

Le chant des oiseaux : un mode de communication sophistiqué

Thierry Aubin, Fanny Rybak et Hélène Courvoisier
 Equipe Communications Acoustiques - CNRS
 UMR 8195
 Centre de Neurosciences
 Université Paris Sud
 91405 Orsay Cedex
 E-mail : cnps@u-psud.fr

Des cris et des chants

Dans l'ensemble du règne animal, la communication acoustique s'est uniquement développée chez les Arthropodes et les Vertébrés. Elle est rapide et ne laisse pas de trace. En cela, elle supplante les communications olfactives. Elle demeure efficace en milieux encombrés d'obstacles ou faiblement éclairés et donc surpasse à ce niveau les communications visuelles. Enfin, elle ne nécessite pas que les individus se touchent, contrairement aux communications tactiles. Pour ces raisons, ce mode de communication s'est développé de façon très importante chez les animaux capables de se déplacer rapidement en trois dimensions et/ou vivant en conditions diurnes ou faiblement éclairées (insectes ailés, poissons, amphibiens, oiseaux, chiroptères, cétacés). Parmi les Vertébrés, les oiseaux sont sans conteste les animaux qui utilisent le plus ce mode de communication. En effet, les vocalisations qu'ils échangent jouent un rôle fondamental dans l'accomplissement de leurs fonctions vitales : identification, positionnement dans l'espace, coordination des activités de groupe, avertissement d'un danger, intimidation, indication d'états émotionnels. On a coutume de distinguer chez les oiseaux deux catégories d'émission acoustique : les cris et les chants.

Les cris assurent des fonctions extrêmement variées (contact, alarme, quémante alimentaire etc.) et sont émis toute l'année aussi bien par les mâles que par les femelles. Les chants, quant à eux, ont une fonction territoriale et sont émis durant la période de reproduction, généralement uniquement par les mâles. Contrairement aux cris, souvent constitués d'une seule unité sonore, les chants sont composés d'une succession d'unités sonores organisées suivant un certain ordre (figure 1). Cette organisation est hiérarchisée en notes (un son continu élémentaire), syllabes (combinaison unique de 2 ou 3 notes systématiquement associées) et phrases (combinaison de syllabes, répétée dans le chant). Avec les chants, on peut parler d'une organisation syntaxique dont les règles de combinaison sont propres à chaque espèce.

Les chants : des signaux appris

Si on se réfère aux vocalisations, on peut distinguer deux catégories d'oiseaux : ceux qui produisent des signaux acoustiques de façon innée et ceux qui apprennent à les produire. Parmi les quelque 10 000 espèces d'oiseaux recensées, 4 000 appartiennent à la deuxième catégorie.

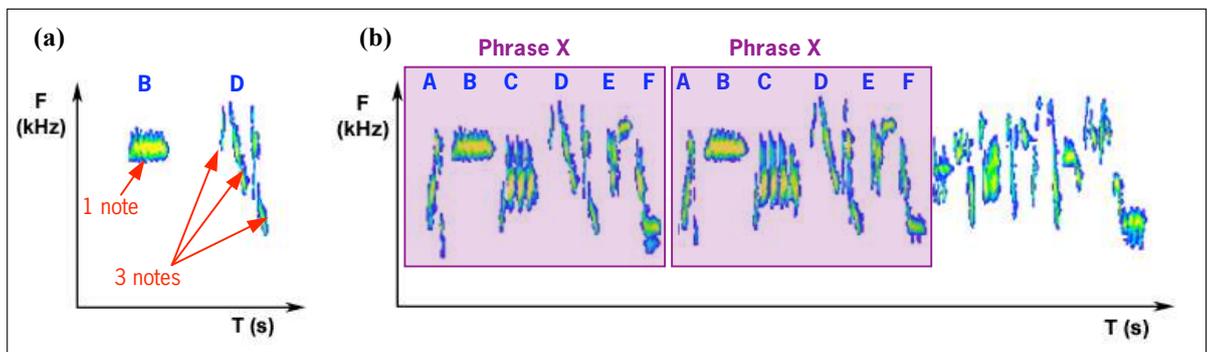


Fig. 1 : Spectrogramme de chant de l'alouette des champs (*Alauda arvensis*).

(a) Exemple d'une syllabe simple (B) – composée d'une seule note – et d'une syllabe complexe (D) – composée de plusieurs notes.
 (b) Extrait de chant constitué par une succession de syllabes. Les syllabes peuvent être organisées en séquences répétées à l'intérieur d'un même chant ou dans deux chants différents, comme par exemple la phrase X.

Ce sont les oiseaux chanteurs, encore appelés Oscines. Ces oiseaux, appartenant tous à l'ordre des Passériformes, apprennent, par imitation d'un tuteur, un type de vocalisation : le chant. Parmi ces oiseaux susceptibles d'apprendre leur chant, il faut encore distinguer deux catégories :

- les «*age-limited learners*» qui apprennent à construire leur chant pendant une période limitée de leur vie, correspondant aux premières semaines suivant leur éclosion, et
- les «*open-ended learners*» qui sont capables de modifier leur chant et d'acquérir de nouvelles notes et syllabes toute leur vie. Quel que soit le processus, cet apprentissage a une conséquence : Comme le chant se transmet par tradition orale entre les tuteurs (généralement les pères) et les pupilles (généralement les fils) et que la copie n'est jamais parfaite d'une génération à l'autre, des dérives acoustiques des chants se produisent entre des zones géographiques différentes, conduisant à l'apparition de ce que l'on a appelé des dialectes. Ainsi, les chants d'une même espèce peuvent différer d'une région à l'autre (figure 2). Lorsque cette différence porte sur une zone géographique limitée, comme de part et d'autre d'un fleuve ou entre deux forêts, on parle de micro-dialecte et lorsque la zone géographique est plus importante, d'une région ou d'un pays à l'autre, on parle de macro-dialecte ou simplement de dialecte. Tout comme l'homme, les oiseaux peuvent donc avoir des accents régionaux.

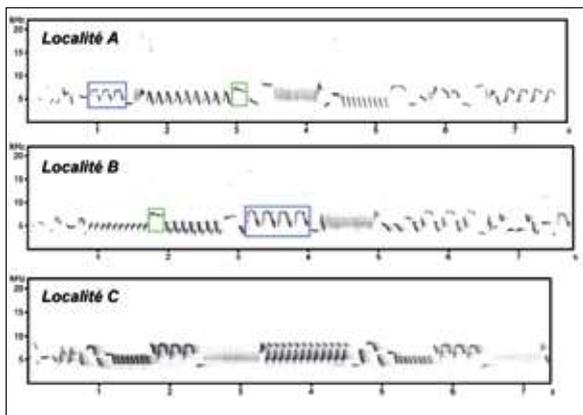


Fig. 2 : Chants territoriaux de 3 mâles troglodytes (*Troglodytes troglodytes*) établis dans 3 localités différentes (notées A, B et C), espacées de quelques kilomètres. Les chants sont de même durée et dans la même gamme de fréquences, mais on peut remarquer que le type de syllabes utilisées varie selon les localités. Certaines syllabes peuvent aussi être communes (exemples encadrés en couleur) mais leur enchaînement ou leur position dans le chant varie.

Les messages du chant

Lorsqu'un oiseau chante, il véhicule simultanément différents messages. Le premier message du chant tient à sa fonction : attirer les femelles de l'espèce dans le territoire et repousser les autres mâles. Avec son chant, l'oiseau revendique donc la propriété d'une parcelle de terrain qu'il occupe. En chantant, il délivre également d'autres informations importantes qui sont les informations spécifiques, régionales, de groupe, individuelles ainsi qu'une information sur son état émotionnel. Avec ce signal, l'oiseau laisse également passer une information que l'on pourrait qualifier de passive ou d'involontaire : sa position dans l'espace.

Ainsi, un rouge-gorge, lorsqu'il chante délivre simultanément plusieurs messages que l'on pourrait, sans anthropomorphisme excessif, traduire par : «*J'appartiens à l'espèce rouge-gorge, je suis originaire du Bassin Parisien, j'appartiens au groupe du Jardin du Luxembourg, je m'appelle Edouard et je suis très motivé pour défendre le territoire que j'occupe avec ma femelle et qui est situé à gauche du bassin*».

Il y a enfin une autre information involontaire délivrée par le chanteur : elle concerne son état physiologique. La nature des notes et syllabes ou leur variété informerait la femelle de «l'état de santé» ou de l'expérience du mâle. Par exemple, certains mâles canari sont capables de produire des syllabes qualifiées de «sexy». Des chants contenant ces syllabes sexy se sont révélés plus aptes à déclencher chez les femelles des postures de sollicitation à l'accouplement que des chants qui en sont dépourvus. Ces syllabes présentent des caractéristiques acoustiques particulières : une modulation de fréquence importante sur un temps très court. Ces caractéristiques en feraient des sons difficiles à produire et qui ne pourraient donc être émis que par des mâles expérimentés. D'autres expériences menées chez d'autres espèces ont montré que les femelles préféraient des mâles capables d'introduire beaucoup de variété dans leurs chants. Les femelles seraient donc attirées par les chanteurs virtuoses.

L'étude des codes

Comment peut-on décoder les différents niveaux d'information véhiculés par le chant ? Tout simplement, en analysant le signal puis en interrogeant les individus. Une première étape pourrait être de soumettre différents signaux enregistrés à des réseaux neuronaux. Que nous apprend ce type d'analyse ? Simplement que sur une base purement acoustique, il est possible de distinguer des espèces, des groupes ou des individus. Pour aller plus loin et en particulier pour déterminer les paramètres acoustiques susceptibles de porter une information spécifique, de groupe ou individuelle, il faut effectuer d'autres types d'analyses. Une des plus classiques consiste à comparer les variances des paramètres acoustiques au sein des signaux. Ce calcul des variances peut s'effectuer sur l'ensemble des paramètres acoustiques pris en compte (cas des analyses discriminantes ou des analyses en composantes principales) ou paramètre par paramètre (cas des coefficients de variation). Par exemple, dans ce dernier cas, si l'on veut savoir si un paramètre est susceptible de porter une information individuelle dans le chant d'une espèce donnée, on va comparer la variation de ce paramètre dans les différents chants émis par un individu à celle de ce même paramètre dans les chants d'un ensemble d'individus jugé représentatif de l'espèce. Si la variation individuelle est très inférieure à la variation de la population, on peut en déduire qu'il y a une possibilité de signature individuelle au niveau de ce paramètre. Cependant, si par l'analyse on peut détecter des potentialités de signatures (spécifiques, de groupe, individuelles) pour un certain nombre de paramètres, cela ne nous indique pas quels sont ceux utilisés réellement par l'oiseau. Pour le savoir, il faut lui poser des questions par l'intermédiaire de leurres acoustiques. Qu'est ce qu'un leurre acoustique ? C'est un signal naturel (ici un chant) dans lequel un ou plusieurs paramètres acoustiques ont été modifiés.

Ce signal modifié est ensuite émis par un haut-parleur sur le territoire de l'oiseau testé. Sa réponse est comparée à celle qu'il développe vis-à-vis de l'émission d'un chant naturel, donc non modifié. Si les réponses diffèrent, c'est que l'on a modifié un ou plusieurs paramètres clés du codage de l'information. Ainsi, par succession de questions-réponses on arrive à «craquer» les codes porteurs d'information et c'est l'animal qui nous fournit la solution. Les leurres acoustiques sont construits soit par synthèse destructive, en modifiant un ou plusieurs paramètres du signal naturel (par filtration sélective, démodulation, etc), soit par synthèse constructive, en partant d'un signal simple sur lequel on applique peu à peu les différentes caractéristiques acoustiques du chant testé. Quant aux échelles éthologiques de réponses, elles sont établies sur la base de comportements quantifiables comme le nombre de chants émis en réponse au signal diffusé, la distance d'approche au haut-parleur, la rapidité de cette approche.

Des codes imbriqués

Comme évoqué plus haut, un chant véhicule différents messages et à chacun de ces messages correspond donc un code particulier. Le premier code du chant est le code spécifique. C'est ce code qui permet à un oiseau d'être reconnu acoustiquement en tant que membre d'une espèce et donc de n'attirer que les femelles et de ne repousser que les mâles appartenant à son espèce. Ainsi, en règle générale, un chant émis par une espèce donnée n'induit pas de réactions chez une autre espèce. Pour le codage spécifique, les oiseaux utilisent presque toujours des règles simples. Ainsi, l'alouette des champs possède un des chants les plus complexes parmi les oiseaux, avec un nombre moyen de syllabes différentes estimé à plus de trois cents. Pourtant, nous avons pu montrer, par des expériences de diffusion, que le codage spécifique chez cette espèce reposait uniquement sur un rythme son-silence particulier et non sur la nature des syllabes et leur syntaxe. Par exemple, si l'on remplace chaque note d'alouette par une note de troglodyte de même durée, le chant sera malgré tout reconnu en tant que chant de l'espèce par l'alouette et déclenchera des réactions territoriales aussi intenses qu'un chant spécifique, simplement parce que le rythme son-silence a été respecté. Les autres formes de codage sont par contre basées sur des règles plus complexes. Ainsi, toujours chez l'alouette, le codage de l'appartenance à un groupe repose sur des séquences de 6-7 syllabes différentes s'enchaînant suivant une syntaxe précise et partagées par l'ensemble des individus du groupe. Comment cela a-t-il été démontré ? Par une expérience simple : lorsque l'on émet à une alouette le chant d'un de ces voisins, signal qu'elle a appris à connaître, elle répond habituellement seulement par un chant. Par contre, si on lui diffuse le chant d'un oiseau qu'elle ne connaît pas, un «étranger», elle s'approche de la source sonore en cherchant à chasser l'intrus. Ce comportement sélectif observable chez de nombreuses espèces, a été décrit sous le nom de «*dear enemy effect*» : les individus connus établis dans des territoires voisins représentent une menace moins forte que des individus étrangers inconnus potentiellement à la recherche d'un territoire.

Dans notre expérience, nous avons rajouté dans le chant d'un étranger les séquences de syllabes partagées par tous les individus voisins du groupe (figure 3). Ce chant «chimérique» était diffusé à un oiseau de ce même groupe : Il n'y a pas eu déclenchement d'une réponse agressive. Cette manipulation a donc suffi pour que l'oiseau testé considère ce chant comme appartenant à un individu du groupe. En ce qui concerne le codage de l'identité individuelle, il repose sur des règles encore plus précises. Comme pour la signature de groupe, la signature individuelle peut être basée sur une séquence de syllabes mais avec cette fois un ordre d'enchaînement unique et non partagé avec d'autres individus. De plus, certaines des syllabes, par leur forme de modulation de fréquence et/ou d'amplitude, peuvent être uniques et n'appartenir qu'au répertoire d'un seul individu.

Le chant des oiseaux présente ainsi une ségrégation des informations basée sur différents niveaux de codage.

Des codes adaptés à leurs fonctions et à l'environnement

Les chants sont émis dans des milieux physiques et biologiques qui vont les transformer. Au cours de leur propagation dans l'environnement, ils vont subir des fluctuations d'amplitude, des filtrations fréquentielles sélectives et des traînées. Ces modifications peuvent être évaluées par une expérience simple : un chant à étudier est émis depuis un haut-parleur et ré-enregistré après transmission dans l'environnement. Haut-parleur et microphone, représentant les oiseaux émetteur et récepteur, sont positionnés à des distances et des hauteurs représentatives de situation naturelle. Pour quantifier les modifications induites par le milieu, on compare le signal témoin réenregistré à proximité du haut-parleur (1 m par exemple) avec ceux réenregistrés à plus longue distance (25, 50 et 100 m par exemple). On peut alors associer les résultats des expériences de propagation à ce que l'on connaît sur les codes. On s'aperçoit ainsi que les informations «publiques» devant être transmises à longue distance comme l'identité spécifique sont portées par des paramètres résistants à la propagation. Celles plus confidentielles destinées à un auditoire restreint, comme l'identité individuelle et l'identité de groupe, sont codées avec des paramètres plus sensibles à la dégradation. Par exemple l'alouette utilise les rythmes son-silence, peu sensibles aux dégradations en milieu ouvert, pour coder l'information spécifique destinée à attirer de loin les femelles et elle utilise la syntaxe des syllabes, codage plus fin et plus sensible aux dégradations, pour les communications de proximité destinées au groupe de ses voisins. En résumé, la communication acoustique des oiseaux intègre les contraintes imposées par le milieu en adaptant les codes à leurs fonctions. Cette adaptation des codes aux différents environnements conduit parfois à des phénomènes de convergence sonore pour des oiseaux partageant le même habitat. Ainsi pour communiquer loin en forêts tropicales, de nombreuses espèces d'oiseaux utilisent généralement des syllabes graves, peu modulées en fréquences et émises suivant un rythme régulier.

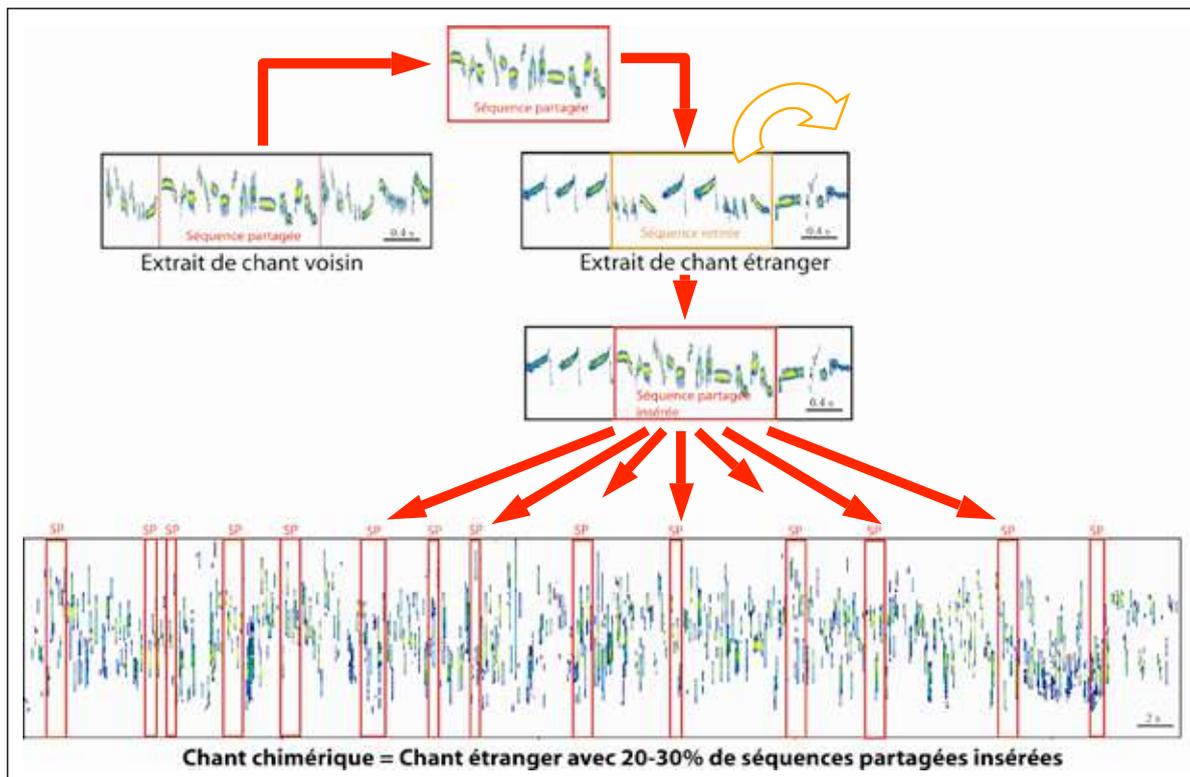


Fig. 3 : Construction d'un chant chimérique d'alouette. Les individus voisins d'un même groupe partagent des séquences de syllabes dans leurs chants. Ces séquences partagées par l'ensemble des individus sont insérées artificiellement dans le chant d'un individu étranger

Les aires cérébrales du chant

Ces différentes performances vocales des oiseaux ne seraient pas possibles sans un développement très important d'aires cérébrales adaptées à la production et à la réception des sons. Ces aires cérébrales spécialisées dans la production et la réception du son sont appelées les noyaux du chant. Ces noyaux correspondent en fait aux corps cellulaires de neurones concentrés dans des régions particulières du cerveau des oiseaux chanteurs. Certains noyaux appartiennent aux voies sensibles, d'autres aux voies motrices et enfin d'autres aux voies de l'apprentissage. Leurs localisations dans le cerveau sont maintenant bien connues, mais ce qui a fait leur « renom », c'est le fait que ces noyaux apparaissent et disparaissent au fil des saisons. Schématiquement, chez les mâles, ces noyaux sont réduits pendant la période automne-hiver et étendus au printemps et en été. Leur état de développement est lié à des taux de sécrétion hormonale, eux-mêmes sous la dépendance des durées relatives jour-nuit. Une des conséquences des réductions de la dimension des noyaux est que les oiseaux ne peuvent produire hors de la période de reproduction, en automne-hiver, que des chants très incomplets. Ces disparitions-réapparitions de neurones suscitent bien entendu beaucoup d'intérêt scientifique en regard des maladies neuro-dégénératives et des possibilités de récupérations neuronales et fonctionnelles.

Références bibliographiques

- Catchpole C. K. & Slater P.J.B. (ed.), 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge University Press, 348 p.
- Marler P. & Slabbekoorn H. (ed.), 2004. *Nature's Music. The Science of Birdsong*. San Diego: Elsevier Academic Press, 513 p.
- Dossier Hors-Série Pour la Science, 2002. *La Communication animale*
- Dossier Hors-Série Science et Avenir, 2002. *Paroles Animales*