

**LA TRANSMISSION DU CHANT
CHEZ LE PINSON DES ARBRES *Fringilla c. coelebs* :
PHASE SENSIBLE ET RÔLE DES TUTEURS CHEZ LES OISEAUX CAPTIFS**

Maxime METZMACHER

Apprenticeship plays a key role (THORPE 1954) in the way song pattern develops in the Chaffinch. In the experiments conducted and related here by Léon HAKIN, the rearing of young Chaffinches in the presence of adults of the same species suggests that :

- learning of song can be relatively precise; the young imitate the song(s) heard from its "teacher" during this period. This confirms experiments done by other researchers under different conditions (SLATER & INCE 1982, THIELCKE & KROME 1989). Some differences may however occur, particularly the form of the reproduced syllables and their rhythm of emission.

- during its second calendar year, a bird placed in a new sound atmosphere can acquire new phrases and, apparently, forget its previous repertory.
- certain young birds build up their repertory by copying phrases from different individuals and copy many of them for fixing the tempo of their song.

The aim of this discussion is to find the characteristics of the susceptible phase, the importance of social interactions on the process of song apprenticeship, the building of a repertory and the formation of dialects.

In the last two phenomena a process of dynamic and selective restructuration appears to be implied.

INTRODUCTION

Au 18^{ème} siècle, le baron PERNAU (1768, in THIELCKE 1988) découvrait l'importance de l'apprentissage dans l'ontogenèse du chant chez le Pinson des arbres. Plus récemment, un pinsonnier wallon, GRÉVENDAL (1933, 1948) soutenait que « *le pinson ne s'assimilera un chant déterminé que lorsqu'il est jeune. Un vieil oiseau est rebelle à toute éducation de ce genre* ». Pour NOTTEBOHM (1989) cependant, « *W. THORPE, de l'Université de Cambridge, fut le premier à démontrer l'importance de l'imitation lors de l'apprentissage du chant des oiseaux* ». Il fut sans doute le premier à l'avoir prouvé, sonagrammes à l'appui. Mais les pinsonniers connaissaient depuis longtemps cette capacité et l'utilisaient à leur profit pour « améliorer » ou orienter le répertoire de leurs chanteurs (GRÉVENDAL 1933, 1948). BUFFON lui-même (1852) y fait d'ailleurs allusion et rapporte, apparemment sans l'avoir vérifié, que « *Si l'on met un*

jeune pinson, pris au nid, sous la leçon d'un serin, d'un rossignol, etc., il se rendra propre le chant de ses maîtres, on en a vu plus d'un exemple... ». L'origine du savoir et du savoir-faire de ces oiseaux est sans doute liée au développement des concours de chant de pinsons. Ces connaissances pourraient alors être très anciennes : certains écrits mentionnent, en 1627 déjà, l'existence d'une gilde des pinsonniers à Ypres, dans les Flandres, et, dès 1595, l'organisation de concours de chants (RUELLE 1988, pp. 65 et 66).

De ses expériences, THORPE (1954, 1958a et b) avait conclu que les jeunes oiseaux apprennent leurs chants au cours des treize premiers mois de leur vie, et leurs structures fines vers 11-12 mois. Plus récemment, SLATER & INCE (1982), THIELCKE & KROME (1989) ont montré que, chez ces jeunes, ces raffinements pouvaient déjà être acquis l'année de leur naissance, soit de nombreux mois avant qu'ils ne commencent eux-mêmes à chanter. Leurs observations corroborent ainsi celles de PERNAU

(1768, in THIELCKE 1988), qui aborda les questions relatives aux périodes sensibles d'apprentissage, et celles de GRÉVENDAL, qui déclara (1933, 1948) : « *Un pinsonnier, qui voudra faire des élèves ne se servira jamais de jeunes de la première nichée.* » Ceux-ci « *ne deviendraient en effet jamais des chanteurs d'élite, étant donné qu'ils auront déjà pris le chant du père qu'ils ont entendu ramager aux abords du nid.* »

Dans les expériences de THORPE, de SLATER & INCE, de THIELCKE & KROME, les oiseaux étaient « éduqués » à l'aide d'enregistrements sur bande magnétique. Cette situation diffère sensiblement - faut-il le souligner - des conditions naturelles, où les interactions sociales sont nombreuses, notamment au début du cantonnement (MARLER 1956). Et, chez plusieurs espèces, ces interactions semblent influencer divers aspects de l'acquisition du chant. Les jeunes Diamant mandarin *Taenopygia guttata*, par exemple, semblent préférer les chants du tuteur qui est le plus agressif à leur égard (CLAYTON 1988), ou avec lequel existent de forts liens personnels (IMMELMAN 1969). De leur côté, les jeunes Bruant à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys*, au moment où ils se cantonnent, peuvent encore s'approprier le chant de leurs voisins et modifier ainsi - et parfois très rapidement - leur répertoire vocal (PETRINOVICH & BAPTISTA 1987).

Actuellement, certains pinsonniers utilisent encore des tuteurs vivants pour entraîner leurs jeunes chanteurs. Dans ce cas, les conditions expérimentales sont moins contrôlées que dans un véritable laboratoire. Mais à cause de cela, ou peut-être grâce à cela, se rapprochent-elles davantage des conditions naturelles. Et comme PRIGOGYNE & STENGERS (1979) l'ont fait remarquer : « *nous devons apprendre également à respecter les autres approches intellectuelles, que ce soient les approches traditionnelles, des marins et des paysans (...). Nous devons apprendre non plus à juger la population des savoirs, des pratiques, des cultures produites par les sociétés humaines, mais à les croiser, à établir entre eux des communications inédites (...).* »

En juillet 1987 et 1988, le pinsonnier L. HAKIN m'a transmis quelques-unes de ses observations et m'a permis d'enregistrer les résultats d'une série de ses expériences relatives à

l'apprentissage du chant chez le Pinson des arbres. Cette note, qui en est simplement le compte-rendu, tentera d'apporter de nouveaux éléments de réponse aux questions suivantes :

- 1) à quel moment et pendant combien de temps, l'apprentissage du chant a-t-il lieu chez cette espèce ?
- 2) les jeunes pinsons soumis à l'influence de tuteurs vivants reproduisent-ils fidèlement la (les) phrase(s) entendue(s) ?

Dans ce contexte, cette note tentera aussi de confronter les observations des pinsonniers aux connaissances scientifiques contemporaines, bref, de croiser ces différentes approches.

SUJETS ET MÉTHODES

L'élevage de pinsons captifs, et les expériences concernant l'apprentissage du chant chez les jeunes, ont eu lieu à Soumagne, près de Liège, en 1987 et 1988, sous la conduite de Léon HAKIN (L.H. dans la suite du texte). Les oiseaux destinés à servir d'élèves (désignés par la lettre E suivi d'un chiffre) ont été capturés en automne lors des passages migratoires, bagués à l'aide d'une bague numérotée et placés en volières. Afin d'obtenir des jeunes nés en fin de saison de reproduction, ils ont été choisis parmi les juvéniles présentant une mue incomplète des couvertures primaires (SVENSON, 1975). Avant qu'ils ne commencent à chanter, au mois de mars, ces sujets, comme leurs professeurs (P1, P2,...), furent transférés en cages individuelles. Celles-ci, réparties en plusieurs groupes (leur composition sera présentée avec les résultats), furent placées dans différentes chambres éclairées par la lumière du jour. Comme il ne s'agissait pas de chambres anéchoïques, l'isolement acoustique des différents groupes n'était pas parfait. A partir du mois de juin, par beau temps, tous ces oiseaux encagés individuellement étaient installés à l'extérieur du bâtiment, sur différents murs. Dans ces cages dites d'exposition (dimensions : 40 cm x 15 cm x 30 cm), ils disposaient d'eau et de graines à volonté. La devanture grillagée de ces cages était par ailleurs recouverte d'un linge blanc : il était dès lors possible d'enregistrer son occupant dans son environnement familial sans le déranger.

A Soumagne, dans les premières quinzaines de juillet 1987 et 1988, et dans ces conditions, j'ai enregistré « élèves » et « professeurs », chez ce pinsonnier. Pour caractériser les phrases émises par ces oiseaux, j'ai utilisé les onomatopées wallonnes de leurs dernières syllabes (GRÉVENDAL 1933, 1948). Par exemple : *ruidju* (RD, FIG. 2), *ruhîdju* (RHD, fig. 3), *vîdjuidistroadju* (VDD, FIG. 4).

Matériel d'enregistrement et d'analyse

Microphone.— Les enregistrements ont tous été réalisés à l'aide d'un microphone directionnel de marque Sennheiser, type ME88, tenu à bout de bras au niveau de la cage et perpendiculairement à sa face grillagée.

Magnétophone.— Un magnétophone Uher 4400 Report Stereo, à la vitesse de défilement de 19 cm/s sur bande BASF, a été utilisé tant pour les enregistrements que pour leur reproduction lors des analyses.

Sonographe.— Les phrases enregistrées ont été analysées à l'aide d'un sonographe de la Kay Electric Company, modèle 7029 A, dans la gamme de fréquence de 80 à 8000 Hz (sélecteur de bande en position « wide » passe-bande de 300 Hz et échelle de fréquence linéaire).

Ces analyses ont permis notamment de confirmer l'identification, réalisée d'abord à l'ouïe (celle des pinsonniers, à cet égard, est particulièrement exercée) des syllabes finales (RD, RHD, VDD) des différents types de phrases.

Terminologie

La terminologie employée pour décrire les vocalisations sonores peut varier sensiblement d'un auteur à l'autre (LEROY, 1979 ; p. 45, 46). Dans la mesure du possible, j'ai utilisé les termes employés par SLATER & INCE (1979), JENKINS & BAKER (1984), THIELCKE & KROME (1989), dans leurs travaux sur le Pinson des arbres.

Note ou élément.— « plus petit fragment acoustique individualisé ne comportant pas de silences en son sein » (BRÉMOND 1968), même décelables sur tracés. Partie d'une syllabe.

Syllabe ou figure.— Son produisant une impression unique et distincte.

Section.— Partie cohérente d'une phrase constituée d'une succession de syllabes de même structure. Quand leurs syllabes sont fortement et rapidement modulées en fréquence (ce qui est le

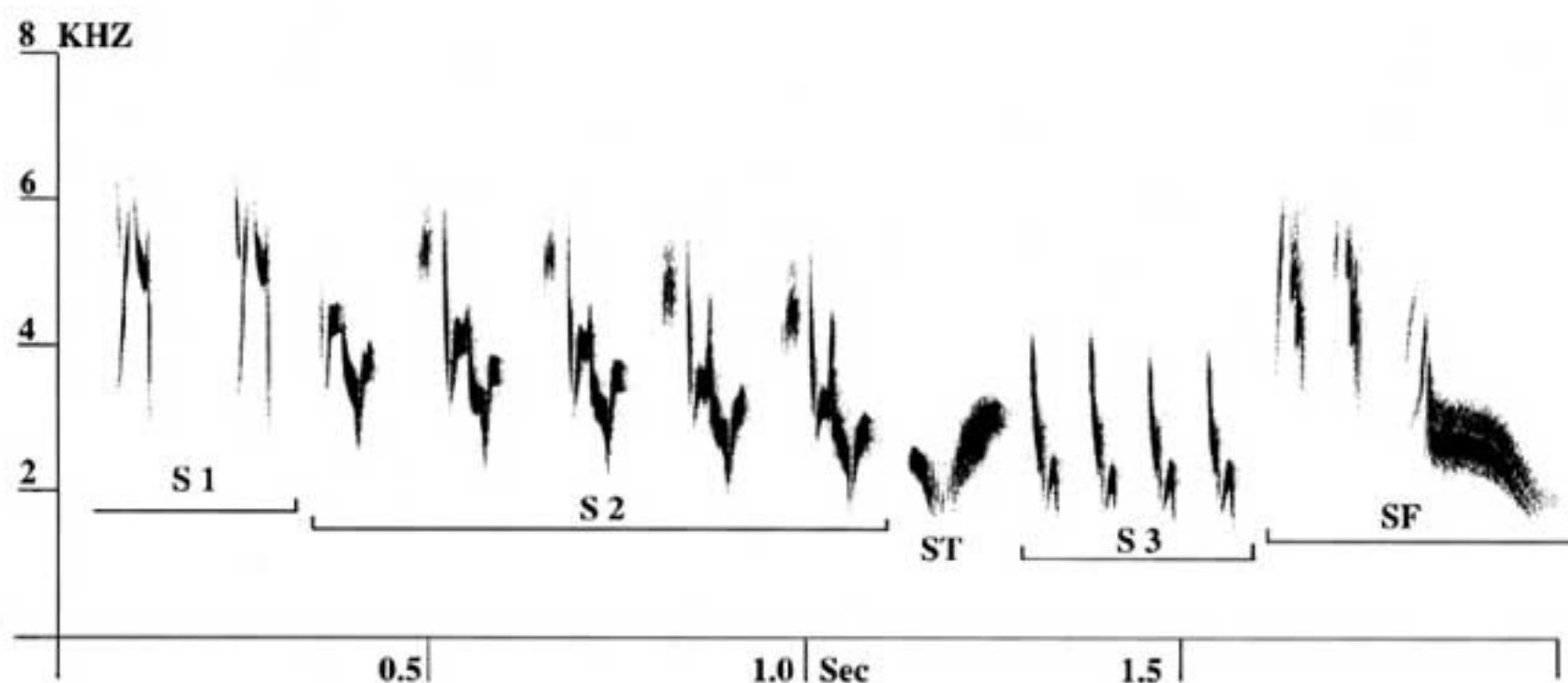


FIG. 1.— Sonagramme d'une phrase de Pinson des arbres présentant les termes employés dans cet article. S1, S2, S3 constituent trois sections ; elles se composent de syllabes répétées. ST est une syllabe de transition et SF représente la section finale.

Sonagram of a phrase of a Chaffinch presenting the terms used in the text. S1, S2, S3 constitute three sections, composed of repeated syllables. ST is a transition syllable and SF represents the final section.

cas chez le pinson), les auteurs anglo-saxons qualifient souvent cette succession de *trill*.

Phrase ou strophe.— Émission vocale découpée en sections bien différenciées.

Chant.— Émission vocale « composée d'une succession de phrases, séparées par des silences en général plus longs que les phrases elles-mêmes » (CHAPPUIS, com. pers.).

Caractéristiques générales des phrases.— Ces caractéristiques sont décrites à partir des travaux de THORPE (1954), de HINDE (1958), NOTTEBOHM (1968), SLATER & INCE (1979), SLATER *et al.* (1984), JENKINS & BAKER (1984), et de mes observations.

La phrase complète du Pinson des arbres, qui dure environ 2.5 secondes, est ainsi constituée d'une série de syllabes situées pour l'essentiel entre 2 et 8 KHz (FIG. 1). Cette série est d'habitude découpée en plusieurs sections (de une à cinq, soit S1, S2...) de fréquence progressivement décroissante, et une section finale (SF ; *end phrase, terminal flourish*, en anglais ; *Überschlag*, en allemand) formée d'un lot de syllabes plus hétérogènes. Entre les différentes sections, on trouve parfois une (ou deux) syllabe(s) de forme particulière que nous qualifierons de syllabe de transition (soit ST, *transitional syllabe*, en anglais ; *Einzelsilbe*, en allemand). Chaque répertoire individuel, enfin, présente de une à six phrases de ce type. Ces phrases se développent progressivement à partir d'un pré-chant de durée variable, contenant des syllabes à large bande de fréquence, et dépourvu de section finale. On peut l'entendre à la fin de l'été puis, à nouveau, au printemps suivant (voir MARLER 1956 pour une description plus détaillée des caractéristiques et des modalités d'émission de cette forme de chant).

RÉSULTATS

Groupe E 1 - P1.— L'oiseau E1 a été mis en présence du professeur P1 qui possédait deux finales différentes dans son répertoire : une de type RD (ruidju) et une de type VDD (vîdjuidistroadju). Il reproduisit régulièrement les deux finales. Comme la figure 2 nous l'indique dans le cas de RD, les écarts les plus marqués par rapport

au modèle concernent la forme des syllabes des deux premières sections et le rythme d'émission des syllabes de la troisième section (il est plus lent chez E1 que chez P1). Dans ces deux premières sections, les syllabes de E1 présentent aussi une plus grande amplitude des variations de fréquence. Le nombre de syllabes, quant à lui, présente souvent des variations intra-individuelles (SLATER & INCE 1982 ; THIELCKE & KROME 1989 ; obs. pers.) : cette source de variation peut expliquer les différences observées à ce niveau.

Groupe E2, E3, E4 - P2, P3.— Ces trois individus ont été mis ensemble en présence du chant de P2, qui émettait une phrase à finale de type RHD (ruhîdju), et de P3, dont la finale est de type VDD (vîdjuidistroadju). Les trois élèves ont acquis la même phrase, comportant la finale RHD, mais E4 fut apparemment le seul qui chanta au moins une fois la phrase à finale VDD, phrase qu'il exprima régulièrement l'année suivante. Comme le montre la figure 3, cet élève se distinguait encore des deux autres au niveau du rythme : il débitait sa phrase à une cadence plus rapide en raccourcissant les syllabes et les intervalles inter-syllabiques. Cela se remarquait fort bien à l'ouïe et constituait un caractère particulier du comportement vocal de cet oiseau. À part cela, les copies des trois élèves présentaient de fortes similitudes, en particulier entre E2 et E3.

Groupe E5 - P4.— Le professeur P4 du pinson E5 chantait deux phrases, l'une à finale VDD (vîdjuidistroadju) et l'autre à finale RD (ruidju). E5 apprit seulement la première de celles-ci.

À des fins esthétiques (le pinsonnier espérait que son oiseau lancerait un chant à son goût, mieux articulé), la phrase à finale VDD a été diffusée (parallèlement au P4 naturel) par un magnétophone, à une vitesse ralentie, donc avec abaissement des fréquences. L'élève a conservé les fréquences du P4 naturel, mais a réduit légèrement le rythme de l'émission. Il semble aussi avoir modifié la forme de certaines syllabes : les syllabes S2 ne figurent ni dans la phrase de P4, ni dans sa copie à vitesse ralentie. Leur forme semble cependant apparentée à celle des syllabes de la section S1. Ceci laisse supposer que l'élève peut innover, mais dans un certain cadre.

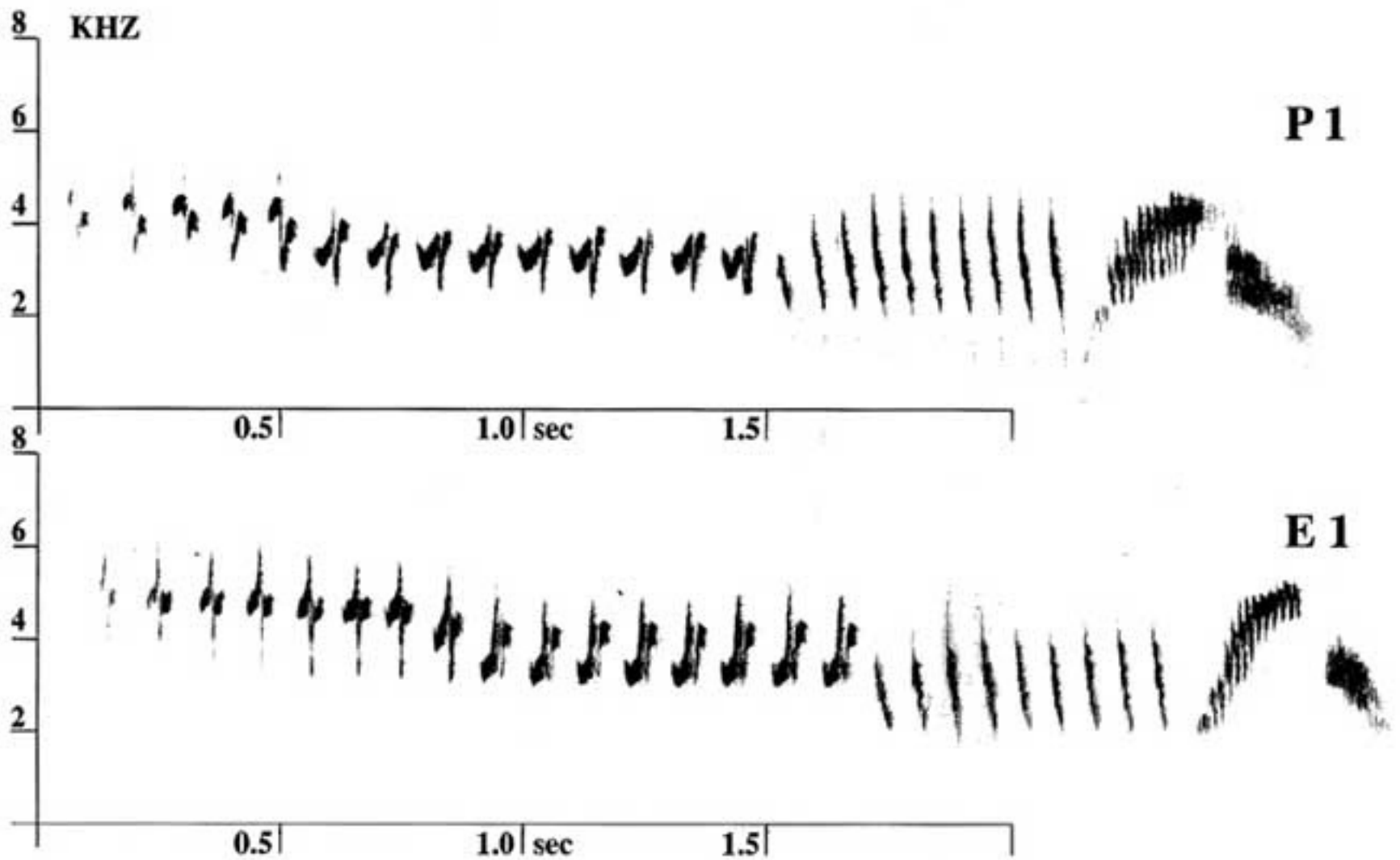


FIG. 2.— Comparaison d'une phrase émise par le « professeur » P1 et reproduite par l'« élève » E1 (phrase de type RD ; la section finale présente deux syllabes).

Comparison of a phrase given by the "teacher" P1 and reproduced by the "pupil" E1 (an RD type phrase; the final section has two syllables).

Observations complémentaires.— Un pinson capturé en automne, soit E6, émettait au début du printemps une phrase différente de celles produites par ses compagnons de volière. Séparé par la suite de ceux-ci et placé en compagnie d'un « professeur », cet individu apprit une deuxième phrase.

Dans le courant du mois d'avril, il fut mis en présence d'un autre professeur qui en possédait trois. Il les apprit toutes les trois et abandonna apparemment les deux qu'il connaissait déjà. GRÉVENDAL (1948) avait déjà noté un tel comportement. Dans sa monographie, il signale en effet « qu'il est des pinsons qui oublient un chant qu'ils émettaient au moment de leur capture. Ces pinsons étant prisonniers ne le font plus entendre en aucune circonstance et prennent parfois un chant nouveau ».

Ces observations de HAKIN et de GRÉVENDAL ne sont pas sans rappeler une observation de MARLER (1956), que l'on peut résumer comme suit : un pinson « Y » avait trois rivaux (A1, A2 et A3). Il commence à s'approprier une phrase de A1, puis

s'inspire d'une séquence de A2. Il abandonne bientôt celle-ci, son voisin devenant vocalement plus discret. Après avoir emprunté une deuxième phrase à A1, il entre en conflit avec A3 et adopte en outre celle de cet oiseau. Finalement, il conserve cette dernière phrase, et celle-ci uniquement, pour le reste de la saison et pour l'année suivante.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La phase sensible : durée, fin et modalités

En ce qui concerne la durée globale de cette phase, les résultats et les observations de HAKIN corroborent les conclusions de PERNAU (*in* THIELCKE, 1988), de THORPE (1958 b), de SLATER & INCE (1982), de THIELCKE & KROME (1989). D'après ceux-ci, les jeunes pinsons sont capables d'apprendre certaines de leurs phrases au cours de leur premier été (cas de E6), ainsi qu'au cours du printemps suivant (cas de tous les élèves).

Comme l'avaient déjà montré NOTTEBOHM (1968) et SLATER & INCE (1982), les observa-

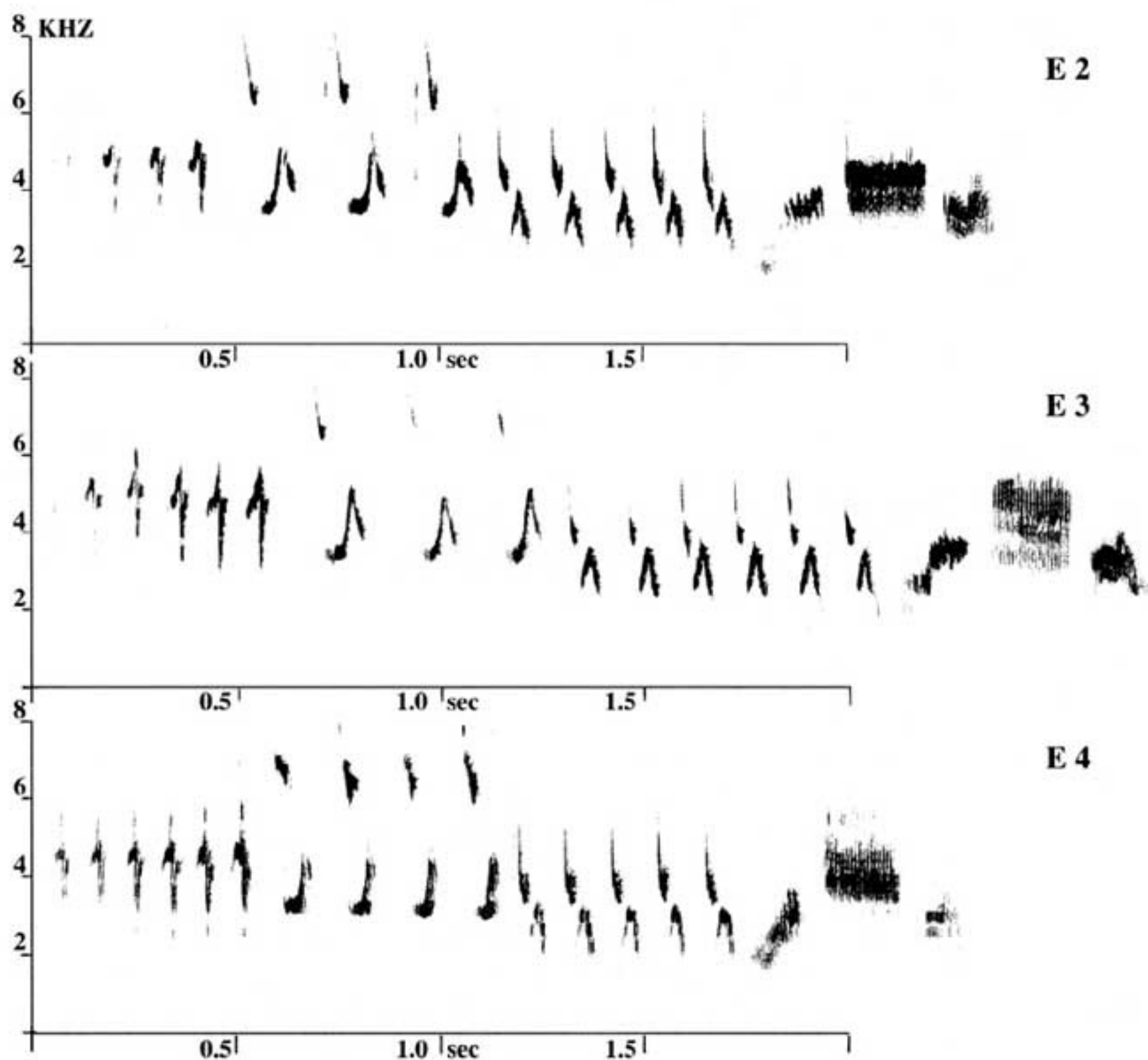


FIG. 3.— Comparaison des phrases reproduites par les « élèves » E2, E3 et E4 (phrase de type RHD ; la section finale comporte trois syllabes).

Comparison of phrases reproduced by "pupils" E2, E3 and E4 (RHD type phrase; the final section has three syllables).

tions de terrain de MARLER (1956) et celles de HAKIN réalisées en captivité confirment que, dans le développement du chant du Pinson des arbres, phase sensible et phase motrice peuvent se recouvrir. Elles indiquent en outre que la phase sensible peut se prolonger au moins jusqu'en avril de la deuxième année civile, soit jusqu'à la maturité sexuelle. De leur côté, les observations de NÜRNBERGER *et al.* (1989) suggèrent que la phase d'apprentissage du chant peut, dans la nature, concerner tout le premier cycle de reproduction d'un individu. Le cas du

Pinson des arbres se rapprocherait ainsi de celui du Bruant à couronne blanche *Zonotrichia leucophrys* et du Diamant mandarin *Taenopygia guttata* : au cours de leur adolescence, ceux-ci présentent une période critique pour l'apprentissage de leur chant (NOTTEBOHM, 1984). La cristallisation du chant sonnerait le glas de cette phase sensible. La stabilité du chant n'est cependant pas synonyme d'arrêt définitif du phénomène d'apprentissage chez toutes les espèces, notamment chez le Canari *Serinus canaria*, un éternel étudiant (*ibidem*). On peut dès lors

s'interroger sur la nature des facteurs qui freinent apparemment tout apprentissage ultérieur chez le Pinson des arbres (ou presque tout, GOODFELLOW & SLATER, 1990, présentant une exception à la règle). Chez ce dernier, les circuits neuronaux qui commandent le comportement vocal seraient-ils incapables de se modifier à partir d'un certain âge ? Leur serait-il par exemple impossible d'élaborer de nouvelles connexions synaptiques ? Chez le pinson adulte, le volume des centres cérébraux commandant l'apprentissage du chant ne varie-t-il pas (ou plus) au cours de la période de reproduction, en réponse aux changements de concentration sanguine en hormones sexuelles ?

Pour THIELCKE & KROME (1989, 1991), la phase sensible comporterait par ailleurs, deux périodes de sensibilité optimale (une en été et

l'autre au début du printemps) séparées par une période (en octobre - novembre) pendant laquelle les capacités d'apprentissage seraient nulles : « *young chaffinches are not able to learn conspecific song under natural light conditions during October and November* ».

Ces deux auteurs ajoutent cependant qu'en présence de tuteurs vivants, il n'est pas impossible que les pinsons puissent apprendre à chanter durant ces deux mois. En d'autres termes, leurs résultats reflètent peut-être leurs conditions expérimentales. De plus, les jeunes pinsons avaient été capturés en août et en septembre puis utilisés, dans leurs premières expériences, à partir de la mi-octobre. A cette époque, les oiseaux captifs étaient-ils encore stressés ? DENGIS & BIHET (1911), deux pinsonniers, signalent en effet que « *le régime de la cage apporte une*

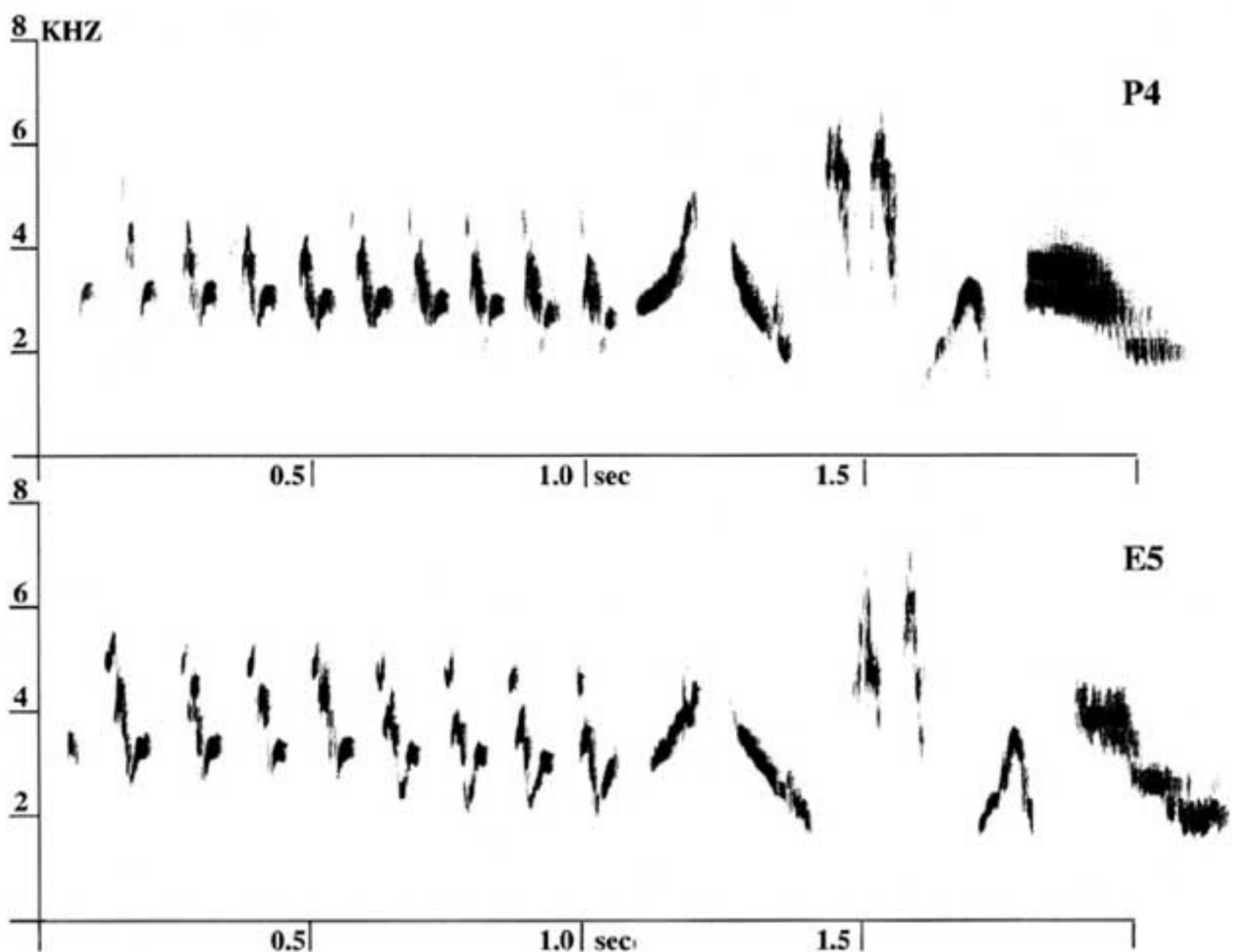


FIG. 4.— Comparaison d'une phrase émise par le « professeur » P4 et reproduite par l'« élève » E5 (phrase de type VDD ; la section finale compte six syllabes).

Comparison of a phrase given by the "teacher" P4 and reproduced by "pupil" E5 (VDD type phrase; the final section has six syllables).

certaine perturbation dans l'état physiologique de l'oiseau. Ce dernier a besoin de plus ou moins de temps pour retrouver son état d'équilibre, son état normal, autrement dit pour être réglé. Certains sont réglés dès la première année, plus souvent la seconde; mais on en rencontre qui ne le sont que la troisième ou même la quatrième année ».

Un tel stress serait-il susceptible d'entraîner - et comment, et pendant combien de temps - une régression du comportement d'apprentissage ? Chez le jeune Pinson des arbres, influencerait-il le taux d'hormones contrôlant, selon THIELCKE & KROME (1991), la capacité à apprendre ? Ou bien existerait-il, en automne, un blocage de ce comportement lié au développement de la migration qui, en Belgique, par exemple, se déroule essentiellement de la fin septembre à la fin novembre (METZMACHER, non publié). A ma connaissance, de telles relations n'ont pas encore été explorées chez cette espèce.

Le répertoire acquis

Chez le Pinson des arbres, les résultats des expériences de HAKIN, présentées dans cette note, comme ceux de SLATER & INCE (1982), de THIELCKE & KROME (1989), montrent que les sonocopies peuvent être fort proches des modèles. Cela explique que, dans la nature, certains types de phrases puissent se conserver de génération en génération (FIG. 5 ; INCE *et al.* 1980, FIG. 6).

Les observations de HAKIN suggèrent en outre que certains individus n'expriment pas, ou pas régulièrement, tout leur répertoire au cours de leur deuxième année civile (cas de E4). D'une certaine manière, le Pinson des arbres pourrait ainsi se comporter comme le Diamant mandarin *Taenopygia guttata*. Chez ce dernier, en effet, les diverses caractéristiques du chant peuvent être acquises à différents âges (IMMELMAN, 1969). Un tel processus explique peut-être l'observation d'un pinson enrichissant, à l'âge adulte, son répertoire d'un nouveau type de phrase (GOODFELLOW & SLATER,

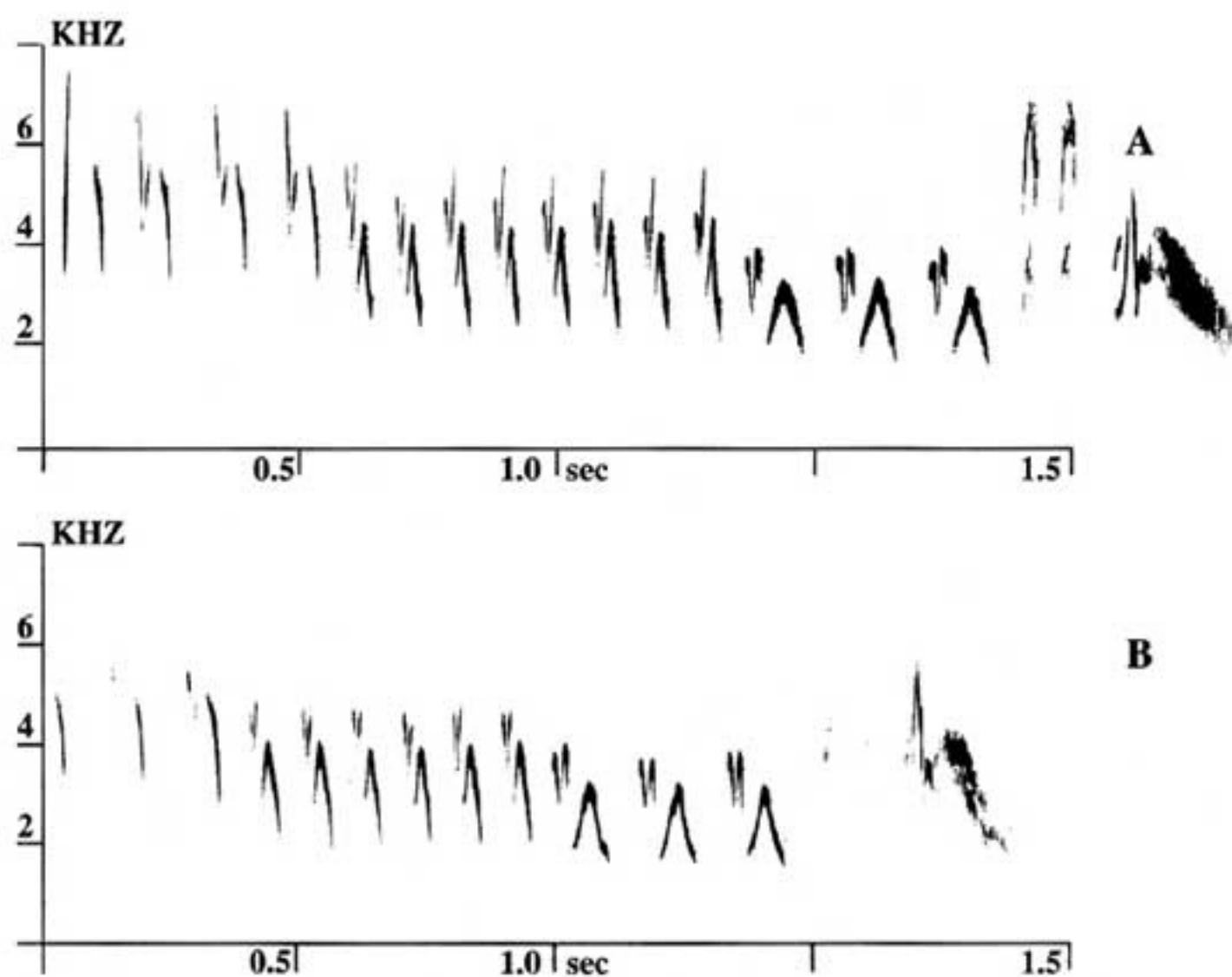


FIG. 5.- Sonogrammes illustrant la fidélité de la transmission culturelle (voir texte) : (a) Mont Rigi, 1971 ; (b) HOCKAI, 1980.

Sonagrams illustrating the fidelity of cultural transmission (see text) : (a) Mont Rigi, 1971; (b) HOCKAI, 1980.

1990). Mais un retard dans l'expression d'un répertoire complet traduit peut-être aussi l'influence des conditions d'hébergement. SELON KROODSMA & PICKERT (1980), ces conditions représentent un des nombreux facteurs influençant les particularités et la longueur de la période d'apprentissage.

Durant leurs 12-13 premiers mois, les pinsons copient facilement le modèle de chant spécifique qui leur est présenté. A cette époque de leur existence, ils semblent aussi capables d'oublier ce qu'ils ont appris et de se reconstituer un nouveau répertoire au contact d'autres rivaux (cas de E6). Ces résultats s'accordent bien avec les observations de terrain de MARLER (1956), de NÜRNBERGER *et al.* (1989), de GOODFELLOW & SLATER (1990). D'après GRÉVENDAL (1948) et HAKIN (com. orale), une telle modification du répertoire pourrait même, dans certains cas, être extrêmement rapide : « *des pinsons captifs changent parfois de chant (...) au concours, ou même simplement, ce qui n'est pas moins bizarre, à l'audition d'un passant* » (c'est-à-dire un migrateur, dans le jargon des pinsonniers). « *...l'oiseau est si ardent qu'il prend du coup un nouveau chant* ». Ces observations mériteraient d'être confirmées expérimentalement.

L'oubli de certaines phrases est-il total ou, au contraire, est-il temporaire et réversible ? Jusqu'à présent, faute de sonagrammes sur cet aspect de l'ontogenèse du chant, il n'est pas possible d'apporter une réponse définitive à la question. Il faut cependant rappeler qu'un des jeunes pinsons, l'élève E4, a chanté régulièrement, au cours de sa troisième année civile une phrase qu'il n'avait que murmuré et très rarement émise l'année précédente. Dans certaines circonstances - qu'il conviendrait de pouvoir préciser -, il n'est donc pas impossible que des émissions vocales puissent réapparaître après un temps de latence. Cette hypothèse, GOODFELLOW & SLATER (1990) la formulent également.

La disparition de certaines phrases d'un répertoire, quant à elle, est peut-être liée à l'inutilisation de mécanismes perceptifs. Dans certaines conditions, comme une modification de l'environnement sonore dans lequel le jeune pinson contre-chante, ces mécanismes inutilisés pourraient par exemple se désactiver.

Les facteurs sociaux

Dans l'acquisition progressive d'un répertoire, les facteurs sociaux semblent jouer un rôle clef (cas de l'élève E6, par exemple, placé dans une nouvelle ambiance sonore). Lorsque les jeunes oiseaux se cantonnent, ils doivent souvent affronter plusieurs voisins. Ces diverses confrontations pourraient bien faciliter la copie des phrases de différents mâles, et éventuellement leur recombinaison. Une telle reformulation n'a, semble-t-il, pas encore été signalée en captivité, mais certains sonagrammes d'enregistrements réalisés dans la nature suggèrent cette possibilité (METZMACHER, non publié). La recombinaison en une seule séquence des sections de phrases de deux rivaux permettrait peut-être à certains jeunes mâles de faire d'une pierre deux coups. Les « auteurs » de ces émissions « hybrides » pourraient par exemple se distinguer de leurs voisins, mais sans excès, et se lancer dans des duels vocaux avec une séquence partiellement semblable à celle de leurs rivaux (voir par ex. GAILLY 1984). D'autres paramètres pourraient cependant véhiculer l'identité d'un chanteur. GRÉVENDAL (1948), par exemple, pense que « *tous les pinsons d'une même région n'émettent pas un chant identique de la même façon. Cette émission peut varier selon l'état physique du volatile, selon que sa constitution est plus ou moins robuste.* » Ces différences se situent-elles au niveau du timbre, de l'intensité d'émission des phrases, de leur rythme ou de tous ces paramètres ?

Facteurs sociaux, répertoires et dialectes

Le renouvellement possible du répertoire au cours du deuxième printemps (cas de E6) entraîne encore une autre conséquence : le *chant en réponse* ou *chant d'interpellation* (comme le qualifie CHAPPUIS, com. pers.) pourrait favoriser le maintien des systèmes dialectaux et l'intégration d'oiseaux immigrés (voir la synthèse de GAILLY, 1984, pour d'autres exemples et une discussion plus complète de cette question; celle de THIELCKE & KROME 1989, chez le Pinson des arbres). Dans ces conditions, comme l'ont fait remarquer PETRINOVICH & BAPTISTA (1987), le chant d'un oiseau ne serait pas nécessairement un bon indicateur de sa région natale. Il exprimerait plutôt l'influence des facteurs sociaux. La déter-



A.C. ZWAGA

mination, d'après ses imitations, de l'origine géographique d'un individu, ne serait dès lors pas applicable au cas du Pinson des arbres.

Pour NELSON (1992), le développement des dialectes et celui des répertoires constituent, par ailleurs, deux phénomènes dans lesquels le processus de perte sélective (en anglais : *selective attrition*; voir aussi MARLER 1983) pourrait être impliqué. Cet auteur, en se basant sur la littérature et sur ses propres travaux, cite le cas de sept espèces où, au cours de la formation du répertoire, un tel « élagage » suit une surproduction de phrases.

De leur côté, NÜRNBERGER *et al.* (1989) considèrent cependant que ce processus d'élagage ne s'applique pas complètement au cas du Pinson des arbres. En réalité, sur la base de leurs résultats, sur ceux de THIELCKE & KROME 1989, et sur ceux présentés dans ce travail, un autre processus - que je qualifierais de *restructuration sélective et dyna-*

mique - me semble mieux caractériser certains aspects du développement du chant du pinson. Ce processus paraît en effet mieux décrire l'élaboration progressive d'un répertoire, à savoir :

- la perte de phrase(s) chez certains individus,
- l'acquisition de nouvelle(s) phrase(s) accompagnée ou non de perte chez d'autres,
- ou parfois la réutilisation d'ancienne(s) phrase(s).

Dans le réajustement de cette expression comportementale complexe, les congénères mâles semblent jouer un rôle déterminant. Mais dans certains cas, plus rares sans doute, les émissions vocales d'autres espèces peuvent aussi servir de modèle : HELB *et al.* (1985) en donnent plusieurs exemples chez le pinson. Ces phrases inhabituelles, ou tout au moins certaines d'entre elles, conservent leur signification territoriale, car elles peuvent induire une forte réaction de ce type : les observations de VALLET & KREUTZER (1992) le démontrent. Ces pinsons arrivent-ils aussi à attirer les femelles et à se reproduire ? Cela, par contre, reste à élucider.

Chez cette espèce, une compréhension plus fine des mécanismes d'apprentissage du chant, de la constitution et de la signification du répertoire vocal repose sans doute sur une meilleure connaissance :

- des populations étudiées (âge et densité des nicheurs, répartition spatiale, hiérarchie sociale éventuelle),
- du déroulement des différentes phases du cycle de reproduction des différents individus (celles-ci n'étaient pas synchrones dans la population étudiée par NÜRNBERGER *et al.* 1989),
- d'éventuelles variations individuelles dans la disposition à apprendre,
- d'éventuelles possibilités d'innovation (METZMACHER, en préparation),
- du rôle de certaines hormones dans la durée de la période sensible et dans la cristallisation du chant.

Les facteurs liés à l'habitat

Le chant du Pinson des arbres présente des variations dialectales au niveau de la figure finale (METZMACHER & MAIRY 1972). En Bel-

gique et en milieu forestier (milieu fermé), celle-ci est de tonalité plus grave qu'en milieu bocager (milieu beaucoup plus ouvert). Un tel contraste, traduit peut-être l'influence, sur les émissions vocales, des qualités acoustiques des milieux de reproduction. Dans cette hypothèse, que différents auteurs ont déjà formulée (par exemple : CHAPPUIS 1971, MORTON 1975, HUNTER & KREBS 1979), il est possible que l'environnement, dans lequel l'oiseau apprend à chanter, influence aussi la transmission culturelle de certaines particularités vocales.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement Mr Léon HAKIN qui m'a autorisé à enregistrer les résultats de ses expériences et m'a fait part de ses nombreuses observations ; la rédaction d'*Alauda* (Claude CHAPPUIS) pour la relecture attentive de ce manuscrit ; Mrs François CHARRON et Marcel RUELLE pour les documents bibliographiques mis à ma disposition. Cette recherche a été effectuée dans le cadre du projet PRIME 20.021 du Ministère de l'Emploi de la Région wallonne. Les analyses sonographiques ont été réalisées dans le service d'Ethologie de l'Université de Liège.

BIBLIOGRAPHIE

- BRÉMOND (J.-C.) 1968.— Recherche sur la sémantique et les éléments vecteurs d'informations dans les signaux acoustiques du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). *Terre Vie*, 22 : 109-220. • BUFFON (G.L. L. comte de) 1852.— *Histoire naturelle des oiseaux*. Deros, Bruxelles.
- CHAPPUIS (C.) 1971.— Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie*, 2 : 183-202. • CLAYTON (N.S.) 1988.— Song learning and mate choice in estrildid finches raised by two species. *Anim. Behav.*, 36 : 1589-1600.
- DENGIS (D.) & BIHET (L.J.) 1911.— *Li Crotchetvîdjû. Manuel du vrai pinsonnier*. Imprimerie Franck, Dison.
- GAILLY (P.) 1984.— Communication acoustique et chants des oiseaux. Simplicité et complexité : un compromis. *Cahiers d'Ethologie appliquée*, 4 : 73-120. • GOODFELLOW (D.J.) & SLATER (P.J.B.) 1990.— Can Chaffinches change songs from year to year ? *Bioacoustics*, 2 : 249-251. • GRÉVENDAL (L.) 1933.— *Le pinson des pinsonniers*. Imprimerie Nautet-Hans, Verviers. • GRÉVENDAL (L.) 1948.— *Le pinson des pinsonniers*. Imprimerie Disonaise, Dison.
- HELB (H.W.), DOWSETT-LEMAIRE (F.), BERGMANN (H.H.) & CONRADS (K.) 1985.— Mixed singing in european songbirds—a review. *Z. Tierpsychol.*, 69 : 27-41. • HINDE (R.A.) 1958.— Alternative motor patterns in Chaffinch song. *Anim. Behav.*, 6 : 211-218. • HUNTER (M.L.) & KREBS (J.R.) 1979.— Geographical variation in the song of the Great Tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *J. Anim. Ecol.*, 48 : 759-785.
- IMMELMANN (K.) 1969.— Song development in the Zebra Finch and other Estrildid finches. In HINDE (R.A.) ed. *Bird Vocalizations*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 61-74. • INCE (S.A.), SLATER (P.J.B.) & WEISMANN (C.) 1980.— Changes with time in the songs of a population of Chaffinches. *Condor*, 82 : 285-290.
- JENKINS (P.F.) & BAKER (A.J.) 1984.— Mechanisms of song differentiation in introduced populations of Chaffinches *Fringilla coelebs* in New Zealand. *Ibis*, 126 : 510-524.
- KROODSMA (D.E.) & PICKERT (R.) 1984.— Sensitive phase for song learning : effects of social interaction and individual variation. *Anim. Behav.*, 32 : 389-394.
- LEROY (Y.) 1979.— *L'univers sonore animal*. Gauthiers-Villars, Paris.
- MARLER (P.) 1956.— Behaviour of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Behav. Suppl.*, 5 : 1-184. • MARLER (P.) 1983.— Some ethological implications for neuroethology : the ontogeny of birdsong. In EWERT (J.P.), CAPRANICA (R.R.) & INGLE (D.J.) eds. *Advances in Vertebrate Neuroethology*. Plenum Press, New York & London, pp 21-52. • METZMACHER (M.) & MAIRY (F.) 1972.— Variations géographiques de la figure finale du chant du Pinson des arbres, *Fringilla c. coelebs* L. *Le Gerfaut*, 62 : 215-244. • MORTON (E.S.) 1975.— Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.*, 965 : 17-34.
- NELSON (D.A.) 1992.— Song overproduction and selective attrition lead to song sharing in the Field Sparrow (*Spizella pusilla*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30 : 415-424. • NOTTEBOHM (F.) 1968.— Auditory experience and song development in the Chaffinch, *Fringilla coelebs* : ontogeny of a complex motor pattern. *Ibis*, 110 : 549-568. • NOTTEBOHM (F.) 1984.— Bird-song as a model in which to study brain processes related to learning. *Condor*, 86 : 227-236. • NOTTEBOHM (F.) 1989.— Le renouvellement des cellules dans le cerveau des oiseaux. *Pour la science*, 138 : 72-77. • NÜRNBERGER (F.), SIEBOLD (D.) & BERGMANN (H.-H.) 1989.— Annual changes of learned behaviour-variation of song pattern in free-living Chaffinches, *Fringilla coelebs*, during the breeding season. *Bioacoustics*, 1 : 273-286.
- PETRINOVICH (L.) & BAPTISTA (L.F.) 1987.— Song development in the White-crowned Sparrow : modi-

- fication of learned song. *Anim. Behav.*, 35 : 961-974.
- PRIGOGYNE (I.) & STENGERS (I.) 1979.— *La Nouvelle Alliance. Métamorphose de la science*. Gallimard, Paris.
 - RUELLE (M.) 1988.— *Le Pinson des arbres (Fringilla coelebs L. 1758) et ses cousins du genre « Fringilla »*. Imprimerie Flémal, Liers.
 - SLATER (P.J.B.) & INCE (S.A.) 1979.— Cultural evolution in Chaffinch song. *Behaviour*, 71 : 146-166.
 - SLATER (P.J.B.) & INCE (S.A.) 1982.— Song development in Chaffinches : what is learnt and when ? *Ibis*, 124 : 21-26.
 - SLATER (P.J.B.), CLEMENTS (F.A.), GOODFELLOW (D.J.) 1984.— Local and regional variations in Chaffinch song and the question of dialects. *Behaviour*, 88 : 76-97.
 - SVENSSON (L.) 1975.— *Identification Guide to European Passerines*. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
 - THIELCKE (G.) 1988.— Neue Befunde bestätigen Baron Pernaus (1660-1731) Angaben über Lautäußerungen des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.*, 129 : 55-70.
 - THIELCKE (G.) & KROME (M.) 1989.— Experimente über sensible Phasen und Gesangsvariabilität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.*, 130 : 435-453.
 - THIELCKE (G.) & KROME (M.) 1991.— Chaffinches *Fringilla coelebs* do not learn song during autumn and early winter. *Bioacoustics*, 3 : 207-212.
 - THORPE (W.H.) 1954.— The process of song learning in the Chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature*, 173 : 465-469.
 - THORPE (W.H.) 1958 a.— The learning of songs patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 100 : 535-570.
 - THORPE (W.H.) 1958 b.— Further studies on the process of song learning in the Chaffinch (*Fringilla coelebs gengleri*). *Nature* 182 : 554-557.
 - VALLET (E.M.) & KREUTZER (M.L.) 1992.— Unusual song and responses in a Chaffinch *Fringilla coelebs*. *Bioacoustics*, 4 : 37-42.

Maxime METZMACHER
rue du Vicinal, 31
B-4400 Mons-lez-Liège
Belgique