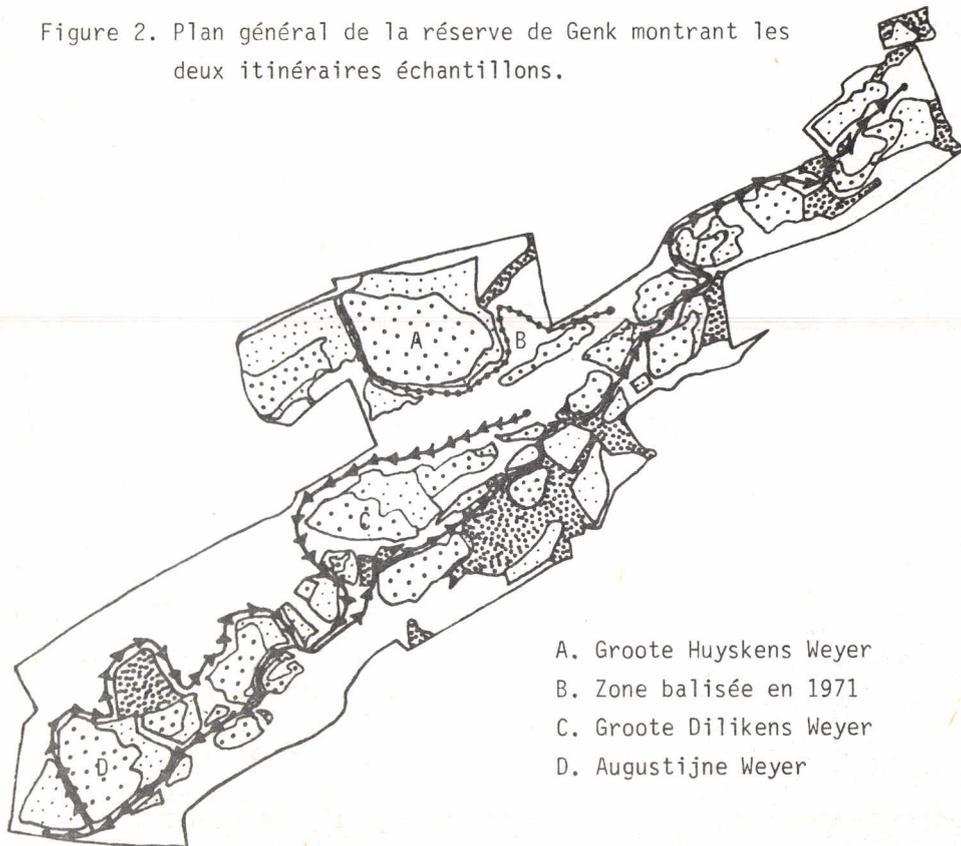


Figure 1. Carte de Belgique permettant de situer les principaux lieux d'enregistrement (quadrillage UTM de 5 km de côté).

Figure 2. Plan général de la réserve de Genk montrant les deux itinéraires échantillons.



Dans une tout autre région, les marais situés au confluent de la Hante et de la Sambre sur la commune de Merbes-le-Château (Hainaut) furent régulièrement visités. Deux types de milieux sont exploités : les bords marécageux d'un étang coincé entre les deux rivières et des prairies humides pâturées situées de l'autre côté de la Sambre par rapport au premier site.

De nombreux autres sites furent visités, présentant une grande diversité de milieux : des bassins de décantation de sucrerie à Liers, Waremmes; les marais de la Semois près de Arlon (Vance, Heinsch); des marais d'effondrement miniers de la région de Harchies, Quaregnon; phragmitaies de l'étang de Gozée; prés salés au Zwin; panes à Zeebrugge ... (voir fig. 1).

3. MATERIEL ET METHODES

=====

A. Matériel d'enregistrement

Un enregistreur Uher stéréo 4200 Report muni d'un microphone de marque AKG, type D 224 E (réponse de 30 à 15000 Hz) est utilisé pour effectuer les enregistrements sonores. Dans la nature, le micro est fixé au foyer d'une parabole de 50 cm de diamètre qui permet d'une part de concentrer les vibrations sonores et d'autre part de privilégier une direction d'enregistrement. Cette parabole est soit tenue à la main, soit fixée sur un pied lorsqu'une observation continue est nécessaire. Les enregistrements ont été réalisés sur des bandes Permaton DP. La vitesse de défilement de la bande magnétique est de 19 cm/sec. (bande passante théorique pour cette vitesse de 20 à 20000 Hz).

B. Méthode d'enregistrement des vocalisations

Au cours de la saison 1980, l'échantillonnage des vocalisations fut réalisé selon la méthode "ad libitum" (ALTMAN, 1974; LEHNER, 1979). Selon cette méthode, l'observateur étudie les individus selon son "bon plaisir", selon l'apparition des comportements à observer. Cette méthode introduit bien sûr des biais inhérents à la population étudiée (des individus très actifs seront sur-représentés dans les échantillons) ou au site d'étude (des individus très difficiles d'accès ou situés dans des endroits très exposés au vent seront sous-représentés). En 1981 et 1982, c'est la méthode d'échantillonnage centré sur un animal particulier (focal animal sampling) qui fut utilisée (autant que possible). Deux itinéraires échantillons passant à travers le territoire du plus grand nombre de mâles possible sont établis (fig. 2). Le premier itinéraire comprend la majorité des territoires situés au nord du Groote Huyskens Weyer et alentour. Le second, qui ne sera fréquenté qu'à partir de la fin du mois de mai, comprend tous les autres territoires de la réserve. Au début de la saison de reproduction, le Bruant n'effectue que de brèves sessions de chant matinales sur son territoire. Un itinéraire échantillon trop long ne permettrait d'enregistrer que les quelques premiers mâles visités.

Les itinéraires sont parcourus dans l'un ou l'autre sens alternativement. Cinq minutes sont consacrées à l'observation de chaque mâle au début de la saison, puis à partir de la mi-mai, lorsque les mâles chantent pratiquement toute la journée, chaque mâle est enregistré dix minutes et l'itinéraire est parcouru plusieurs fois. Le point de départ de l'itinéraire parcourant toute la réserve est déterminé aléatoirement.

Ce programme pouvait cependant être modifié suivant les circonstances. Des observations exceptionnelles pouvaient en effet retenir mon attention (observation des accouplements, chants particuliers, comportements particuliers vis-à-vis d'un prédateur par exemple ...). Une brusque détérioration des conditions météorologiques pouvait également être responsable d'une interruption du programme.

Les populations de Gozée, Merbes-le-Château et Eysden sont observées suivant la même procédure.

C. Matériel d'analyse

Le sonographe de la Kay Electric Company modèle 7029A nous a permis d'effectuer l'analyse objective des diverses vocalisations étudiées. Il s'agit d'un analyseur de spectre acoustique capable de reproduire graphiquement des ondes complexes de tous types dans une gamme de fréquences s'étendant de 5 à 16000 Hz. Pour une analyse dans la gamme des fréquences de 80 à 8000 Hz, la plus souvent utilisée, la précision atteinte est de 3,3 msec pour le temps et de 300 Hz pour les fréquences. La longueur d'une analyse dans cette gamme de fréquences est de 2,45 sec. L'analyse est présentée sous forme d'un graphique ayant le temps en abscisse et les fréquences en ordonnée.

D. Méthode d'analyse

D.1. Sélection des chants

Le chant du Bruant des roseaux possède une tonalité extrêmement aiguë. De ce fait, il se distingue nettement des pollutions sonores d'origine humaine (bruits de moteurs, trains, bateaux ...) ou animales (chiens, autres espèces d'oiseaux). La fréquence des pollutions sonores humaines, sauf exceptions rares (klaxons, avions à réaction) ne dépasse pas 1500 Hz. En ce qui concerne les autres espèces d'oiseaux des zones humides, seuls le Merle (*Turdus merula*) et quelques notes des Fauvettes aquatiques (*Acrocephalus spp.*) interfèrent parfois avec le chant du Bruant des roseaux. Dans ce cas, les enregistrements sont supprimés. Lorsque le bruit de fond est très important au point de vue de l'intensité, les enregistrements sont épurés grâce à un filtre Siemens qui permet d'éliminer les fréquences basses.

D.2. Analyse des chants

La structure des notes d'une séance de chant est déterminée grâce à l'utilisation du sonographe. Un catalogue est construit au fur et à mesure de la détermination des notes. Une fois la structure connue les notes peuvent être repérées à l'oreille. Pour ce faire, l'enregistrement est ralenti quatre fois, ce qui permet d'apprécier des variations trop rapides à vitesse normale et ainsi de reconnaître les différentes notes avec exactitude. Les nouvelles notes qui apparaissent dans la séance de chant étudiée sont analysées à l'aide du sonographe puis comparées aux notes déjà reprises dans le catalogue. Chaque note reçoit un numéro code. Les phrases sont alors transcrites.

E. Méthodes de captures des Bruants des roseaux de la Réserve de Genk

Au cours des saisons 1981 et 1982, un effort de capture considérable fut effectué dans la réserve de Genk. L'espèce, l'âge, le sexe

et l'emplacement exact de la capture de chaque oiseau sont notés. La longueur alaire et la longueur du tarse des Bruants des roseaux sont mesurées. Chaque oiseau est muni d'une bague fournie par l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique puis relâché. Pour effectuer ces captures, des filets droits (ou filets japonais) furent utilisés. Ces filets sont montés sur le terrain avant le lever du jour sur des emplacements repérés la veille.

Jusque fin juin, l'effort de capture concerne essentiellement les adultes territoriaux. Deux méthodes différentes furent employées pour capturer les Bruants des roseaux :

- Les filets sont placés autour du poste de chant habituel du mâle à capturer. Cette méthode est très efficace pour capturer les mâles territoriaux et offre l'avantage de connaître exactement l'identité des individus capturés. D'un point de vue strictement quantitatif, cette méthode est peu rentable et un ou deux mâles par jour peuvent être capturés. Une repasse de chant peut être ajoutée à la méthode précédente pour en augmenter l'efficacité.
- Un appelant (une femelle adulte) est placé en période de nourrissage des jeunes sur les sites de gagnage des Bruants. C'est pratiquement la seule méthode valable pour capturer les femelles adultes mais l'identité exacte des individus bagués n'est pas connue (elle peut être supposée en observant le trajet de l'oiseau après qu'il aie été relâché). Cette méthode permet de capturer les mâles adultes (qui participent au nourrissage) et des jeunes volants de la nichée précédente. Elle permet également de connaître le site de nourrissage des mâles et autres bruants déjà bagués.

Début juillet, j'eus la chance de repérer un site de rassemblement de jeunes Bruants auxquels venaient se joindre les adultes au fur et à mesure de l'abandon des territoires. De nombreux Bruants purent ainsi être capturés en plaçant simplement les filets en ce site précis.

Rappelons que l'effort de capture fut uniquement réalisé aux environs du Groote Huyskens Weyer dans le but de pouvoir reconnaître les mâles enregistrés cette année dans cette zone et de reconnaître les jeunes issus des couples de la zone balisée. Monsieur Jean ROSSI, appartenant au groupe de baguage Emberiza (dirigé par Pierre COLLETTE), que j'ai plaisir à remercier ici, effectua des séances de baguage au bord de l'Augustijne Weyer. Un certain nombre de Bruants des roseaux supplémentaires put ainsi être bagué par ses soins.

F. Expérience de repasse de chant

Des séquences de chant d'une minute sont recopiées à partir d'enregistrements originaux de provenances diverses (voir plus loin) sur bande Permaton SP à l'aide de deux enregistreurs Uher 4000 Report. Un filtre est connecté entre les deux enregistreurs, ne laissant passer que la bande de fréquences comprise entre 1500 hz et 7500 hz. Ce filtrage a pour but d'améliorer la qualité sonore des repasses. Les deux mêmes Uher 4000 Report servirent à diffuser les repasses sur le terrain. Deux amplificateurs de 10 watts servaient d'intermédiaires entre enregistreurs et diffuseurs.

Des expériences préliminaires avaient montré au cours de la saison 1981 que le Bruant des roseaux est un oiseau capricieux dont la réponse à une repasse de chant peut varier considérablement au cours de la saison de reproduction et suivant les conditions météorologiques.

Il était de ce fait difficile de comparer entre elles les différentes réponses aux repasses. C'est pourquoi les expériences de repasse réalisées au cours de la saison 1982 furent des expériences de choix. Le mâle testé devait choisir entre deux chants différents ou semblables proposés simultanément.

En pratique, les diffuseurs sont situés à cinq mètres de part et d'autre du poste de chant principal du mâle testé en prenant soin que l'un d'eux ne soit pas plus proche d'une frontière que l'autre. Les deux vocalisations sont émises simultanément pendant une minute, les réactions du mâle testé sont observées pendant cette minute et pendant les deux minutes qui suivent la diffusion des signaux. Deux expériences consécutives sont séparées par cinq minutes de silence.

Les chants proposés ont les origines et caractéristiques suivantes :

- chants neutres d'incubation provenant de Genk et l'un de ces chants dont l'intervalle de silence entre les phrases est réduit de moitié;
- chants neutres originaires de Eysden, l'un de ces chants dont l'intervalle de silence entre les phrases est doublé et l'un de ces chants où la première note caractéristique est remplacée par des notes différentes;
- chants neutres originaires de Merbes-le-Château;
- chant originaire de Camargue.

Des chants appartenant à plusieurs individus différents de Genk et Merbes-le-Château furent nécessaires pour les expériences portant sur la reconnaissance individuelle. La position du territoire de ces mâles était connue et ainsi leurs rapports de voisinage.

Ces expériences de repasse se sont déroulées dans la réserve de Genk et dans les marais du confluent de la Hante et de la Sambre à Merbes-le-Château. La période retenue pour ces expériences fut fin juin et début juillet pendant le nourrissage des jeunes au nid. A cette époque, les mâles ne présentent pas le maximum de réponses aux repasses mais ce choix se justifiait par le fait que, pendant le nourrissage, les femelles répondent également aux repasses par des déplacements et des comportements et cris agonistiques. Il était ainsi possible de tester à la fois les préférences du mâle et de la femelle.

Lors des repasses et pendant les deux minutes qui suivaient, les événements suivants étaient notés :

- temps entre le début de la repasse et la réaction de l'oiseau testé;
- orientation du déplacement : diffuseur, poste de chant ...
- manifestations vocales : cris d'alarme, agonistique, chant ...
- comportement général de l'oiseau : activité de substitution, comportements agonistiques.

Quatre choix consécutifs sont proposés à un mâle donné. Au delà de ce nombre, la stimulation devient trop importante et rend les choix du mâle moins tranchés. La première expérience d'une série sert surtout à attirer l'attention du mâle testé sur les trois qui vont suivre. Pour ce premier choix, deux chants identiques sont proposés. Cette expérience permet de tester un éventuel effet de position de l'un des haut-parleurs. Après ce test, le mâle se tient généralement sur son poste de chant. Les situations de départ des autres tests sont donc semblables et rendent les comparaisons plus sûres.

4. DESCRIPTION DE LA NIDIFICATION

=====

A. La saison de reproduction 1980 à Genk

Comme tout un chacun put s'en rendre compte, l'année 1980 fut particulièrement pluvieuse. De plus, des records de températures les plus basses furent battus tout au long de la saison. Le succès de reproduction de nombreuses espèces fut nettement diminué et l'année peut être qualifiée de catastrophique pour le Bruant des roseaux à Genk. La saison 80 peut être résumée comme suit pour les vingt et un couples qui nichaient autour du Groote Huyskens Weyer. Le premier mâle fut observé le 14 mars, mais ce n'est qu'à partir du 27 mars que les premiers chants furent entendus. Seuls six couples s'installèrent dans la zone quadrillée et étudiée par Claude GHIOT en 1971 (GHIOT, 1972) (voir fig. 2) et où elle avait alors observé l'installation de vingt couples.

A cette époque, le mâle célibataire possède un tout petit territoire dans lequel il chante quelques heures tôt le matin. Vers 9 heures (heure T.U.), les mâles quittent le territoire et vont se nourrir ensemble. Généralement, ils se dirigeaient vers les prairies situées au nord-est de la réserve. Les premières femelles furent observées le 4 avril. Cette date est un peu tardive pour le Bruant des roseaux. Les nids ne furent commencés qu'au début du mois de mai. Cette couvée, étant donné le temps clément de la mi-mai à la mi-juin, aurait pu aboutir, mais presque tous les nids furent pillés; probablement par les Renards qui gîtent aux environs immédiats du Groote Huyskens Weyer et les mustelidés (Putois, Belettes ...) qui y sont nombreux. Seuls deux jeunes s'envolèrent fin mai. Ces deux jeunes proviennent d'un couple qui niche dans l'étang à un endroit où l'eau et la vase sont assez profondes et a ainsi échappé au pillage de sa nichée.

Les pontes de remplacement se succédèrent toutes sans succès, le froid, la pluie et les prédateurs étant en grande partie responsables de ces échecs répétés. Les différents couples effectuèrent une ponte de remplacement à la mi-mai. Ils restaient plus ou moins bien synchronisés mais, encore une fois, cette ponte fut largement pillée et aucun jeune ne s'envola. Nouvelle ponte fin-mai début-juin. Si la couvaison put être effectuée par un temps doux, l'élevage des jeunes se fit sous les pluies de la seconde quinzaine de juin. La plupart des nichées échouèrent. Deux nichées cependant réussirent avec plus ou moins de succès et trois jeunes s'envolèrent à la fin-juin. Les pontes de début-juin des autres couples échouèrent. Ils recommencèrent à la mi-juin. Un couple seulement put élever deux jeunes qui s'envolèrent à la mi-juillet; ce fut la dernière tentative de ce couple. Nouvelle tentative des autres couples début juillet. Cette fois, un seul couple put élever deux jeunes. L'échec de cette dernière ponte de remplacement est dû aux pluies torrentielles qui éclatèrent sur notre pays aux environs du 20 juillet. Le niveau du Groote Huyskens Weyer monta brusquement de près de un mètre et toutes les nichées furent inondées à l'exception de celle de ce couple qui nichait au bord de l'étang dans une zone plus élevée.

Tous les Bruants des roseaux quittèrent alors le site de reproduction (aux environs du 25 juillet) pour se rassembler dans les prairies au sud de la réserve et commencer la phase erratique automnale. Seuls la femelle dont la nichée avait réussi et ses deux jeunes restèrent jusqu'au 31 juillet, date à laquelle ces deux jeunes furent bagués.

Nous voyons donc que, en plus de la première ponte normale, les vingt et un couples qui nichaient autour et dans le Groot Huyskens Weyer et dans le quadrat ont effectué quatre pontes de remplacement. Nous pouvons évaluer à cent-une le nombre total de pontes de cette population, le Bruant des roseaux pondant en moyenne quatre à cinq oeufs, à 450 le nombre d'oeufs pondus autour de cet étang. Seuls 9 jeunes furent élevés. Le succès de reproduction fut seulement de 2 % cette année. En 1971, le succès reproducteur fut estimé à 13 % par Claude GHIOT.

B. La saison de nidification à Genk en 1981

En 1981, les effectifs restèrent stationnaires puisque quarante-sept couples nichèrent dans la réserve (quarante-six en 1980). Parmi ceux-ci, dix-huit s'installèrent au bord du Groot Huyskens Weyer. Cette baisse du nombre de nicheurs autour de l'étang résulte vraisemblablement de travaux de labourage effectués en 1980. Si les Bruants, à cette époque, étaient restés sur leur territoire après le labourage, les sites labourés n'ont plus été occupés cette année. Une autre cause de désertion résulte de la hausse du niveau de l'étang par rapport à la saison précédente; les Bruants ont été obligés de s'installer sur les bords, la végétation lacustre ne pouvant plus être occupée.

Dans la zone balisée, sept couples s'installèrent cette année. Les territoires, à l'exception d'un territoire supplémentaire à l'est du Rock Weyer, sont semblables à ceux observés en 1980 (fig. 3). Il est remarquable de constater que les mâles de cette année occupaient les mêmes postes de chants que ceux de l'année précédente.

Fin-mars, dix-huit mâles chantaient autour du Groot Huyskens Weyer. Les conditions météorologiques pendant la première nichée furent favorables, du moins au début. Cette première nichée commença tôt puisque trois jeunes volants furent observés le 10 mai au bord d'un étang au sud de la réserve. Cette première réussite est due à un couple isolé. Les couples isolés se reproduisent plus tôt dans la saison que ceux nichant en populations plus denses. En effet, il semble que ces derniers attendent qu'une certaine synchronisation des membres de la colonie soit atteinte pour que la reproduction commence effectivement. Autour du Groot Huyskens Weyer, les accouplements commencèrent aux environs du 30 avril. Cette première nichée ne fut pas couronnée de succès en raison de la brusque vague de froid qui sévit au début du mois de mai. Il était d'ailleurs très surprenant d'entendre Coucous, Rossignols, Fauvettes et Pouillots et mêmes les Bruants chanter sous la neige. La ponte de remplacement débuta à la mi-mai. Cette dernière ponte fut largement couronnée de succès, mis à part quelques échecs essentiellement dus Pies, aux Geais et aux Putois qui rôdent dans les parages. Les Renards qui sévissaient l'année dernière ne furent plus observés cette année. Début-juin donc, de nombreux jeunes animèrent les bords de l'étang. Sur les dix-huit pontes, douze arrivèrent à bon terme et une trentaine de jeunes furent élevés pour cette première nichée. La seconde ponte démarre pour la majorité des couples aux environs du 10 juin. Ici encore, large succès pour une dizaine de couples. Les échecs sont dus en partie à une montée du niveau de l'étang mais, malgré tout, environ vingt-cinq jeunes furent élevés et s'envolèrent début-juillet. Seuls sept couples tentèrent une troisième nichée à la mi-juillet, mais cette dernière fut largement pillée par les jeunes Geais et Pies qui pullulent dans la réserve à cette époque. Et seuls une dizaine de jeunes furent issus de cette dernière ponte.



Figure 4. Répartition des Bruants des roseaux dans la réserve de Genk. En haut, la situation relevée par J-C1 Ruwet en 1958 (120 couples) ; en bas, la situation en 1981 (44 couples). Les gros traits noirs indiquent les zones boisées qui ne conviennent plus à l'espèce.

Par rapport à la dizaine de jeunes élevés en 1980, le succès de reproduction fut nettement plus important en 1981 puisque environ soixante-cinq jeunes furent élevés autour du Groote Huyskens Weyer.

Comme pour l'année précédente, le succès reproducteur peut être calculé pour la saison 1981. On peut compter que chaque couple a effectué en moyenne quatre pontes de quatre ou cinq oeufs. Le nombre d'oeufs peut donc être estimé à trois cent vingt-quatre. Parmi ceux-ci, soixante-cinq donnèrent des jeunes volants. Le succès reproducteur peut donc être évalué à 20 % cette année autour du Groote Huyskens Weyer.

Les autres couples de la réserve semblent avoir partagé ce succès puisque environ cent douze jeunes Bruants furent bagués avant la fin de septembre, date à laquelle la migration n'a pas encore commencé. Ces captures concernent donc principalement des jeunes ayant été élevés dans la réserve et dans ses environs immédiats.

C. La saison de nidification à Genk en 1982

L'important succès reproducteur des Bruants des roseaux au cours de la saison 1981 laissait espérer une augmentation des effectifs de Bruants nicheurs au cours de la saison 1982. Déception ! En fait, seulement quarante-quatre couples nichèrent dans la réserve. Il semble donc que la capacité d'accueil de la réserve est tombée à une cinquantaine de couples. En effet, quarante-six couples nichèrent en 1980, quarante-sept en 1981, quarante-quatre cette année. En 1958, J.C. RUWET (1959a; 1959b) dénombrait cent vingt couples nicheurs. Même si, cette année-là, la population de Bruants des roseaux pouvait être exceptionnellement élevée, il n'en demeure pas moins que le milieu naturel s'est profondément modifié depuis. La modification qui touche le plus les populations de Bruants est le boisement naturel des bords d'étang par les bouleaux. La figure 4 montre d'une part la distribution du Bruant des roseaux dans la réserve en 1958 et, d'autre part, la situation en 1981 (semblable à celle de 1982). La densité ou la hauteur des buissons et des arbres dans les zones représentées en gros traits noirs empêche la nidification des Bruants. La dégradation progressive du milieu au cours des vingt dernières années est bien mise en évidence. Le site a inexorablement évolué d'un milieu ouvert particulièrement riche (qui justifiait la mise en réserve) en un biotope boisé dont l'intérêt est limité pour les espèces des landes et des marais.

Quarante-quatre couples donc en 1982, parmi lesquels les seize qui s'installèrent autour du Groote Huyskens Weyer, furent particulièrement suivis. L'installation des mâles fut un peu plus tardive puisque les premiers chants ne furent enregistrés que le 24 mars. Les premiers accouplements eurent lieu normalement à la fin avril et une première nichée fut menée à bien par la majorité des couples au cours du mois de mai. Le Renard qui sévissait en 1980 a de nouveau été observé en 1982 et est responsable de la destruction d'au moins un nid. Heureusement, il ne fréquentait pas le site aussi assidûment qu'en 1980 et les dégâts furent assez limités. Envol massif donc de jeunes Bruants dans la réserve à la fin du mois de mai. Le succès de la seconde nichée fut plus mitigé. Les conditions météorologiques défavorables furent en grande partie responsables de l'échec de près de la moitié des couples. Une dizaine de jeunes seulement s'envolèrent.

Pas un seul couple de la réserve ne tenta une troisième nichée. Le 10 juillet, tous les territoires de la réserve, sans exception, étaient abandonnés. La cause de cette désertion n'est pas claire.

En effet, en 1981, la saison de reproduction s'était prolongée jusqu'à la mi-août. De plus, cette année 1982, les populations de Bruants des roseaux suivies à Eysden et à Merbes-le-Château effectuèrent une troisième nichée et purent être enregistrées jusqu'au 25 juillet.

Comme nous le verrons plus loin, cette désertion précoce fut préjudiciable au marquage et à l'identification des oiseaux.

Il est possible, comme pour les deux saisons précédentes, de calculer le succès reproducteur des couples ayant niché autour du Groote Huyskens Weyer. Environ quarante jeunes s'envolèrent à la fin de la première nichée, une dizaine à la fin de la seconde. Au cours de la saison, nous pouvons compter que chaque couple a effectué trois pontes de quatre ou cinq oeufs, soit environ deux cent seize oeufs. Le succès reproducteur est donc d'environ 25 % en 1982. Ce chiffre est légèrement supérieur à celui calculé pour 1981 mais l'absence d'une troisième nichée fait que le nombre total de jeunes envolés fut moindre en 1982.

5. DESCRIPTION DU CHANT =====

A. Caractéristiques spécifiques du chant

Pour le promeneur peu attentif, tous les chants de Bruant des roseaux sont semblables. La sonorité générale des phrases, leur construction temporelle paraissent en effet peu variables. THORPE et LADE (1961) prétendent que le chant du Bruant des roseaux ne montre pas de grandes variations.

L'analyse détaillée par le sonographe montre bien que chaque mâle possède son répertoire de notes propres qui le distingue de ses voisins. Des éléments qui se retrouvent de manière constante dans le chant des différents individus permettent de préciser les caractéristiques spécifiques du chant du Bruant des roseaux.

Sa tonalité très aigüe frappe immédiatement; l'enveloppe du chant a pour limite inférieure 2000 hz et pour limite supérieure 7500 hz. Cette caractéristique distingue nettement le chant du Bruant des roseaux de celui de tous les autres oiseaux occupant le même milieu. Tous les mâles, quel que soit leur répertoire, possèdent des notes qui s'étalent dans cette gamme de fréquences. Nous pouvons dès lors nous poser des questions sur la nécessité d'une telle variation dans la forme des notes. BREMONT (1968) a répondu à cette question en ce qui concerne le Rouge Gorge : la diversité des notes dans le chant d'un mâle de cette espèce trahit la motivation de l'oiseau : une grande diversité trahit une motivation intense.

Une autre constante du chant du Bruant des roseaux est la succession temporelle des notes. Chaque phrase a en effet une construction rythmique caractéristique. Cette rythmicité se marque à deux niveaux. Dans la construction des phrases, les notes dont la durée varie de 0,1 à 0,2 secondes sont émises au rythme moyen de trois à quatre notes par seconde. Les intervalles varient plus ou moins au cours de la saison et d'un mâle à l'autre mais chaque phrase possède cet aspect rythmique.

Les phrases sont séparées par un intervalle régulier, pour une séance de chant, d'une à plusieurs secondes jusqu'à 15 ou 20 secondes pour certains mâles. Au cours de certaines phases du cycle de reproduction, cette rythmicité secondaire disparaît complètement.

B. Reconnaissance individuelle

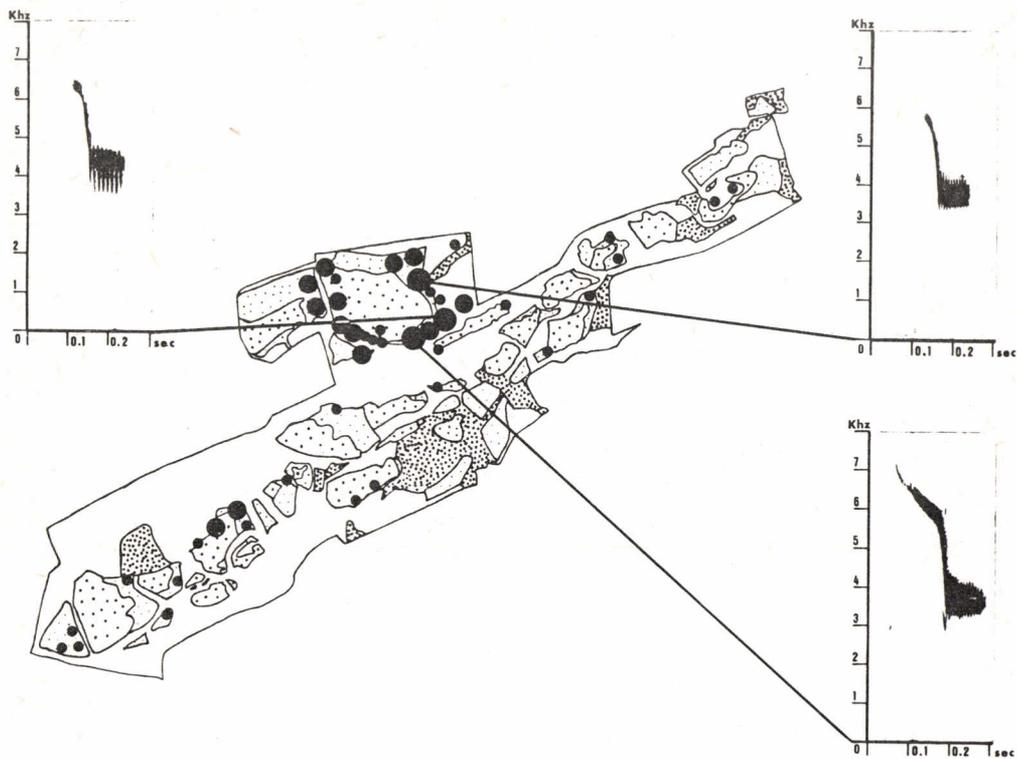
Le chant spécifique est donc découpé en courtes phrases constituées de quelques notes (deux à douze). Les analyses au sonographe montrent qu'un mâle donné commence chacune de ces phrases par une même note, répétée ou non, qui lui est personnelle. D'une phrase à l'autre, cette première note est constante et il est extrêmement rare qu'un mâle commence une phrase par une autre note. Ce phénomène a toutefois été observé mais il se réduit toujours à l'apparition d'une phrase "anormale" dans la série de phrases normalement construites. Le marquage individuel de certains mâles permet de montrer que cette note est constante pour un mâle au cours de la saison et d'une saison à l'autre. En général, deux mâles n'utilisent pas la même note mais il arrive parfois que certains mâles utilisent des notes très semblables (fig. 3). Le sonographe révèle cependant des différences, parfois minimes mais constantes, entre ces notes (voir fig. 5). Ces différences sont perceptibles pour l'oreille humaine lorsque l'enregistrement est ralenti quatre fois. Elles sont certainement perceptibles pour l'oreille de l'oiseau dont la constante de temps est dix fois inférieure à celle de l'homme (KONISHI, 1969). L'originalité individuelle est de plus augmentée par l'habitude qu'ont les mâles de répéter leur première note, ce nombre de répétitions étant relativement constant pour un individu. Remarquons que certains mâles possèdent dans leur répertoire une note utilisée comme note caractéristique par d'autres mâles mais ils ne l'utiliseront jamais comme note caractéristique. Il semble donc que les notes caractéristiques ne présentent pas une structure particulière qui les distingue des autres notes du répertoire individuel. Seule leur position temporelle leur confère une valeur sémantique particulière. Dans le chant du Bruant des roseaux, chaque phrase peut être scindée en deux unités sémantiques : la première, comprenant la note caractéristique, répétée ou non, contenant l'information individuelle, et la seconde, le reste de la phrase dont la valeur sémantique n'est pas encore complètement déterminée, contenant des informations dialectales, motivationnelles, etc... La stabilité de la première note fait immédiatement penser à un système de reconnaissance individuelle. La possibilité de reconnaître le chanteur est importante pour les deux sexes. La femelle doit pouvoir reconnaître son partenaire des intrus puisqu'elle participe activement à la défense du territoire. Les mâles doivent pouvoir discerner leurs voisins, dont ils n'ont pas à craindre une invasion, des autres mâles qui pourraient être un danger pour l'intégrité territoriale.

Les expériences de diffusion de chant (voir plus loin) montrent qu'il y a bel et bien une reconnaissance individuelle chez les Bruants des roseaux : un mâle répond plus intensément au chant d'un étranger qu'au chant d'un de ses voisins.

C. Remarque sur la distribution des notes caractéristiques individuelles des mâles au cours des trois saisons consécutives

Pour un individu donné, la note caractéristique est-elle constante au cours d'une saison et d'une saison à l'autre ?

Un élément de réponse est donné pour la première partie de la question par le fait que, tout au long de la saison, le mâle occupant un territoire et fréquentant un poste de chant donné émet toujours la même note caractéristique. Faute d'un marquage individuel, le doute persistait cependant. C'est pour apporter une réponse définitive à cette question que, au printemps 1982, un petit nombre de mâles furent



DISTRIBUTION DES MÂLES TERRITORIAUX DANS LA RÉSERVE EN 1980

- MÂLES UTILISANT LA NOTE "TWI" COMME NOTE CARACTÉRISTIQUE (VOIR SONAGRAMME) ;
- ◐ MÂLES POSSÉDANT LA NOTE "TWI" DANS LEUR RÉPERTOIRE ;
- ◑ MÂLES N'AYANT JAMAIS ÉMIS LA NOTE "TWI" EN PRÉSENCE DE L'OBSERVATEUR.

Figure 5. Reconnaissance populationnelle. La carte montre l'agrégation des mâles possédant la note "twi" autour du Groote Huyskens Weyer à Genk.

Il faut également remarquer les différences assez nettes que présentent les variantes de cette note chez les trois mâles qui l'utilisent comme note individuelle.

marqués avec des bagues colorées qui permettaient de les reconnaître individuellement. Ces mâles furent suivis et enregistrés régulièrement. Il est donc possible d'affirmer que la note individuelle de ces mâles est restée la même tout au long de la saison. Etant donné l'observation précédente, il ne semble pas abusif de généraliser la constance de cette note individuelle au cours de la saison aux autres mâles. Il est cependant prévu d'effectuer d'autres contrôles.

Le baguage intensif réalisé au cours de la saison 1981 devait apporter la réponse à la seconde partie de la question. Malheureusement, le départ hâtif des mâles territoriaux fait que deux mâles seulement, bagués au cours de la saison précédente, purent être retrouvés et contrôlés en 1982. Les autres mâles territoriaux bagués contrôlés cette année étaient des mâles de deuxième année civile qui n'avaient donc pas été enregistrés en 1981. Les deux mâles bagués et enregistrés en 1981 ont émis en 1982 une note caractéristique identique à celle observée au cours de la saison précédente. Dans ce cas, il est peut-être un peu hâtif de généraliser à tous les Bruants des roseaux. Il n'est pas impossible que le choix de la note individuelle en début de saison puisse être due à un effet de voisinage par exemple, et la constance observée pour deux mâles seulement pourrait être l'effet du hasard. Des contrôles au cours de la saison prochaine permettront certainement de répondre définitivement à cette question.

Le nombre de notes caractéristiques différentes est assez réduit dans la réserve. En fait, il y a, pour chaque saison prise isolément, en moyenne deux notes pour trois oiseaux et pour les trois saisons cumulées une note pour trois oiseaux. Cela est évidemment dû au fait que certains oiseaux partagent des notes caractéristiques semblables (mais non totalement identiques). Il apparaît donc que, malgré la nécessité d'assurer l'individualité de chacun qui implique une diversité des notes, la cohésion du groupe est assurée par une diversité minimum de notes.

Lorsque, au cours d'une saison, plusieurs mâles possèdent des notes caractéristiques semblables, ils ont tendance à présenter une distribution groupée, comme le montre la carte 3. Sur cette carte, ont été indiquées les notes caractéristiques au fil des trois saisons consécutives. Dans de nombreux cas, il apparaît qu'une note tend à se succéder à elle-même à un endroit donné ou au moins à se retrouver dans les environs immédiats. Ce fait est particulièrement flagrant à l'ouest du Groote Huyskens Weyer. Cette fixité particulièrement forte provient peut-être du fait que, à cet endroit, le milieu est plutôt arbustif et convient moins au Bruant des roseaux. Les mâles de l'endroit n'auraient donc eu que peu de compétiteurs. Le site plus au nord, lui, est franchement arborescent et il est concevable que les Bruants ne nichent là que s'ils n'ont pas trouvé de meilleure place ailleurs. En général, dans les milieux d'intérêt moyen et donc suscitant peu de compétition, les occupants successifs émettent des notes caractéristiques identiques. Par contre, dans les milieux très favorables pour lesquels la compétition est plus forte, ou au contraire dans ceux tout à fait défavorables, occupés faute de mieux, un changement de note est le plus souvent observé d'une année à l'autre. Il est donc probable que ces variations dans la distribution des notes individuelles soient provoquées par permutation, d'une saison à l'autre, des mêmes mâles augmentés des jeunes qui parviennent progressivement à les supplanter, l'apport d'individus d'autres régions devant être très limité comme le montrent les données de baguage.

D. Reconnaissance populationnelle

Les grandes différences entre les phrases des différents mâles et même pour un mâle donné laissent supposer que le Bruant des roseaux n'utilise pas un système dialectal simple comme, par exemple, celui du Moineau à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) chez qui tous les mâles d'une zone dialectale possèdent un élément commun dans chacune des phrases émises (MARLER, 1970). Il est évident que, dans un tel système, la variabilité des phrases pour un individu et au sein d'une population est très réduite.

Le Bruant des roseaux possède un répertoire d'une trentaine de notes différentes. Ces notes sont combinées de toutes les façons possibles pour former des phrases. Le nombre de phrases qu'un individu peut construire est donc considérable et il ne faut pas chercher de caractéristiques dialectales dans la structure des phrases prises dans leur ensemble. En fait, ce sont les notes elles-mêmes qui semblent être les marqueurs dialectaux. Un exemple est fourni par la population des Bruants de Genk. La figure 5 montre la distribution dans la réserve d'une note particulière. Dix-sept des quarante-cinq mâles de la réserve possèdent cette note dans leur répertoire; parmi eux, trois l'utilisent comme note caractéristique. La figure montre que non seulement ces trois mâles sont proches voisins, mais que tous les mâles possédant cette note, à l'exception de deux, nichent autour du même étang de la réserve. D'autres exemples peuvent être trouvés si d'autres notes de cette population ou d'autres populations sont considérées.

La présence ou l'abondance relative de certaines notes dans le répertoire des différents mâles servent donc de marqueurs populationnels pour cette espèce. Au sein du répertoire d'un mâle, certaines notes très abondantes sont émises dans pratiquement chaque séance de chant tandis que d'autres sont émises plus rarement. Les notes partagées par les différents mâles d'une région sont précisément ces notes dont l'importance relative au sein de chaque répertoire est grande, tandis que les autres notes sont généralement moins répandues au sein des populations. De ce fait, l'audition pendant une période réduite d'une population de Bruants des roseaux suffit généralement pour identifier les marqueurs propres à la population.

E. Evolution du chant au cours de la saison

L'évolution du chant du Bruant des roseaux au cours de la saison peut être rapidement brossée comme suit : lorsque le mâle s'installe sur un territoire, fin mars, il émet un chant dont le rythme de succession des phrases est lent; ce rythme augmente alors légèrement pendant l'attente du retour des femelles; pendant les accouplements, il augmente très brutalement pour revenir à un niveau moyen, proche de celui de l'attente, pendant l'incubation. Les deux figures qui seront commentées ici permettront au lecteur de mieux visualiser les modifications du rythme et la plus ou moins grande variété des notes investies dans le chant au cours de la saison.

La figure 6 illustre ce dernier point. Sur chaque graphe, est porté en abscisse le nombre total de notes dans une portion de chant et en ordonnée le nombre de notes différentes pour cette même portion. Chacun des graphes représente cette relation pour une des phases du cycle de reproduction. L'ensemble montre donc son évolution pour un mâle de Genk au cours de l'année.

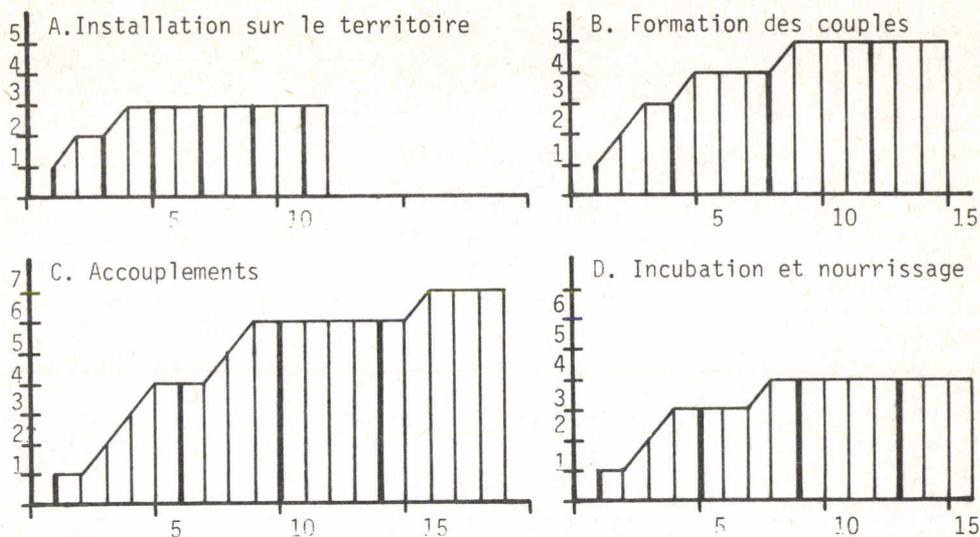


Figure 6. Evolution au cours de la saison de reproduction du nombre de notes différentes utilisées dans les séances de chant.

En ordonnée, le nombre de notes différentes ; en abscisse, le nombre total de notes déterminées. Chaque trait vertical représente une note, les traits plus épais représentent la note individuelle (et donc le changement de phrase).

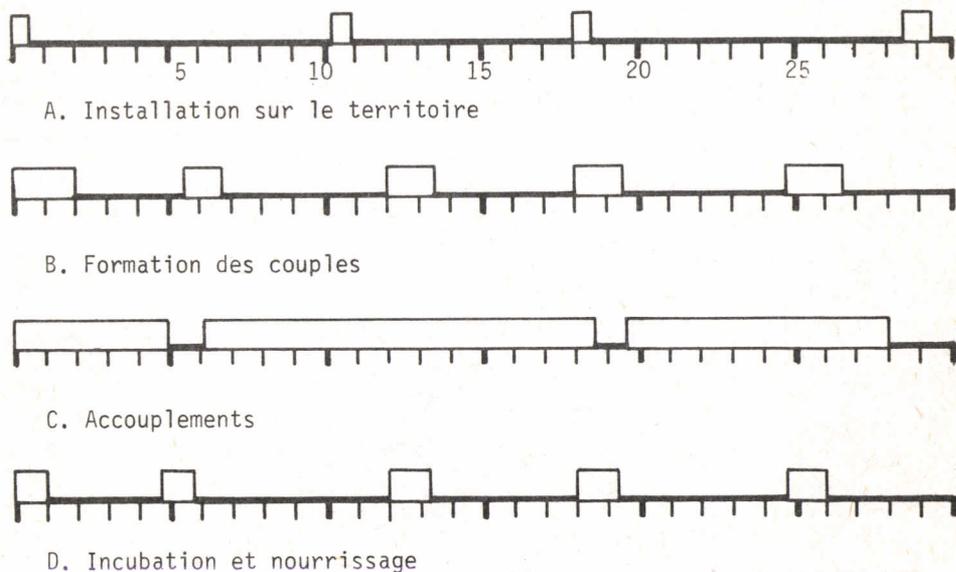


Figure 7. Evolution au cours de la saison de reproduction du découpage temporel du chant. Chaque rectangle représente une émission vocale (une phrase) située sur trente secondes de chant.

La figure 7 quant à elle montre, pour le même mâle, le découpage temporel sur des portions de trente secondes de chant.

Il est ainsi mis en évidence les caractéristiques des chants des quatres phases principales du cycle de reproduction.

La première phase est le retour du mâle de ses quartiers d'hiver et son installation sur un territoire. A cette époque, le chant est simplifié à l'extrême. Des courtes phrases d'une durée de l'ordre de la demi seconde en moyenne et composées de une ou deux notes sont émises à un rythme assez lent de une phrase toutes les huit secondes. Ce chant est composé principalement de la note individuelle et peu d'autres notes sont émises à ce moment. C'est ce que montre la figure 6a. Seules trois notes différentes sont émises assez rapidement dans les deux premières phrases puis combinées différemment, la note individuelle occupant toujours la première place de chaque phrase.

Ce chant va évoluer vers un chant plus complexe où un plus grand nombre de notes différentes seront investies. Les phrases s'allongent, trois ou quatre notes en moyenne, et peuvent avoir une durée allant jusqu'à une seconde et demi. Malgré cela, le rythme de succession des phrases reste plus ou moins le même (environ une phrase par cinq secondes). Ce type de chant est émis lors de l'arrivée des femelles et va progressivement évoluer, entre les appariements et les accouplements, vers le type de chant suivant.

Ce troisième type est un chant très particulier émis uniquement pendant les accouplements. Le chant est très rapide et le découpage en phrases disparaît pratiquement. Un grand nombre de notes différentes sont émises. Ce nombre peut atteindre un maximum de dix à douze notes différentes sur cinq minutes de chant. Des notes nouvelles sont régulièrement apportées, ce qui fait que le graphe (figure 6c) ne présente pas le plateau visible sur les autres graphes après deux ou trois phrases (quinze à vingt secondes) mais un simple ralentissement de la montée de la courbe. Les séries de notes ininterrompues (que l'on ne peut plus appeler des phrases) sont de durée très variable pouvant aller de quelques secondes à plus d'une minute. Dans de telles séries, la note individuelle se retrouve régulièrement, ce qui tend à montrer qu'elles ne sont que le télescopage des phrases normales. Le graphe ne montre pas tout à fait ce type de chant mais le stade, juste avant les accouplements, où les phrases sont considérablement allongées (jusqu'à six à huit notes). Le chant illustré par la figure montre l'évolution finale du deuxième type de chant qui a été décrite ci-dessus.

Très brutalement, un ou deux jours après la fin des accouplements, le chant se transforme en une forme "neutre". Ce type de chant, que le mâle serine à longueur de journée pendant toute la durée de l'incubation (à laquelle il ne participe pas), possède une structure assez proche de celle du chant émis lors de l'installation (premier type décrit). Les phrases sont cependant plus longues en moyenne (trois ou quatre notes) et peuvent avoir une durée d'une seconde. La succession des phrases est plus régulière bien que le rythme ne change guère (une phrase par cinq secondes). En général, le Bruant compose une phrase qu'il répétera jusqu'à quinze ou vingt fois avant d'introduire une nouvelle note. Peu de notes donc sont investies dans ce type de chant. Pendant le nourrissage, auquel le mâle participe activement, le chant conserve la même structure que pendant l'incubation. La modification majeure est la raréfaction et le raccourcissement des séances de chant dus au fait que le mâle consacre la plupart de son temps au nourrissage.

On sait que le chant chez les oiseaux mâles, les passereaux notamment, est induit par des hormones sexuelles. A ce stade de nos observations, nous pouvons nous demander quelle est la nature des relations qui existent entre la structure du chant et les taux circulant de telles hormones qui varient également au cours de la saison chez de nombreuses espèces.

F. Variations écologiques du chant

De nombreuses études ont montré qu'il existe une relation entre les caractéristiques du milieu et la structure du chant, non seulement chez les oiseaux mais également chez les mammifères et les insectes (voir notamment BREMOND, 1971).

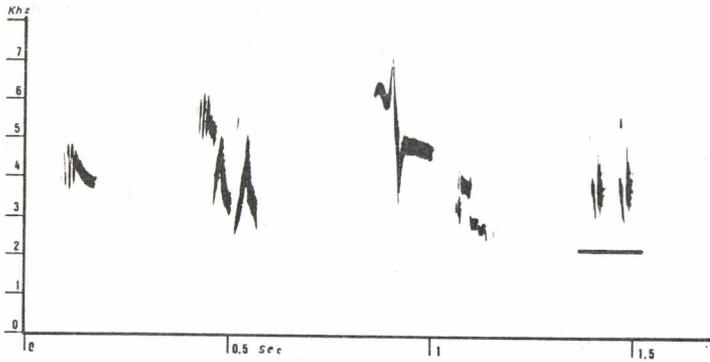
En général, les oiseaux nichant dans des milieux boisés possèdent des chants répétitifs (répétition des phrases et des notes au sein des phrases) tandis que ceux nichant en plaine possèdent des chants plus complexes souvent émis en vol ou bien au contraire des chants très simples. La répétition en milieu boisé a l'avantage de contrer les phénomènes d'écho et distorsions diverses provoqués par la végétation. En milieu ouvert, le chant quel qu'il soit arrive à l'individu récepteur sans obstacles si l'oiseau a pris la précaution de se mettre sur un perchoir suffisamment élevé ou de chanter en vol.

Dans la réserve de Genk, deux types de milieux ont été exploités par les Bruants des roseaux. La majorité des Bruants se sont bien sûr installés dans les milieux les plus favorables, c'est-à-dire les bords de phragmitaies ou les marais tourbeux avec Piment royal (Myrica gale) et petits buissons de saules (Salix spp.). Quelques Bruants s'installent chaque année dans des milieux où la strate arborescente (bouleaux et aulnes) peut s'élever jusqu'à cinq ou six mètres. Ces milieux possèdent cependant une strate herbacée et une strate arbustive importantes. Se côtoient donc des Bruants des roseaux nichant en milieu ouvert et en milieu fermé.

La figure 8 montre que la structure du chant se ressent de ce choix d'habitat ou, inversement (mais moins vraisemblablement car c'est le milieu qui a changé), que les Bruants choisissent un habitat correspondant au type de chant qu'ils émettent. Quoi qu'il en soit, les Bruants des roseaux nichant en milieu fermé (bords d'aulnaie, landes colonisées par le bouleau) émettent un chant particulier dont la structure rappelle celle du chant du Pinson des arbres (Fringilla coelebs). En effet, dans ce chant, les notes sont souvent répétées, quatre ou cinq fois dans une même phrase, alors que dans le chant des individus nichant en milieu ouvert, une note est rarement répétée plus de deux fois dans une phrase. En plus de la répétition de notes, il faut également remarquer que le chant est plus rapide et prend l'aspect d'une ritournelle semblable à celle du Pinson. Le rythme de succession des notes dans une phrase peut aller jusqu'à huit par seconde tandis que ce rythme n'est que de trois ou quatre notes par seconde pour les individus "normaux".

Ce chant particulier ne semble cependant pas exclure ces "marginiaux" de la communauté des Bruants "normaux". La figure montre que dans les deux chants enregistrés au bord du Grootte Huyskens Weyer des notes semblables peuvent être observées. Cette note est d'ailleurs très bien représentée dans les chants des autres Bruants de cet étang. Ces Bruants, malgré leurs particularités, possèdent donc les marqueurs locaux qui permettent de les situer géographiquement.

B.1. PHRASE D'UN MALE NICHANT EN PHRAGMITAIE PURE : NOTES DIFFERENTES EMISES A UN RYTHME RELATIVEMENT LENT (3 NOTES / SEC.).



B.2. PHRASE D'UN MALE NICHANT AU BORD D'UNE AULNAIE : RAPIDE SUCCESSION DE NOTES REPETEEES (7 NOTES / SEC.). LES ECHOS DUS AUX OBSTACLES SONT VISIBLES SUR LE SONAGRAMME.

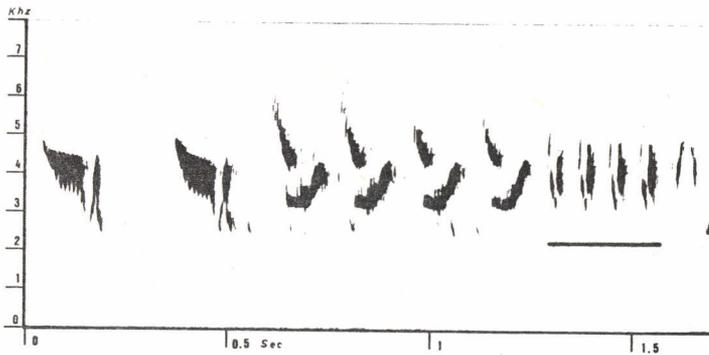


Figure 8. Illustration des variations liées aux caractéristiques du milieu. Les deux phrases ont été émises par des mâles nichant dans des sites proches à Genk. Ils possèdent une note, largement répandue dans la réserve, en commun (note soulignée). Cette note complexe double qui apparait sous sa forme habituelle dans la phrase du haut est encore répétée par le mâle nichant en alouette dont le chant conserve cependant les caractéristiques locales.

A. Reconnaissance individuelle

De multiples études, sur les Mésanges notamment, ont montré que chez de nombreuses espèces d'oiseaux la réaction des mâles à l'audition de chants inconnus est plus vive que celle exhibée lors de l'audition d'un chant connu (celui d'oiseaux de la même espèce dont le territoire est contigu). Cette réponse sélective est généralement considérée comme énergétiquement rentable puisque l'oiseau ne répond plus ainsi qu'à des mâles dont la présence représente un réel danger pour l'intégrité territoriale. Les frontières avec les voisins étant bien établies, il n'est plus nécessaire pour l'oiseau de réagir au chant de ceux-ci sauf exceptions rares.

Pour tester l'existence de cette réponse sélective chez le Bruant des roseaux, différents choix furent proposés aux mâles de Genk et de Merbes-le-Château. D'une part, le Bruant devait choisir entre le chant d'un voisin et le chant d'un autre mâle dont le territoire se situe dans les environs immédiats mais est séparé de celui du mâle testé par au moins trois territoires. Dans un autre test, le choix devait être fait entre le chant d'un mâle voisin et celui d'un mâle d'une tout autre région. En pratique, pour ce deuxième type de choix, des chants de mâles de Genk étaient proposés à ceux de Merbes-le-Château et inversement.

Il apparaît que le Bruant des roseaux répond pratiquement toujours en se dirigeant vers le diffuseur qui émet le chant étranger. L'intensité de la réponse (simple déplacement, cris agonistiques, chant) dépend du type de choix proposé. En effet, si le mâle doit choisir entre un voisin et un autre mâle des environs, la réponse sera généralement faible : simple déplacement avec cris agonistiques, plus rarement chant. Par contre, lorsque le chant d'un voisin est opposé au chant d'un mâle d'une autre région, la réponse est plus vive et le chant est généralement émis.

Il ressort de ces expériences que le Bruant des roseaux est effectivement capable de reconnaître les individus auxquels il est confronté. Les mâles semblent assez tolérants avec leurs voisins. En fait, seul le poste de chant ainsi qu'une zone autour du nid sont défendus avec plus d'acharnement (c'est pour cela que les diffuseurs étaient placés de part et d'autre du poste de chant). Il faut signaler que dans les petites colonies (trois ou quatre couples sur un ou deux hectares) les mâles répondent tous ensemble à une repasse en se rassemblant autour du diffuseur puis en chantant. Il est ainsi possible d'assister à une défense collective : l'oiseau sur le territoire duquel est émise la repasse se laisse momentanément envahir par ses voisins (qu'il connaît). En situation naturelle, ces attroupements hâtent probablement le départ de l'intrus. Après une telle action, chacun rentre sur son territoire sans que le propriétaire légitime aie à se manifester davantage.

Ce type d'expérience donne également une première idée sur la reconnaissance de l'appartenance à un groupe de nidification par le Bruant des roseaux. En effet, la différence de réponse indique que le Bruant des roseaux distingue le chant d'oiseaux nichant dans le même groupe que lui et partageant les mêmes caractéristiques locales de ceux provenant d'oiseaux qui nichent dans des régions beaucoup plus éloignées.

B. Reconnaissance populationnelle

Cette fois, tous les chants présentés au sujet testé lui sont inconnus (ou du moins supposés tels) du fait de l'éloignement des mâles qui fournissent les enregistrements. Ces chants proviennent de Genk, Eysden, Merbes-le-Château, de l'étang de Vacarès en Camargue. Recopié de disques, le chant d'un individu suédois fut également testé. Tous ces chants sont proposés par combinaison de deux. Ici encore, il est supposé, sur base d'expériences réalisées sur d'autres espèces, que les chants les plus étrangers provoqueront le maximum de réaction. Qu'en est-il en fait ?

Plusieurs cas doivent être considérés. Le cas pour lequel la réponse du mâle est la plus marquée est celui où un chant du dialecte auquel appartient l'oiseau testé est émis en même temps qu'un chant provenant d'une autre région. Dans ce cas, l'hésitation est rare et le Bruant des roseaux se dirige presque toujours vers le chant étranger à sa zone dialectale. Les déplacements sont généralement accompagnés du chant ou au moins de cris agonistiques. Il arrive souvent qu'après avoir chanté près de la source de ce chant étranger, le mâle se dirige alors vers l'autre diffuseur. Ici donc, la réponse est nette et montre la relative tolérance des mâles pour ceux qui partagent les mêmes caractéristiques dialectales.

Une autre variante de cette expérience consiste à proposer à l'oiseau testé deux chants étrangers à sa zone dialectale. Dans cette optique, trois types de choix furent proposés.

Dans l'un des tests, l'oiseau doit choisir entre deux chants belges (entre un chant provenant de Merbes-le-Château et un chant provenant de Eysden pour un oiseau de Genk par exemple). Dans de tels cas la réaction de l'oiseau est assez vive mais aucune "préférence" ne se marque vraiment. Les réactions des mâles testés sont diverses : chant sur le poste de chant entre les deux diffuseurs, va et vient d'un diffuseur à l'autre accompagné de cris agonistiques pendant les trajets et de chants pendant les arrêts. Ces manifestations sont généralement accompagnées de nombreuses activités de substitution : toilettage et frottement du bec sur le perchoir.

Un autre test consiste à présenter un chant belge (provenant de Merbes-le-Château ou de Genk suivant le lieu de l'expérience) en même temps que le chant de l'individu suédois. Il faut signaler que ce chant suédois contenait une note qui n'a jamais été observée en Belgique. Malgré cela, le chant suédois et les chants belges possèdent des caractéristiques fort semblables. Ici encore, la réaction du mâle testé est vive mais le choix reste peu tranché. Le mâle choisit cependant plus souvent (environ 60 % des cas) le diffuseur émettant le chant suédois. Il est également possible d'observer des va et vient entre les deux diffuseurs, des séances de chant sur le poste entre les deux diffuseurs, ainsi que de nombreuses activités de substitution. Les expériences de ce genre doivent encore être multipliées pour démontrer que cette petite majorité de choix est réellement significative.

Enfin, dans un troisième test, les chants belges sont opposés aux chants provenant de Camargue. Les caractéristiques des chants des Bruants camarguais sont assez différentes de celles des chants belges. Ce chant contient un plus grand nombre de notes "liquides" et est en général plus aigu que les chants enregistrés en Belgique. Ces différences peuvent expliquer le choix plus marqué des mâles qui choisissent

Le diffuseur émettant le chant camarguais dans environ 70 % des cas. Les va et vient deviennent rares, le mâle chante à proximité de ce diffuseur et ne se rend près du diffuseur émettant le chant belge qu'après quarante ou cinquante secondes. Malgré tout, un choix vraiment marqué du chant étranger ne peut être vraiment mis en évidence.

En résumé, le Bruant des roseaux peut distinguer un chant provenant de sa zone dialectale d'un chant provenant d'une autre zone dialectale. Ce choix se marque par une réaction plus vive au chant étranger qu'au chant appartenant à la zone dialectale du mâle testé. De plus, une assez grande tolérance au chant de type connu est observée.

Remarquons encore que l'oiseau ne sait pas choisir entre deux chants étrangers à sa zone dialectale, sauf si ce chant possède des caractéristiques très particulières (comme le chant camarguais) qui le font contraster par rapport aux autres chants.

C. Autres caractéristiques du chant testées

Deux autres caractéristiques du chant furent testées au cours de cette série d'expériences : la valeur de la note individuelle dans la reconnaissance spécifique et l'importance de la rapidité du rythme de succession des phrases du chant.

Le Bruant des roseaux allait-il considérer comme conspécifique un chant dont les phrases commenceraient par des notes différentes et non par une note constante ? La réponse fut obtenue par deux séries de tests. Dans un premier temps, un chant belge étranger à la zone dialectale du mâle testé est opposé à ce même chant dont la première note de chaque phrase avait été remplacée par des notes différentes. Dans un second temps, seul le "chant trafiqué" était présenté.

Lorsque l'oiseau doit choisir entre le chant trafiqué et le chant normal, ce dernier est en général choisi. Le Bruant des roseaux chante généralement à côté du diffuseur émettant le chant normal mais dans quelques rares cas (moins de 10 %) le chant "trafiqué" est alors choisi et des mouvements de va et vient entre les deux diffuseurs sont observés.

Lorsque le chant trafiqué est émis seul à côté du poste de chant, le mâle testé réagit presque toujours en regagnant son poste et en émettant des cris agonistiques ou le chant.

La présence en début de phrase d'une note individuelle constante ne semble donc pas nécessaire pour assurer la spécificité du chant du Bruant des roseaux. Toutefois, son absence semble affaiblir le pouvoir réactogène du chant.

Pour tester le second point - la valeur de la rapidité du rythme de succession des phrases - deux autres chants belges furent trafiqués : dans l'un, les intervalles de silence séparant deux phrases consécutives furent doublés; dans l'autre, ces mêmes intervalles furent réduits de moitié. Dans tous les tests, le chant normal est présenté en même temps que le chant trafiqué correspondant.

Pour comprendre les résultats, il est nécessaire de se rappeler que des chants très lents et très rapides caractérisent des périodes cruciales du cycle de reproduction du Bruant des roseaux. La série de tests effectuée permet de conclure que chant lent et chant rapide

sont plus réactogènes que le chant de rythme moyen (bien qu'il soit très réactogène s'il est présenté seul) qui n'est choisi que très rarement par le mâle testé.

Il faut également remarquer que, dans l'évolution normale du chant au cours de la saison, en plus du rythme de succession des phrases, le nombre de notes différentes par unité de temps varie également. Il semble que cette plus ou moins grande variété de notes ne soit pas strictement nécessaire à la compréhension de ce type de message puisque dans les chants proposés, toutes les phrases sont identiques. En fait, les deux chants qui furent trafiqués sont des chants "neutres" émis pendant l'incubation : rythme moyen et diversité de notes relativement faible.

Nous pouvons donc conclure que le rythme de succession des phrases est un élément important pour déterminer la phase du cycle de reproduction dans lequel se trouve le Bruant des roseaux. Il reste à déterminer si la variabilité des notes (en principe plus petite pour le chant lent, plus grande pour le chant rapide) ne renforce pas cette information (ou ne la contient pas également) en présentant à l'oiseau des chants de même rythme de succession des phrases mais de variabilité différente.

7. HYPOTHESES ET CONCLUSIONS

=====

En résumé, nous avons vu que le chant du Bruant des roseaux présente un grand nombre de variations soit d'un individu à l'autre soit au sein même du répertoire d'un individu. Dans la première catégorie, la variation la plus flagrante est l'utilisation par chaque mâle d'une note qui le différencie des autres mâles. Cette particularité est la base d'un système de reconnaissance individuelle bien mise en évidence par les expériences de repasse de chants. Une autre variation inter-individuelle est en rapport avec le type de milieu occupé par le mâle : la structure du chant peut en effet être adaptée à un milieu ouvert, le plus couramment utilisé, ou à un milieu plus fermé. Des variations intra-individuelles se trouvent au niveau de l'évolution du chant au cours de la saison de reproduction.

Bien sûr, il n'existe pas que des différences entre les mâles et certaines ressemblances permettent de les regrouper. La structure générale du chant, avec sa double rythmicité typique, et la gamme de fréquence généralement utilisée, assurent sa spécificité. A plus petite échelle, des ressemblances entre les répertoires de notes des mâles d'un site de nidification permettent de les distinguer de ceux occupant un site voisin.

Toutes ces ressemblances et différences entre les répertoires individuels semblent indiquer l'existence d'une stratégie d'occupation du milieu bien élaborée par le Bruant des roseaux. En effet, l'existence de notes localement communes à plusieurs mâles permettra à ceux-ci, en retour de migration, de retrouver le groupe dont ils faisaient partie au cours des saisons précédentes, même si certains individus connus ont disparu (décès, remplacement par les jeunes ...). D'autre part, l'existence de la note individualisant chaque mâle, qui semble constante d'une année à l'autre, leur permettra de retrouver les individus connus de ce groupe. Les données de baguage prouvent la grande fidélité des Bruants à leur site de nidification d'une année à l'autre. De ce

fait, il est probable que le lien de parenté entre les individus d'un site donné soit relativement élevé. La note individuelle pourrait, si cette note est héritée du père, donner la clé de ce lien de parenté. Les individus proches parents pourraient ainsi se regrouper. Cette hypothèse découle du fait de la proximité spatiale des mâles partageant des notes caractéristiques semblables. Elle est également soutenue par les observations de défense collective de territoire et donc d'une certaine coopération entre les individus. D'après la théorie sociobiologique, cette coopération si manifeste devrait être sous-tendue par un lien de parenté élevé entre les coopérateurs. Malheureusement, l'ignorance de l'ontogenèse du chant chez cette espèce empêche de conclure.

Des observations montrent que lorsqu'un certain nombre de Bruants des roseaux nichent sur une petite surface, les différents couples ont tendance à rester synchronisés dans leurs activités de nidification. Cette synchronisation est-elle assurée par l'évolution du chant au cours de la saison qui indique très précisément à chacun ce que chacun est en train de faire ? C'est probable puisque les expériences de repasse ont montré que les Bruants des roseaux semblaient bien être capables d'apprécier ces différentes variations du chant.

Bien sûr, ces considérations restent des hypothèses, qui s'appuient quand même sur l'observation de quelque trois cents couples au cours de trois saisons consécutives (1980, 1981, 1982). L'analyse des centaines d'heures d'enregistrement de chants permettra certainement d'avancer dans la résolution des problèmes qui restent posés, notamment les problèmes dialectaux.

Il existe encore beaucoup de choses à découvrir dans le chant du Bruant des roseaux. Les expériences de repasse de chant devront être continuées afin de pouvoir déterminer non seulement les informations véhiculées par le chant mais également les éléments vecteurs de ces informations et les réactions des mâles. La continuation du baguage sera assurée pour pouvoir déterminer les liens de parenté entre les oiseaux et ainsi la propagation, d'une génération à l'autre, des notes individuelles et communes. Enfin, la connaissance de l'ontogenèse du chant de cet oiseau serait très utile et des élevages dans ce but sont envisagés.

Tous ces éléments seront nécessaires pour pouvoir vraiment comprendre le système de communication particulièrement complexe du Bruant des roseaux qui contraste avec la simplicité des chants des autres membres européens de la famille.

REMERCIEMENTS =====

A ce stade de mon travail, il m'est agréable de remercier ici le professeur RUWET dans le service duquel j'ai trouvé matériel et assistance. Ma gratitude va également aux RNOB et en particulier à Monsieur PEUMANS, conservateur de la réserve de Genk, et au comte Baudouin de BRIEY, propriétaire de l'étang de Gozée, qui m'ont permis d'accéder aux terrains dont ils avaient la gestion. Enfin, je remercie Monsieur J. KEIRSSCHIETER qui a établi le résumé en néerlandais.

BIBLIOGRAPHIE

=====

- ALTMANN, J., 1974
Observational study of behavior : sampling methods.
Behavior, 49, pp. 227-267.
- BREMOND, J.C., 1968
Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information
dans les signaux acoustiques du Rouge-Gorge (Erithacus rubecula).
Terre et Vie, 2, pp. 109-220.
- BREMOND, J.C., 1971
Communication acoustique chez les oiseaux.
J. Psychol. norm. pathol., 3-4, pp. 353-380.
- GHIOT, 1972
Etude de la végétation dans les sites de nidification du Bruant des
roseaux, Emberiza schoeniclus L., dans une parcelle-témoin de la
réserve de Genk.
Naturalistes belges, 53 (8), pp. 421-437.
- KONISHI, M., 1969
Time resolution by single auditory neurones in birds.
Nature, 222, pp. 566-567.
- LEHNER, P.N., 1979
Handbook of ethological methods.
Garland STPM Press, New-York et London.
- MARLER, P., 1970
A comparative approach of vocal learning : song development in
White Crowned Sparrows.
J. comparative in physiological psychology, vol. 71, pp. 1-25.
- RUWET, J.C1., 1959a
Esquisse écologique des oiseaux nicheurs du site de Genk (Limbourg).
Le Gerfaut, 49, pp. 137-162.
- RUWET, J.C1., 1959b
Aspects du problème du cantonnement chez des oiseaux de la réserve
de Genk (Limbourg).
Le Gerfaut, 49, pp. 163-203.
- THORPE, W.H. and B.I. LADE, 1961
The song of some families of the passeriforms. II. The songs of the
buntings (Emberizidae).
The Ibis, 103, pp. 246-259.