

Chants et préférences sexuelles chez les oiseaux chanteurs

Alexandre Lerch et Laurent Nagle

Laboratoire d'Ethologie et de Cognition Comparées
Université de Paris Ouest Nanterre La Défense
Bât BSL, 1er étage
200, avenue de la République
92000 Nanterre CEDEX

Résumé

La communication acoustique est très largement répandue dans le règne animal. Néanmoins, dans aucun autre groupe elle n'apparaît de façon aussi emblématique que chez les oiseaux. Leur chant, souvent très complexe, a plusieurs fonctions biologiques, puisqu'il intervient dans la reconnaissance et le choix du partenaire sexuel et dans l'établissement des territoires des mâles. Depuis une trentaine d'années, les chercheurs ont étudié en détail les caractéristiques sonores des chants des oiseaux. Ils ont pu montrer que, en plus d'être différents d'une espèce à l'autre, les chants varient entre les individus d'une même espèce. Les caractéristiques du chant d'un mâle vont avoir une influence à la fois sur les comportements de compétition de ce mâle envers les autres mâles mais aussi vis-à-vis des comportements reproducteurs des femelles. Ces résultats soutiennent l'hypothèse que de nombreuses informations sont contenues dans les productions acoustiques des oiseaux. En fait, le chant reflète la qualité et l'histoire de vie d'un individu et renseigne son auditoire sur ces caractéristiques. L'interprétation de ces informations peut, à son tour, être modulée par l'histoire de vie du récepteur.

Abstract

Acoustic communication is widely represented in animals. However, in no other group it appears to be so symbolic than in birds. Their song, often very complex, has several biological functions, since it plays a role in sexual partner choice and in territories establishment in males. Since about thirty years, researchers have precisely focused on the acoustic characteristics of bird song. They could have shown that, in addition of being different between species, songs differ between individuals of a same species. The characteristics of a male song have an influence both on the contest behaviours of this male towards the other males, but also towards the reproductive behaviours of the females. These results support the hypothesis that acoustic productions contain a lot of information in birds. In fact, song reflects the quality and the life-history of an individual and informs the audience on the emitter quality. The interpretation of this information can also be modulated by the receptor life-history.

Les fonctions du chant

Les origines du chant

Deux types de vocalisations existent chez les oiseaux : les cris et les chants. Les cris sont des sons simples, courts et produits par les deux sexes. A l'inverse, les chants correspondent à des productions longues, plus complexes et émises majoritairement par les mâles, essentiellement pendant la période de reproduction [1]. Au cours de l'évolution, des adaptations morphologiques et physiologiques ont accompagné le développement du chant chez les oiseaux, leur permettant des productions vocales de plus en plus complexes.

Cette complexité du chant est le fruit, en partie, d'une compétition existant entre les mâles pour accéder aux femelles. En 1871, Charles Darwin [2] proposait que les individus les plus aptes à trouver des partenaires et à se reproduire produisaient plus de descendants que les autres, si bien que, par le biais de l'hérédité, leurs caractéristiques étaient davantage transmises aux générations suivantes. Pour augmenter son succès reproducteur, deux

possibilités s'offrent à un mâle : soit être victorieux lors des conflits intra-sexuels (avec les autres mâles), soit attirer davantage les femelles (sélection inter-sexuelle, voir encadré 1). Au cours de l'évolution, les mâles ont certainement développé des caractéristiques de plus en plus efficaces pour maximiser ces deux aspects de la reproduction. Ces caractéristiques prennent le nom de caractères sexuels secondaires (CSS). Ils correspondent souvent à des traits morphologiques ou comportementaux intervenants dans la reproduction, et permettant aux individus de s'évaluer mutuellement et de se combattre, de choisir ou d'attirer un partenaire sexuel. Les caractères sexuels secondaires sont différents d'un individu à l'autre et reflètent certaines caractéristiques physiologiques des individus qui les portent. Souvent présents chez les mâles et plus rarement chez les femelles, ils semblent avoir évolué pour permettre une évaluation fiable de la qualité de l'individu qui les porte. D'après Zahavi [3], cette fiabilité est assurée par le coût que représentent ces CSS. Par exemple, un mâle de paon *Pavo cristatus* exhibant sa queue en faisant la roue s'expose à la prédation. La possibilité pour un mâle de parader et donc de prendre des risques

peut indiquer, en contrepartie, que celui-ci est habile pour prendre la fuite ou se défendre face à des prédateurs. Un mâle de la même espèce le considèrera comme un rival potentiellement concurrentiel, tandis qu'une femelle sera attirée par ce mâle fortement ornémenté (relié à un bon patrimoine génétique). Le chant des oiseaux peut répondre à cette définition du CSS. En effet, le chant est essentiellement produit par les mâles (sous nos latitudes). A ce titre, il peut donc être utilisé à la fois pour les compétitions entre les individus du même sexe et pour l'attraction des femelles, ce qui constitue les deux fonctions principales que les éthologues attribuent généralement aux chants des oiseaux.

La mise en place des territoires défendus par les mâles d'oiseaux chanteurs

Au cours de l'évolution, les chants se sont peu à peu substitués aux confrontations physiques [4]. Cela explique que, chez les espèces vivant dans les zones tempérées, avec une saisonnalité marquée, un pic de production de chant a lieu à la fin de l'hiver et au début du printemps, lors de l'établissement des territoires. Le chant a donc pour première fonction la délimitation de ceux-ci. Ainsi, très tôt, les études de Krebs [5] ont démontré que des territoires occupés par des mâles de mésange charbonnière (*Parus major*) mais remplacés par des haut-parleurs diffusant des chants, sont moins vite recolonisés par d'autres oiseaux que des territoires de mâles sur lesquels des haut-parleurs diffusent d'autres types de sons. D'autres expériences ont pu montrer le lien entre la production de chant et la défense du territoire. Par exemple, il est possible, grâce à une intervention chirurgicale peu invasive, de rendre les oiseaux muets pendant quelques jours. Chez les carouges à épaulette (*Agelaius phoeniceus*), les territoires des mâles ayant subi une telle intervention sont plus fréquemment visités par des intrus que ceux des mâles du groupe contrôle [6].

L'attraction du partenaire

L'autre grande fonction du chant des mâles est l'attraction des femelles. Les premiers éléments empiriques de cette prédiction proviennent de l'étude d'Eriksson & Wallin [7] sur les gobe-mouches noirs (*Ficedula hypoleuca*). Des couples d'oiseaux ont été retirés de leur territoire d'origine. Ensuite, la femelle a été relâchée, sans le mâle. Des nichoirs, garnis de haut-parleurs avaient été installés entre-temps sur le territoire. L'étude montre que les nichoirs proches des haut-parleurs étaient davantage visités lorsqu'ils diffusaient des chants de mâles que d'autres types de sons. Le lien entre le chant et la recherche du partenaire a également pu être démontré chez la même espèce par la diffusion de chants de rivaux dans le territoire du mâle. La femelle répond au chant du compétiteur en s'approchant des haut-parleurs. Néanmoins, cette réponse n'a été observée que pendant la période de fertilité de la femelle. Toute diffusion en dehors de cet intervalle de temps ne génère aucune réponse comportementale. Les observations de terrain confirment cette fonction. Chez les rossignols (*Luscinia megarhynchos*), non seulement les mâles non appariés chantent plus que les mâles en couple (pour augmenter leurs chances de trouver une partenaire), mais en plus, la production de chants par les mâles est maximale pendant la période de fertilité des femelles [8].

Pourquoi, dans la majorité des cas, le chant est-il l'apanage des mâles sous nos latitudes ?

Chez la plupart des espèces animales, les mâles sont plus ornémentés que les femelles. La cause de cette différence entre les mâles et les femelles provient d'un investissement différencié dans la production de gamètes. Chez tous les vertébrés supérieurs, les gamètes mâles (spermatozoïdes) sont de petites cellules, souvent flagellées, mais avec peu de réserve énergétique. En revanche, les gamètes femelles (ovocytes) sont de grande taille, immobiles et possèdent beaucoup de réserves énergétiques [19]. De plus, la production de spermatozoïdes est constante alors que la production d'ovules est cyclique. Il en résulte une production de spermatozoïdes beaucoup plus élevée que celle d'ovocytes. Enfin, la femelle est souvent impliquée dans la gestation ou l'incubation des œufs. Le nombre potentiel de descendants d'une femelle est égal au nombre d'œufs qu'elle a pu produire. En revanche, le nombre potentiel de descendants d'un mâle est égal au nombre de descendants provenant de l'ensemble de ses partenaires sexuels. Pour augmenter ce nombre, il doit augmenter le nombre de ses partenaires tandis que la femelle doit au contraire limiter son choix aux mâles qui assureront à ses descendants le meilleur phénotype. Il en résulte une généralité (qui souffre cependant de nombreuses exceptions) qui confère au mâle une nature visant à multiplier le nombre de ses partenaires tandis que la femelle se doit d'être plus sélective.

Pour sélectionner parmi les mâles, les femelles basent leur choix sur les Caractères Sexuels Secondaires (CSS). Ces CSS sont représentatifs de la qualité des mâles et sont utilisés comme un moyen d'évaluer le mâle qui les possède. Une explication de l'évolution des CSS a été proposée par le mathématicien Fisher [20]. Les mâles possédant des traits favorisant la reproduction ont davantage de descendants que les autres car ils peuvent augmenter le nombre de femelles qu'ils fécondent. En parallèle, les femelles marquant de fortes préférences pour ces mâles sont également avantagées puisqu'elles possèdent une descendance masculine plus attractive. Ainsi, un processus d'emballement se met en place entre les CSS exagérés des mâles et les préférences des femelles pour ces CSS.

Les caractéristiques des chants d'oiseaux

L'individualité des chants

D'autres études sur le chant des mâles se sont intéressées plus particulièrement à la structure des chants. Il est aisé de remarquer que les chants sont très différents d'une espèce à l'autre. Néanmoins, les ornithologues se sont aperçus qu'au sein d'une même espèce, la structure des chants peut se décliner en dialectes, les oiseaux ayant des chants différents en fonction de leur région d'origine. Ainsi, une espèce couvrant une vaste zone de répartition peut avoir plusieurs types de chants.

Les individus vivant dans une même région ont des chants similaires entre eux, et qui diffèrent de ceux des individus vivant dans des zones plus éloignées. Cependant, une analyse plus précise révèle souvent des différences existant entre les individus vivant dans une même zone géographique. Ces différences, souvent inaudibles à l'oreille humaine, peuvent être étudiées grâce à des logiciels d'analyse de sons. Les résultats de ces études montrent que les chants sont différents d'un individu à l'autre, au niveau des types de notes utilisés, de leur structure (organisation des différentes phrases) et de la richesse de leur répertoire (nombre de chants différents produits). Par la suite, de nombreuses études ont trouvé des corrélations entre ces caractéristiques (diversité sonore, richesse du répertoire) et leur attractivité vis-à-vis des femelles. Par exemple, la fréquence d'émission d'une phrase spéciale peut être associée à un succès reproducteur important chez le pipit spioncelle (*Anthus spinoletta*) [9] ou le bruant des marais (*Melospiza georgiana*) [10].

La phrase sexy du canari domestique

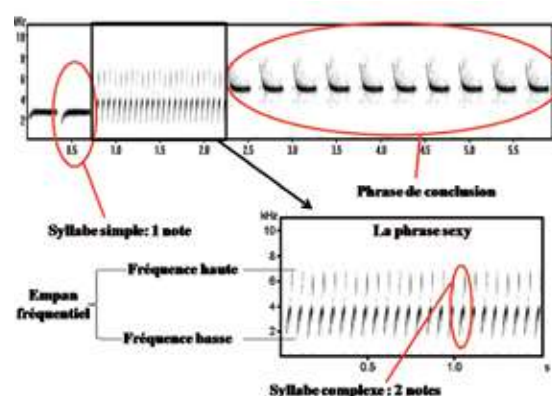
Chez le canari domestique (*Serinus canaria*) [11], des études ont permis d'isoler une phrase particulière du chant des mâles, nommée phrase «sexy». Cette phrase possède de nombreuses caractéristiques qui lui sont propres. Elle est composée d'une répétition de syllabes complexes (combinaisons de deux notes) couvrant un large empan fréquentiel, et cette phrase est répétée à un tempo très rapide (voir encadré 2). Les femelles, dont les préférences peuvent être mesurées grâce à la posture de sollicitation à l'accouplement (posture caractéristique prise par la femelle juste avant l'accouplement), choisissent de façon très nette les mâles produisant ce type de phrases. En parallèle, les études de Podos [12] sur la famille des fringillidés, à laquelle appartient le canari, ont permis d'observer une relation entre la bande fréquentielle couverte par ce type de phrases et son tempo d'émission, la maximisation d'un de ces paramètres limitant le second (voir encadré 2). Les phrases «sexy» produites à un tempo rapide et couvrant une large bande de fréquence assurent un très bon compromis entre ces deux caractéristiques. Les mâles produisant de tels chants arrivent donc à la limite physiologique de ce que peut produire l'espèce et sont, à ce titre, considérés comme des mâles de bonne qualité par les femelles.

Ainsi, les préférences des femelles pour certains types de caractéristiques du chant ne sont pas arbitraires, mais sont au contraire liées aux qualités du mâle. Chez le pipit spioncelle, seuls les meilleurs mâles peuvent produire le type de chant attirant pour les femelles [9]. De même, seuls les mâles en bonne condition peuvent produire les chants les plus complexes chez le rossignol (*Luscinia megarhynchos*) [13] et le bruant des marais (*Melospiza georgiana*) [14]. Les femelles évaluent donc la qualité de leurs partenaires potentiels en se basant sur leurs productions vocales.

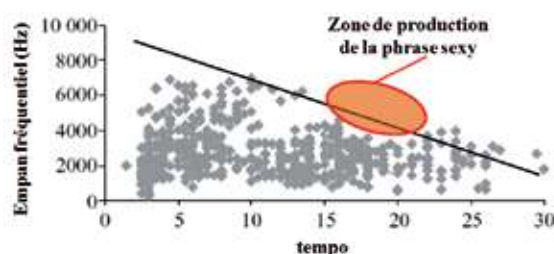
L'élaboration des préférences acoustiques des femelles pour le chant des mâles

De nombreuses recherches ont essayé de comprendre la manière dont les femelles élaborent leurs préférences acoustiques vis-à-vis des chants des mâles. Ces études, menées par exemple sur les canaris domestiques, montrent que des prédispositions génétiques

Les caractéristiques de la phrase sexy



L'élément le plus simple d'un chant d'oiseau est la note. La répétition de ces notes peut constituer une syllabe. La succession des syllabes en phrase constitue le chant. Sur la figure ci-dessus est présentée la différence entre une syllabe simple, constituée d'une seule note et une syllabe complexe, qui est la répétition de deux notes différentes ou plus. La phrase «sexy» est une répétition de syllabes complexes couvrant un large empan fréquentiel (l'empan fréquentiel est la différence entre la fréquence haute et la fréquence basse d'une syllabe). Le tempo de cette phrase, c'est-à-dire le nombre de répétitions de la syllabe en une seconde est très rapide (16 à 20 syllabes par seconde). Chez les oiseaux de la famille des fringillidae (à laquelle appartient le canari), il existe une relation entre la bande de fréquence couverte par les phrases et leur tempo d'émission. Plus un de ces paramètres est accentué, plus l'autre est atténué. La phrase sexy se distingue donc sur le triangle ci-dessous [21], car elle maximise à la fois l'empan fréquentiel et le tempo du chant. Chaque point de la figure ci-dessous représente une syllabe analysée.



pour les chants «sexy» existent chez les femelles. Ainsi, même si de jeunes femelles sont élevées en isolement acoustique dès leur naissance, elles peuvent, à l'âge adulte, montrer des préférences pour des chants «sexy» qu'elles n'ont jamais entendus auparavant [15,16]. En revanche, malgré l'existence de ces prédispositions, les femelles peuvent aussi apprendre certaines de leurs préférences acoustiques.

Nagle et Kreutzer [15] ont montré que lorsque des chants particuliers sont diffusés à des femelles au stade juvénile, celles-ci produisent plus de réponses sexuelles à l'écoute de ces chants une fois adulte, à condition qu'il s'agisse de chants de leur espèce. Ainsi, il semble que la mise en place des préférences résulte de prédispositions génétiques qui peuvent être renforcées ou contrebalancées par des apprentissages. Il n'est donc pas étonnant de s'apercevoir de l'existence de variations inter-individuelles dans les préférences sexuelles des femelles adultes d'oiseaux chanteurs.

Les variations dans le choix du partenaire sexuel

Au moment de la reproduction et du choix du partenaire, les femelles peuvent montrer des variations au niveau de l'expression de leurs préférences. Ainsi, des études ont relevé des liens entre la condition des femelles et l'intensité de leurs préférences. Dans les modèles typiques de choix du partenaire [17], les chercheurs considèrent que la sélectivité des femelles peut être coûteuse (la femelle peut parcourir de longues distances pour visiter différents territoires, ce qui représente à la fois une dépense énergétique et une exposition accrue aux prédateurs). En conséquence, les femelles en moins bonne condition ont intérêt à limiter ces coûts et à s'apparier sans échantillonner un grand nombre de mâles. La sélection de leur partenaire est donc moins rigoureuse que pour des femelles en meilleure condition [18]. Au sein de notre laboratoire, nous avons mis en place un protocole visant à tester si la condition des femelles peut influencer l'expression des préférences acoustiques. Deux semaines avant le début des tests, nous avons commencé à nourrir deux groupes de femelles avec des régimes alimentaires très différents. Alors que le premier groupe s'est vu proposer de la nourriture variée (graines, fruits, légumes, vitamines), le second a eu un régime alimentaire de base, composé uniquement de graines. Nous avons ainsi créé artificiellement un premier groupe de femelles en très bonne condition et un second en condition normale.

Pendant les trente jours qui ont suivi cette première période, nous avons diffusé aux deux groupes deux chants de mâles de canaris, de qualités différentes. Un premier chant contenait une phrase «sexy» alors que pour le second, cette phrase «sexy» avait été remplacée par une phrase quelconque, sans valeur attractive. Nous avons ensuite comparé les proportions de postures de sollicitation à l'accouplement prises par les femelles, pour déterminer leurs préférences. Les résultats ont permis de montrer que le groupe de femelles en très bonne condition marque des préférences très nettes pour le chant sexy, les femelles en condition normale montrent moins de distinction entre les deux chants proposés.

Cette expérience nous permet de montrer que non seulement les femelles peuvent évaluer leur propre condition physique, mais aussi qu'elles ont la capacité d'ajuster leurs réponses en fonction de celle-ci. D'un point de vue évolutif, cette information permet de mieux comprendre comment, au cours de la période de reproduction, les meilleures femelles peuvent s'accoupler avec les meilleurs mâles chanteurs. Ainsi, par le biais de l'hérédité, un processus de ce type peut conduire à isoler les meilleurs individus et participer activement à la sélection naturelle.

La variété et la complexité du chant des oiseaux ne seraient donc pas dues au hasard mais seraient, au contraire, le fruit des interactions entre des processus évolutifs complexes. Peu à peu, les pressions évolutives, exercées en partie par les femelles, ont modifié la morphologie, l'anatomie et la physiologie des oiseaux chanteurs. Elles ont, par la même occasion, modifié en profondeur l'ensemble de notre environnement acoustique, puisque, aussi bien en ville qu'à la campagne, rares sont les lieux qui ne soient pas, au moins temporairement, égayés par le chant d'un rouge-gorge ou d'un rossignol.

Références bibliographiques

- [1] Catchpole CK, Slater PJB (1995) *Bird song, biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- [2] Darwin C (1871) *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- [3] Zahavi A (1975) *Mate selection - a selection for a handicap*. *Journal of theoretical Biology* 53:205-214
- [4] Maynards Smith J, Harper D (2003) *Animal signals*. Oxford university Press, Oxford.
- [5] Krebs JR (1977) *Song and territory in the great tit Parus major*. In: Stonehouse B, Perrins CM (eds) *Evolutionary ecology*. Macmillan, London, pp 47-62.
- [6] Peek FW (1972) *An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird*. *Animal Behaviour* 20:112-118.
- [7] Eriksson D, Wallin L (1986) *Male bird song attracts females - a field experiment*. *Behavioral ecology and sociobiology* 19:297-299.
- [8] Amrhein V, Korner P, Naguib M (2002) *Nocturnal and diurnal singing activity in the nightingale: correlation with mating status and breeding cycle*. *Animal Behaviour* 64:939-944
- [9] Rehsteiner U, Geisser H, Reyer H-U (1998) *Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference*. *Animal Behaviour* 55:1471-1481.
- [10] Ballentine B, Hyman J, Nowicki S (2004) *Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test*. *Behavioral ecology* 15:163-168.
- [11] Vallet E, Kreutzer M (1995) *Female canaries are sexually responsive to special song phrases*. *Animal Behaviour* 49:1603-1610.
- [12] Podos J (1996) *Motor constraints on vocal development in a songbird*. *Animal Behaviour* 56:1061-1070.
- [13] Kipper S, Mundry R, Sommer C, Hultsch H, Todt D (2006) *Song repertoire size is correlated with body measures and arrival date in common nightingales, Luscinia megarhynchos*. *Animal Behaviour* 71:211-217.
- [14] Ballentine B (2009) *The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrows, Melospiza georgiana*. *Animal Behaviour* 77:973-978.
- [15] Nagle L, Kreutzer M (1997) *Adult female domesticated canaries can modify their song preferences*. *Canadian journal of zoology* 75:1346-1350.
- [16] Pasteau M, Nagle L, Kreutzer M (2007) *Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (Serinus canaria)*. *Behaviour* 144:1103-1118.
- [17] Cotton S, Small J, Pomiankowski A (2006) *Sexual selection and condition-dependent mate choice*. *Current biology* 16:R755-R765.
- [18] Slagsvold T, Lifjeld JT, Stendmark G, Breiehagen T (1988) *On the cost of searching for a mate in female pied flycatchers Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour* 36:433-442.
- [19] Trivers RL (1972) *Parental investment and sexual selection*. In: Campbell (ed) *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Aldine, Chicago, pp 136-179
- [20] Fisher RA (1930) *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford
- [21] Draganoiu T, Nagle L et Kreutzer M (2002). *Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (Serinus canaria) song*. *Proc. Soc. Lond. B* 269:2525-2531.