



HAL
open science

Diversité et spécificité des chants du bruant zizi (*Emberiza cirlus*)

Michel Kreutzer

► **To cite this version:**

Michel Kreutzer. Diversité et spécificité des chants du bruant zizi (*Emberiza cirlus*). Revue d'Écologie (La Terre et La Vie), 1990, 45 (2), pp.147-164. <hal-03529434>

HAL Id: hal-03529434

<https://hal.science/hal-03529434v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

DIVERSITÉ ET SPÉCIFICITÉ DES CHANTS DU BRUANT ZIZI (*EMBERIZA CIRLUS*)

Michel KREUTZER

C.N.R.S., U.R.A. 667, Université Paris XIII*

Les oiseaux chanteurs (Oscines) vivent généralement en couples territoriaux au sein desquels seul le mâle chante. Les ornithologues savent identifier les espèces, uniquement en écoutant les chants. Ces vocalisations différencient les espèces avec parfois plus de sûreté que la morphologie. Ce fait suggère que les chants de tous les membres d'une espèce sont stéréotypés. Cette idée fut cependant révisée il y a 25 ans grâce aux progrès des techniques d'enregistrement et d'analyse acoustique. Marler (1952, 1956) et Thorpe (1954) démontrèrent chez le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) qu'un individu possède souvent plusieurs types de chants à son répertoire et que tous les individus n'ont pas le même répertoire, car il existe des variations individuelles et géographiques. A la suite de ces travaux, d'autres auteurs montrèrent qu'il s'agissait là d'un phénomène très répandu. Ils analysèrent en détail le répertoire de différentes espèces : Grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla*) Thielcke (1961), Mésange charbonnière (*Parus major*) Gompertz (1961), Pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) Marler et Tamura (1962), et les variations individuelles et régionales apparurent alors comme la règle. La première grande découverte découlant de ces études acoustiques fut donc celle de la diversité du chant chez toutes les espèces.

L'origine des variations individuelles et dialectales fut bien comprise grâce aux travaux de Poulsen (1951) et surtout de Thorpe (1958) qui démontrèrent que le Pinson des arbres apprend les nombreuses caractéristiques de ses chants. En l'absence de modèle, les chants développés sont atypiques. Ces résultats, confirmés depuis par des études sur d'autres Oscines, mettent en évidence que c'est en mémorisant au début de leur vie des modèles entendus que les oiseaux perpétuent de génération en génération des variations familiales (Nicolai, 1959 ; Immelman, 1967 et 1969) ou dialectales (Marler et Tamura, 1964 ; Lemon et Scott, 1966). L'apprentissage comme source de tradition orale, fut la deuxième découverte marquante du début des études acoustiques.

Contrairement à la plupart des oiseaux chanteurs étudiés, le Bruant zizi est une espèce qui ne possède pas de dialecte (Kreutzer, 1979). Les individus qui chantent de la même façon sont mêmes souvent plus éloignés géographiquement les uns des autres que ceux qui possèdent des chants différents. De ces particularités découle une grande diversité de chants dans une même localité.

* Adresse : Laboratoire d'Ethologie, Université de Paris XIII, F-93430 Villetaneuse.

Dans un premier temps, ce travail a pour objet d'analyser la diversité et cependant la spécificité des chants de cette espèce sans dialectes. Ensuite l'étude de chants atypiques nous conduira à nous interroger sur l'ontogenèse des chants. Le cas d'un Bruant zizi élevé en isolement acoustique permettra d'expliquer l'origine de certains chants atypiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) *Origine des Chants*

Les chants analysés proviennent de différentes zones des aires de répartition géographique des Bruants zizi et jaune. Tous ces chants furent enregistrés entre 1973 et 1982. Ils ont été analysés afin de mesurer les paramètres temporels et la bande de fréquences. Les chants de Bruant zizi (89 individus, 2 180 chants) sont en majorité originaires de France (52 %, Périgord, Normandie, Berry) ; les 48 % restant proviennent d'Allemagne, Angleterre, Italie et Afrique du Nord. Les chants de Bruant jaune (41 individus, 1 020 chants) proviennent d'Europe de l'ouest. La moitié des individus (53 %) est originaire de France (Normandie, Beauce, Périgord) et 47 % d'Allemagne, Angleterre et Italie.

Chez ces deux espèces on ne constate pas de cline vocal (Chappuis, 1969). De plus il n'existe pas chez le Bruant zizi de différences notables entre localités pour les paramètres temporels et la bande de fréquences (Kreutzer, 1979).

Dans nos analyses nous n'avons pas tenu compte du motif final du Bruant jaune qui n'apparaît que dans 57 % des cas. Ceci nous a permis de ne comparer que la partie de chant du Bruant jaune où une syllabe répétée l'apparente à celui du Bruant zizi.

Le chant d'un Bruant jaune « mischsänger », ainsi que celui de son voisin Bruant zizi, ont été enregistrés près de Tamnies (Périgord, France) en 1980.

2) *Enregistrement et Analyse*

Pour obtenir les chants des individus nous avons enregistré aussi bien les chants spontanés que les chants induits par la diffusion de chants spécifiques. Il n'y a pas de différences chez ces espèces entre les chants émis dans ces deux types de situations. Nous n'avons pas observé de chant de « combat » comme par exemple pour le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*, Brémond, 1968) ou le Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*, Helb, 1978). Aucune modification des chants durant le cycle annuel n'a été décelée.

Le matériel d'enregistrement se compose d'un magnétophone Nagra 4.2, d'un microphone MD 211 Sennheiser placé au centre d'une parabole (diamètre = 60 cm). La vitesse d'enregistrement utilisée fut de 19 cm/s. Les chants furent analysés au Sonograph (6061B Kay Electric) en utilisant une large bande entre 80 et 8 000 Hz ;

3) *Terminologie*

Pour définir les vocalisations du Bruant zizi nous avons choisi une nomenclature couramment utilisée pour décrire les chants d'oiseaux (Fig. 1). Par

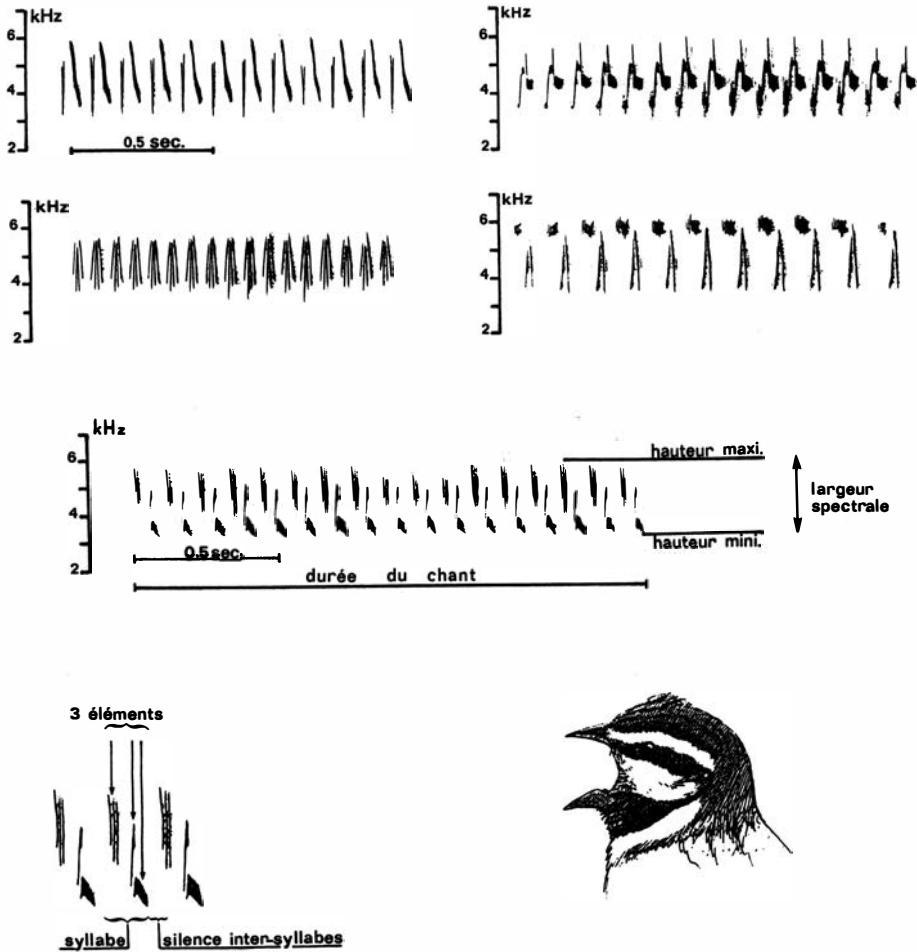


Figure 1. — Les chants de Bruant zizi présentent toujours la même syntaxe : une même syllabe est répétée entre 10 et 20 fois. Si la syntaxe est invariable, les syllabes elles ne le sont pas, il en existe une grande variété. Une syllabe contient plusieurs unités sonores : les éléments. Durant un chant, ni le tempo, ni la hauteur ne sont modifiés. Le nombre de syllabes par unité de temps confère au chant un tempo lent ou rapide. Ce tempo dépend des durées de la syllabe et du silence inter-syllabe. La hauteur maximum « aiguë » et minimum « grave » définissent la largeur spectrale du chant.

éléments nous désignons les plus petites unités acoustiques que l'oiseau est capable d'émettre. La syllabe est composée de plusieurs éléments sonores, la constance de leurs combinaisons forme une structure stable qui réapparaît souvent dans les vocalisations d'un individu. La syntaxe définit les règles de combinaison des syllabes et des éléments sonores. Le chant est composé d'une succession de syllabes interrompues par des silences intersyllabes. Chez un même individu on retrouve très souvent la même syllabe d'un chant à un autre, et ceci permet de définir un type de chant. Chez des individus différents on retrouve aussi des syllabes identiques. Ainsi un type de chant peut être commun à plusieurs individus

(Kreutzer, 1979). Le répertoire est l'ensemble des différents types de chants émis par un individu. On parlera de répertoire local ou spécifique pour désigner l'ensemble des chants émis par les congénères d'une localité ou par l'espèce.

RÉSULTATS

1) *Diversité et Spécificité*

Chez le Bruant zizi la syntaxe du chant est très simple, une même syllabe est répétée environ 17 fois pendant 1,2 seconde. Dans un chant, le tempo et la hauteur de cette syllabe ne sont pas modifiés. Le répertoire de chaque individu est constitué en moyenne par 2,4 types de chants, c'est-à-dire par 2,4 types de syllabes puisque un chant est composé chez cette espèce par la répétition d'une seule syllabe.

Nous étudierons d'abord le codage des paramètres temporel et de hauteur. Il nous livrera l'enveloppe générale du chant et des syllabes. Nous comparerons ensuite cette enveloppe à celle d'une espèce phylogénétiquement proche : le Bruant jaune. Le chant du Bruant zizi présente parfois des convergences avec ce dernier. Nous rechercherons ensuite les règles de construction des syllabes (syntaxe) du Bruant zizi. Nous verrons que la diversité apparente des syllabes de cette espèce résulte de la combinaison d'un petit nombre d'invariants sonores : les éléments. Nous analyserons ces combinaisons. Nous examinerons enfin le cas des chants atypiques, c'est-à-dire ceux qui se révèlent inclassables au vu des critères spécifiques définis précédemment.

a) Codage des paramètres temporel et de hauteur : le Bruant zizi comparé au Bruant jaune

La spécificité des chants du Bruant zizi est assurée par les caractéristiques de ses chants, mais aussi grâce aux différences que ses chants présentent avec ceux d'autres espèces. La comparaison avec le Bruant jaune est à cet égard exemplaire.

Comme ceux du Bruant zizi, les chants du Bruant jaune se composent principalement d'une syllabe répétée (Fig. 2). Cependant nous constatons immédiatement des différences. Chez le Bruant jaune, la syllabe subit dans 31 % des cas, un glissando ; elle est décalée de plus en plus vers l'aigu à chaque répétition. Le chant se termine dans 57 % des cas par un ou deux motifs finaux typiques de cette espèce.

A ces premières différences s'ajoutent la hauteur plus aiguë, ainsi que le tempo plus lent du Bruant jaune. Ces différences ne sont pas toujours très marquées. Ainsi, sur le terrain, certains chants de Bruants jaunes sont difficiles à distinguer de ceux du Bruant zizi.

Afin d'aller au-delà de ces considérations générales nous avons procédé à une série de mesures sur les chants de ces deux espèces (Tab. I). Ces calculs portant sur la hauteur, la durée et le tempo des chants fournissent l'enveloppe spécifique de chacun de ces Bruants. Ces mesures font apparaître des convergences et des divergences entre ces espèces.

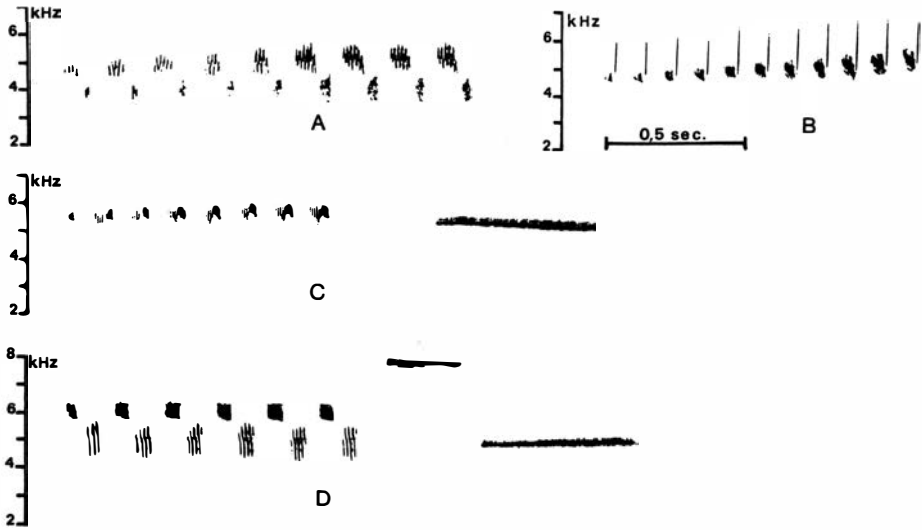


Figure 2. — Les chants du Bruant jaune possèdent une certaine parenté avec ceux du Bruant zizi. Ils se composent eux aussi d'une même syllabe répétée (A). Cependant le chant est généralement plus aigu avec un tempo plus lent. La syllabe est souvent décalée de plus en plus vers l'aigu à chaque répétition (B). Le chant se termine fréquemment par un ou deux éléments finaux typiques de cette espèce (C et D).

TABLEAU I.

Comparaison des paramètres acoustiques des chants du Bruant zizi et du Bruant jaune.

	Bruant zizi	Bruant jaune
Nombre d'individus étudiés	89	41
Nombre de chants analysés	2 180	1 020
Nombre de chants au répertoire d'un individu	2,4 (± 1)	2,1 (± 0,7)
Hauteur du chant (kHz) :		
Fréquence maximum	5,59 (± 0,28)	6,38 (± 0,68)
Fréquence minimum	3,21 (± 0,35)	4,12 (± 0,63)
Largeur spectrale	2,37 (± 0,62)	2,27 (± 0,80)
Durée du chant (s.)	1,26 (± 0,22)	1,22 (± 0,18)
Nombre de syllabes	17,34 (± 5,70)	9,15 (± 2,00)
Tempo (millis.) :		
Durée des syllabes	43 (± 15,5)	90,4 (± 30,5)
Durée des silences inter syllabes	31,5 (± 9,3)	53,5 (± 13,1)

Les valeurs ci-dessus correspondent à la moyenne (± écart-type).

L'étude de la hauteur nous permet de constater que le chant du Bruant zizi est plus grave d'environ 1 kHz que celui du Bruant jaune. La largeur spectrale des chants du Bruant zizi et du Bruant jaune est à peu près identique : B.z. = 2,37 kHz ($\pm 0,62$) et B.j. = 2,27 kHz ($\pm 0,80$).

La durée du chant du Bruant zizi (1,26 s. $\pm 0,22$) est comparable à celle du Bruant jaune (1,22 s. $\pm 0,18$). Cependant pour des durées de chant équivalentes, le Bruant zizi émet en moyenne deux fois plus de syllabes que le Bruant jaune. Le tempo de son chant est donc plus rapide. Ces valeurs moyennes masquent cependant la variété des tempos du Bruant zizi et du Bruant jaune ; quelques chants possèdent même des tempos identiques chez ces deux espèces.

Chez le Bruant zizi le codage temporel des silences inter-syllabes est en relation étroite avec celui des syllabes (Fig. 3). Les syllabes courtes sont associées à des silences courts, et les syllabes longues à des silences longs. La durée de la syllabe est supérieure à la durée du silence dans plus de 90 % des cas. De telles relations n'existent pas chez le Bruant jaune. Ainsi des règles précises d'organisation temporelle différencient les deux espèces. Celles-ci sont donc acoustiquement mieux différenciées que les Hypolais icterine et polygotte (*Hippolais icterina* et *H. polyglotta*) étudiés par Ferry et Deschaintre (1974).

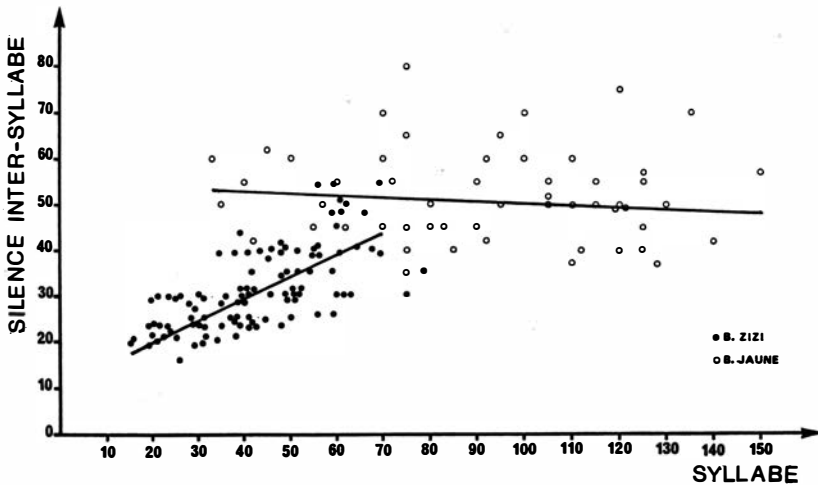


Figure 3. — Chez le Bruant zizi, les syllabes courtes sont associées à des silences inter-syllabes courts. Plus la durée de la syllabe est longue, plus le silence associé s'allonge. Cette règle de codage n'existe pas chez le Bruant jaune.

b) L'alphabet du codage chez le Bruant zizi : cinq catégories d'éléments

La syllabe répétée qui compose les chants est constituée d'unités sonores plus brèves : les éléments. Nous avons classé ces éléments en cinq catégories (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Celles-ci, déterminées après examen attentif de plusieurs centaines de sonagrammes de chants de Bruants zizi, nous ont servi « d'outils heuristique » pour analyser les chants et les syllabes (Fig. 4). La catégorie *a* regroupe les éléments sonores qui présentent une inversion de la pente de modulation de fréquence. La

CINQ CATEGORIES D'ELEMENTS COMPOSENT LES SYLLABES						
occurrence %	30	29	21	16	4	

SYLLABES de 2 ELEMENTS					
élément en 1ère position					
a	b	c	d	e	
⑥	⑪	⑥	⑥		a
1	2		2		b
⑭	2		1		c
	2	1			d
	2	④			e

SYLLABES de 3 ELEMENTS													
élément en 2ème position						élément en 3ème position							
a b c d e						a b c d e							
a		1				a				2		④	a
a		1	1		1	b	1	④			③		b
a				1		c	2	1		1			c
a		1				d	1		1				d
a						e		1	1				e

SYLLABES de 2 ELEMENTS					
élément en 1ère position					
a	b	c	d	e	
c		⑥		⑪	a
c		③		③	b
c					c
c		1			d
c		1			e

SYLLABES de 3 ELEMENTS													
élément en 2ème position						élément en 3ème position							
a b c d e						a b c d e							
d		③	1	1		a							a
d						b							b
d	1					c							c
d	2					d							d
d						e							e

Figure 4. — Les éléments sonores qui composent les syllabes peuvent être regroupés en cinq catégories (a, b, c, d et e). Certains éléments sonores sont plus utilisés que d'autres dans la composition des syllabes, a et b sont les plus fréquents, e le plus rare. La majorité des syllabes résulte seulement de la combinaison de 2 ou 3 éléments sonores. Les figures ci-dessus répertorient pour les syllabes de 2 ou 3 éléments sonores les différentes combinaisons existantes. L'ordre des éléments sonores dans la syllabe est pris en compte. Nous constatons que certaines combinaisons sont plus fréquentes que d'autres. Ainsi pour les syllabes de 2 éléments, l'arrangement ba apparaît 11 fois alors que ab n'apparaît qu'une fois. Les valeurs entourées correspondent aux combinaisons les plus souvent observées.

catégorie *b* regroupe les éléments qui ne possèdent qu'une seule pente, montante ou descendante. La catégorie *c* se compose d'éléments impulsions associés en un court trille. La catégorie *d* représente des éléments de faible largeur spectrale (< 500 Hz) et peu modulés en fréquence. La catégorie *e* est celle d'un élément de longue durée (> 50 millis.) et peu modulé en fréquence. En prenant au hasard un échantillon de 155 chants (ou syllabes) composant le répertoire de 62 individus nous avons constaté que la majorité des syllabes (122) étaient composées de deux ou trois éléments : 59 syllabes de deux éléments, 63 de trois éléments. Parmi ces éléments certaines catégories sont mieux représentées que d'autres : *a* apparaît dans 30 % des cas, *b* 29 %, *c* 21 %, *d* 16 % et *e* 4 %.

Afin de savoir si toutes les combinaisons théoriquement possibles avec ces éléments sont effectivement observées, nous avons analysé les arrangements de ces 122 syllabes. Généralement les éléments sont tous différents dans une syllabe. On peut facilement calculer le nombre de types de syllabes que l'on peut théoriquement construire en combinant les cinq catégories d'éléments (*a, b, c, d, e*) par deux ou par trois. Cela représente 25 combinaisons avec deux éléments et 125 combinaisons avec trois éléments. Sur les 59 syllabes, composées de deux éléments, il n'y a que 14 types différents de syllabes sur 25 *a priori* possibles. Ainsi certaines combinaisons ne sont jamais observées. De plus, parmi les combinaisons existantes, certaines sont beaucoup plus fréquentes que d'autres.

L'absence ou la rareté de certaines combinaisons peuvent avoir pour origine la faible fréquence d'utilisation de certains éléments. Mais ceci n'explique pas tout. En effet, examinons le cas des éléments *a* et *b* ; ils peuvent apparaître ensemble sous la combinaison *ab* ou *ba*, avec théoriquement la même probabilité. En fait *ab* n'est observé qu'une fois, alors que *ba* apparaît onze fois. Ceci est encore vrai pour d'autres combinaisons : *ac* apparaît quatorze fois, mais *ca* n'est observé que six fois ; *da* apparaît cinq fois et *ad* jamais ; *ce* apparaît six fois et *ec* pas du tout.

Ainsi, la probabilité d'apparition d'une syllabe composée de deux éléments dépend de deux facteurs. D'une part, la forte ou faible fréquence des éléments qui la composent et, d'autre part, l'ordre dans lequel les éléments sont codés.

Le même phénomène est observé avec des syllabes formées de trois éléments. Le nombre théoriquement possible de combinaisons de trois éléments pris parmi cinq est de 125. Comme nous ne disposons que de 63 chants combinant trois éléments nous ne pouvons pas rencontrer toutes les combinaisons possibles. Dans ces conditions, il est donc surprenant de voir certaines combinaisons apparaître très fréquemment. Par exemple *cda* apparaît onze fois, alors que les mêmes éléments combinés différemment n'apparaissent pratiquement pas : *cad* et *acd* jamais, *adc*, *dca* et *dac* respectivement une fois chacun. La même observation peut être faite pour les éléments *c, b* et *a* : *cba* apparaît cinq fois, mais *bac* deux fois, *acb* une fois et *cab, abc, bca* pas du tout. Ainsi certaines combinaisons sont beaucoup plus fréquentes que d'autres. Il en résulte que le répertoire de l'espèce possède des types de chants qui sont fréquents, alors que d'autres sont rares.

Pourquoi certains types de syllabes apparaissent-ils plutôt que d'autres ? Il n'est pas aisé de répondre à cette question. Plusieurs hypothèses sont possibles. On peut imaginer que certaines combinaisons sont impossibles à vocaliser, ou trop difficiles à mémoriser ou à apprendre par les jeunes. Ces types ne sont peut être pas reconnus par les congénères mâles, ou restent sans effet sur les femelles.

En conclusion les syllabes du Bruant zizi sont composées à partir de cinq éléments fondamentaux, véritable « alphabet du codage ». Dans la majorité des

cas les éléments que nous avons définis pour le Bruant zizi ne permettent pas d'analyser les chants du Bruant jaune. La spécificité des éléments d'une part et la syntaxe d'autre part, séparent ces deux espèces.

c) Chants atypiques

Le répertoire du Bruant zizi présente parfois des types de chants qui possèdent des variations inhabituelles. Nous les classons dans la catégorie des chants atypiques. Ceux-ci ont une structure imprévisible compte tenu des critères observés précédemment. Nous avons découvert deux chants appartenant à cette catégorie. L'un est atypique par la syntaxe de son chant, l'autre possède une syllabe dont la structure est tout à fait inhabituelle (Fig. 5).

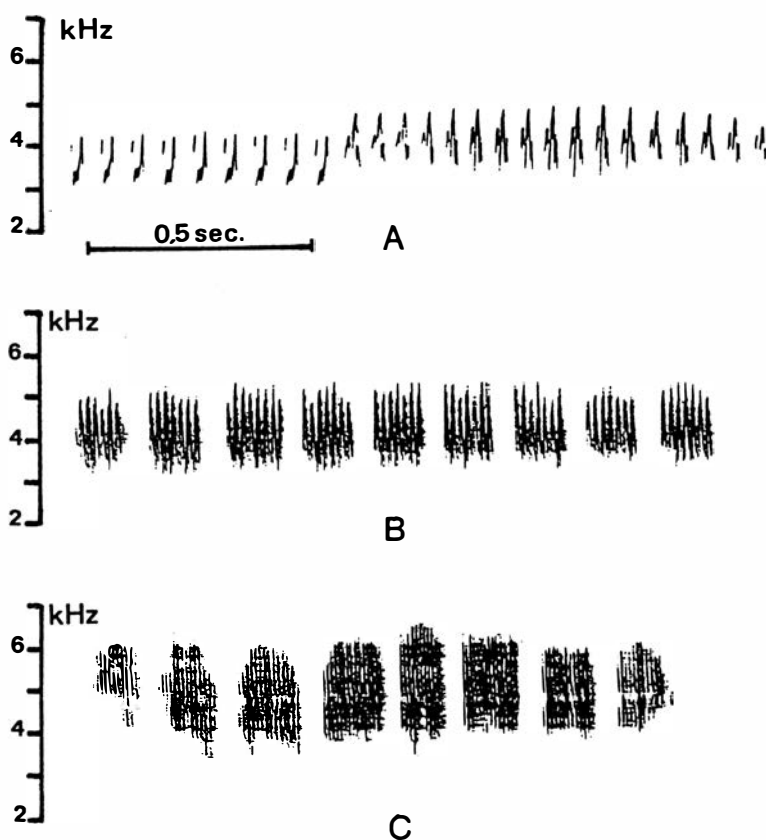


Figure 5. — Certains chants de Bruant zizi possèdent une structure atypique, c'est-à-dire imprévisible compte tenu des paramètres habituels. Peuvent être atypiques, la syntaxe du chant (A) ou la structure de la syllabe (B). Dans ce dernier cas, la durée et la construction de cette syllabe sont proches de celles observées chez un individu élevé en isolement acoustique (C).

Chant de syntaxe atypique

Nous avons enregistré à Carmensac en Périgord un Bruant zizi dont l'unique chant était composé de deux syllabes (Fig. 5A). La première partie du chant répète une syllabe et la seconde partie une autre syllabe. Il ne s'agissait pas de la juxtaposition fortuite de deux chants que cet oiseau aurait pu par ailleurs émettre séparément, car durant les dix jours où nous l'observâmes il a émis fréquemment des séries de ce chant, tout comme le font les autres Bruants zizi avec des chants normaux.

Chant avec une syllabe atypique

Dans une petite zone de 6 km² près de Tammies (Périgord) nous avons découvert en 1978 que cinq individus, sur dix sept congénères voisins, possédaient un chant tout à fait atypique pour l'espèce (Fig. 5B). Ce chant n'était donc pas rare dans cette localité. En 1983, trois Bruants zizi, sur quinze enregistrés à Tammies, émettaient encore ce chant atypique. La durée de vie d'un Bruant zizi étant inférieure à cinq ans, ces chants atypiques ont donc été transmis par tradition orale. Des enregistrements réalisés en Grèce par Chappuis, nous ont appris qu'en Thrace orientale, un Bruant zizi enregistré en 1956 avait lui aussi un chant de ce type à son répertoire.

Ces chants sont atypiques dans la mesure où ils ne respectent pas les règles habituelles de construction des syllabes (Fig. 3 et 4). La durée de cette syllabe (85 milliseconde) est beaucoup plus longue que celle des syllabes habituelles (43 milliseconde \pm 15). La structure de la syllabe est extrêmement monotone : un élément impulsionnel est répété six à huit fois. Cette syllabe ressemble à celle développée par un Bruant zizi élevé en isolement acoustique (Fig. 5C et § suivant). Toutefois ce dernier ne possédait que ce type de chant, alors qu'en nature, les Bruants zizi qui émettaient ce chant possédaient par ailleurs des chants tout à fait normaux à leur répertoire.

2) Ontogenèse du codage

Chez tous les Oscines étudiés à ce jour, les auteurs ont découvert une influence de l'apprentissage sur le codage du chant (cf. Kroodsmas et Baylis, 1982 pour une revue sur ce sujet). Les oscines élevés en isolement acoustique depuis l'éclosion développent des chants atypiques. Les aberrations relevées sont souvent très importantes ; elles portent sur les facteurs temporel et de hauteur, ainsi que sur la structure des éléments sonores, et la syntaxe des syllabes et des chants. Ces caractéristiques atypiques confèrent souvent à ces chants une structure « simplifiée ».

Chez quelques espèces, l'apprentissage a un rôle mineur dans le développement du chant, il ne corrige que faiblement les vocalisations « spontanées » que la maturation physiologique et comportementale met en place. Par exemple, les chants de Pinsons chanteurs (*Melospiza melodia*), développés en isolement acoustique, possèdent quelques caractéristiques qui sont proches ou identiques à celles des chants naturels : dimension du répertoire individuel, organisation des séquences de chants, accélération qui marque le début du chant (Mulligan, 1966 ; Kroodsmas, 1977).

Chez le Bruant zizi l'analyse du développement vocal d'un couple isolé acoustiquement et l'enregistrement en nature d'individus en train de développer

leurs chants, nous ont procuré de précieuses informations qui nous permettent de comprendre les processus fondamentaux qui président à l'ontogenèse du codage du chant.

a) Vocalisations d'un Bruant zizi élevé en isolement acoustique

Deux jeunes Bruants zizi, âgés de sept jours, furent retirés de leur nid, puis élevés à la main au laboratoire. Agés de 18 jours ils furent isolés dans une chambre sourde construite sur le modèle de celle qu'utilisa Thorpe (1958) pour étudier le Pinson des arbres. Les vocalisations de ces Bruants zizi, d'abord très aiguës et peu variées, se diversifièrent et descendirent en hauteur vers l'âge de deux mois et demi. A ce moment, la mue leur fit perdre le plumage juvénile et révéla que nous avions, en isolement, un mâle et une femelle.

Comme Marler et Mudinger (1971) le montrent pour d'autres Oscines élevés dans les mêmes conditions, les membres de notre couple développèrent divers cris, tous typiques de l'espèce et en tous points semblables à ceux que l'on peut enregistrer en nature. Cependant, à la différence des mâles sauvages vivant en liberté, le nôtre ne développa jamais de chant typique de l'espèce (Fig. 6).

Au cours des dix premiers mois, un chant atypique se mit en place à partir d'un « babil » très riche en unités sonores diverses. Durant cette période, des vocalisations très variées apparurent. Parmi elles, certaines étaient identiques aux éléments sonores que nous avons définis précédemment comme « l'alphabet » de l'espèce. Pourtant ces formes ne furent ni retenues ni combinées pour construire des syllabes. En l'absence de modèle, le Bruant zizi est donc incapable de reconnaître et de coder en syllabes les éléments inclus dans le « babil » de ses vocalisations. Ainsi, ce que cet oiseau apprend dans la nature, ce ne sont peut être pas tant les éléments que la manière de les coder en syllabes.

Le chant développé en isolement acoustique est atypique car la durée et la forme de la syllabe sont inhabituelles. La durée est très longue, 80 milliseconde, ce qui confère au chant un tempo très lent, et cette syllabe est constituée par la répétition d'un élément impulsionnel, qui entraîne une grande monotonie. Cet allongement et cette modification de la structure des syllabes, ce ralentissement du tempo, sont des traits constatés habituellement chez les espèces placées en isolement acoustique : Pinson chanteur (*Melospiza melodia*) Mulligan (1966), Bruant indigo (*Passerina cyanea*) Rice et Thompson (1968), Pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) Marler (1970), Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*) Schubert (1976), Tohi aux yeux rouges (*Pipilo erythrophthalmus*) Ewert (1979).

Quelques caractéristiques du chant atypique du Bruant zizi possèdent cependant des valeurs identiques à celles des chants naturels. Ainsi ce chant possède une durée normale et il est constitué d'une syllabe répétée. De plus, notre oiseau se perchait pour chanter au sommet de l'arbuste qui était dans sa cage, comme le font les Bruants zizi quand ils chantent *in natura*.

Ainsi, en l'absence de modèle spécifique, le Bruant zizi est incapable d'émettre des chants typiques de son espèce. Cependant une « matrice » de chant s'élabore, qui possède à la fois des caractéristiques normales et atypiques, et un codage stéréotypé apparaît.

b) Imitation de congénères en nature

Le Bruant zizi ne développe donc pas de chant normal quand il n'entend pas de congénère, et l'imitation est indispensable pour que s'élaborent des syllabes

EVOLUTION DES VOCALISATIONS EN ISOLATION ACOUSTIQUE

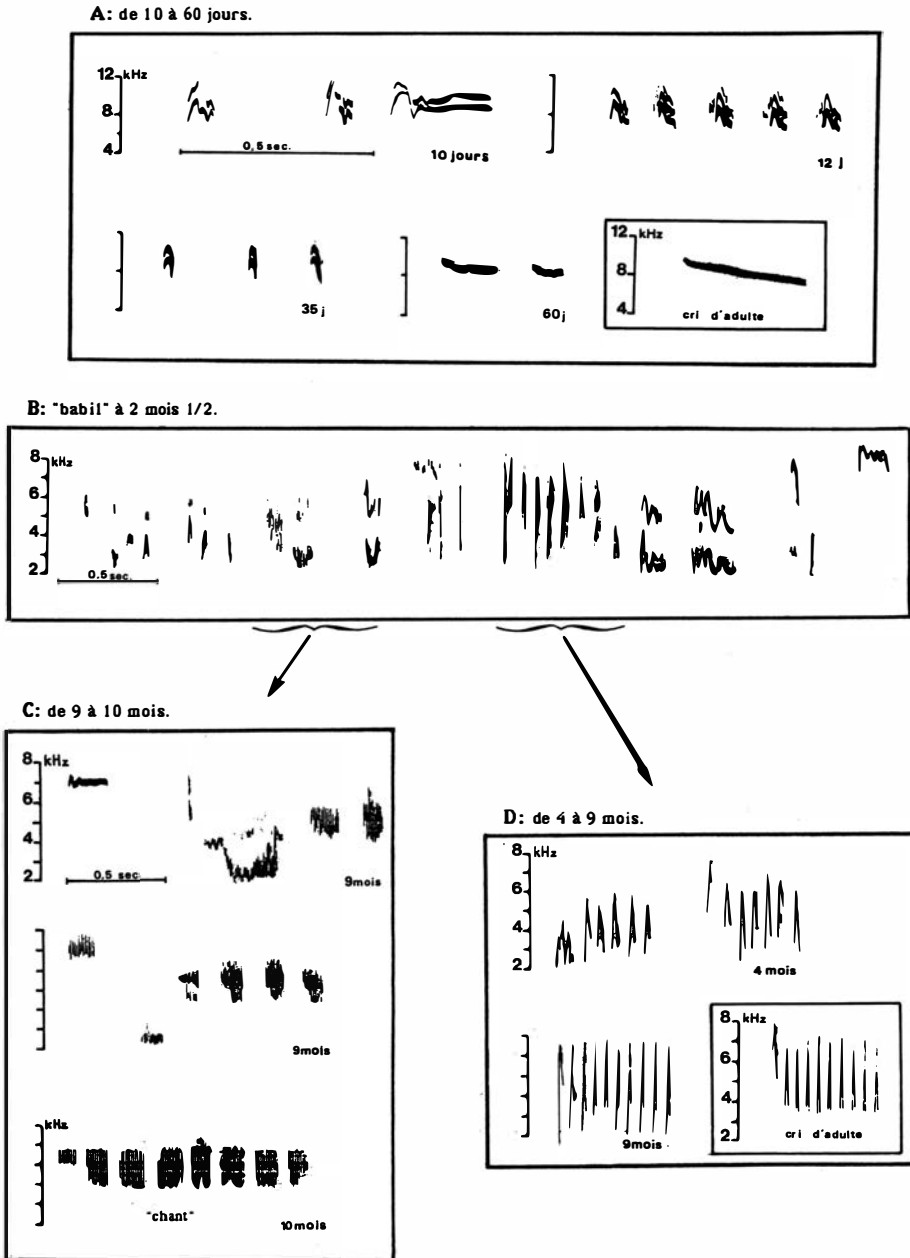


Figure 6. — Durant les deux premiers mois de sa vie un Bruant zizi émet des cris très aigus (A). Ces cris se transforment au fil des jours. A 2 mois 1/2, lors de la mue, les vocalisations se diversifient considérablement (B). Certaines ressemblent à des éléments contenus dans les chants habituels des adultes sauvages. Cependant ces éléments ne seront jamais retenus ou combinés chez l'adulte pour construire des syllabes. Dans ce « babil », petit à petit, deux lignes évolutives se dessinent. L'une mènera au cri d'« excitation » de l'adulte (D), l'autre à la construction d'un « chant » atypique (C).

spécifiques. Cette imitation des congénères, nous avons réussi à l'observer en nature.

Durant l'hiver, on rencontre parfois des bandes erratiques de Bruants zizi. Il est très rare, à cette époque, d'entendre plusieurs mâles d'une bande chanter ensemble. En fin d'hiver, nous avons cependant pu effectuer un tel enregistrement. Durant quelques minutes, une bande composée de sept oiseaux s'était perchée sur quelques arbres voisins, et quatre mâles chantèrent des chants très semblables (Fig. 7).

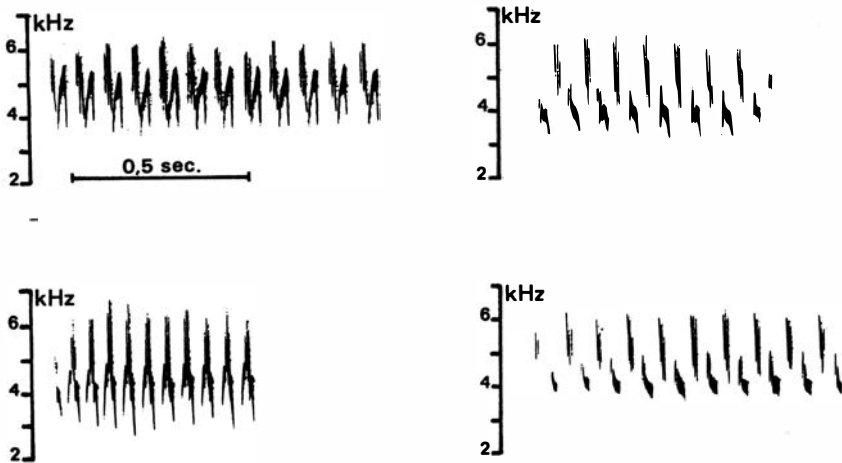


Figure 7. — Quatre mâles Bruant zizi appartenant à une bande hivernale furent enregistrés alors qu'ils chantaient dans des arbres voisins. On constate que ces quatre mâles vocalisaient des chants très similaires, en introduisant toutefois des différences individuelles.

DISCUSSION

La spécificité du Bruant zizi

Les chants du Bruant zizi et du Bruant jaune présentent donc quelques similitudes (durée de chant, largeur spectrale), mais de notables différences les séparent (hauteur, tempo, motif final du Bruant jaune). Ces différences de structure générale des chants ne sont cependant pas des paramètres spécifiques indispensables à la reconnaissance. Ainsi le tempo des chants du Bruant zizi peut être grandement modifié sans que la reconnaissance spécifique soit affectée pour autant (Kreutzer, 1983). Nous savons aussi qu'une translation du chant du Bruant zizi de 1 kHz vers l'aigu ne modifie pas la reconnaissance des chants (Kreutzer, 1985). Une telle translation place pourtant les chants de cette espèce dans la bande habituelle du Bruant jaune. Ainsi des paramètres stables du codage ne sont pas indispensables au décodage.

C'est donc plutôt vers la forme des éléments sonores et la syntaxe des syllabes qu'il faudrait rechercher la spécificité. Ces facteurs s'avèrent être de bons

candidats pour encoder l'identité d'une espèce. En effet les mêmes éléments sonores constitutifs des syllabes sont retrouvés dans des chants enregistrés en divers points de l'aire de répartition géographique. Chez le Verdier (*Chloris chloris*) un phénomène semblable existe, Güttinger (1977) remarque que la morphologie des éléments ne s'altère pas avec la distance.

La variété des syllabes qui résulte chez le Bruant zizi du jeu des multiples combinaisons d'éléments, apparente cette espèce au Bruant des marais (*Melospiza georgiana*) étudié par Marler et Pickert (1984). Chez cette espèce nord-américaine le chant se compose lui aussi d'une même syllabe répétée. Balaban (1988) a montré que des combinaisons particulières d'unités sonores sont à l'origine de dialectes. Chaque population locale possède donc sa propre syntaxe. Il suffit qu'à l'intérieur d'une syllabe un seul élément sonore soit différent pour que les mâles ou les femelles de cette espèce réagissent différemment. Ainsi d'infimes modifications de la syntaxe sont perçues. Ces différences pourraient jouer un rôle lors du choix du partenaire.

Chants atypiques : origine et transmission par tradition orale.

Il peut exister différentes formes de chants atypiques pour une espèce. Certains représentent des emprunts hétérosécifiques (*mischsänger*), d'autres correspondent à des formes inhabituelles. C'est ce dernier cas qui retiendra notre attention. Czikieli (1980) a enregistré un chant atypique de Bruant proyer (*Emberiza calandra*). La syntaxe et la forme des éléments sonores sont totalement nouvelles, comparées à celles des chants habituels. Il arrive parfois, comme Borror (1968) le signale pour le Tohi aux yeux rouges (*Pipilo erythrophthalmus*), qu'un individu possède à la fois des chants normaux et un chant atypique. Ce dernier cas s'apparente à nos observations en Périgord. Mais les chants émis par ces Bruants zizi ressemblent en outre à ceux développés en isolement acoustique.

Thielcke (1983) observe que chez le Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*) des individus originaires d'Europe centrale, isolés acoustiquement dès leur plus jeune âge, développent ensuite des chants atypiques pour leur zone géographique d'origine. Cependant ces chants sont proches de ceux qu'émettent en nature les Pouillots véloces de la sous-espèce espagnole. Thielcke propose donc, pour expliquer l'origine du chant de la sous-espèce ibérique, un effet « fondateur » dû à des individus venus d'Europe centrale et privés de modèles spécifiques durant la période de mémorisation des chants. Salomon (1989) remarque en outre que le cri usuel des Pouillots véloces européens est intégré dans le chant des ibériques, ce qui aurait pu conduire ces derniers à modifier leur cri usuel. Cette remarque va dans le même sens que les observations de Thielcke, car on sait qu'en l'absence de modèles spécifiques les oiseaux intègrent parfois des cris à leurs chants atypiques. L'hypothèse de Thielcke implique que ces chants atypiques puissent se transmettre par tradition orale pendant plusieurs générations. C'est ce que nous avons constaté à Tammies où, pendant sept ans, des Bruants zizi ont émis des chants atypiques semblables à ceux développés par des individus élevés en isolement acoustique.

Le rôle de l'imitation lors de l'ontogenèse du chant

Le Bruant zizi, comme nous l'avons vu précédemment, ne développe pas de chant normal s'il n'entend pas de congénères. L'imitation est donc indispensable

à la reproduction du répertoire spécifique. D'autres auteurs ont également montré que l'imitation entre congénères d'un même groupe joue un rôle important lors de l'apprentissage du chant. Des individus, élevés groupés en isolement acoustique, possèdent des chants qui se ressemblent beaucoup plus que ceux émis par des individus acoustiquement isolés, mais élevés séparément. C'est le cas chez le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) Thorpe (1958), les Grimpereaux des jardins et des bois (*Certhia brachydactyla* et *C. familiaris*) Thielcke (1970), *Lonchura flaviprymna* Güttinger (1973) et la Mésange nonette (*Parus palustris*) Becker (1978). Ce phénomène d'imitation en groupe n'est toutefois pas général. Marler (1970) ne l'observe pas chez le Pinson à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*).

Lorsqu'il y a imitation, cela ne signifie pas forcément qu'il existe une similitude absolue des répertoires. Chez la Mésange nonette, les membres d'un groupe possèdent à la fois des chants similaires et des chants différents. Nous avons vu que chaque Bruant zizi du groupe hivernal observé possédait sa propre manière pour « interpréter » le thème commun. L'imitation se double ici, comme chez d'autres espèces, d'improvisation (Marler et Peters, 1982).

Compétition sexuelle et absence de dialectes

On remarquera que les individus de cette bande hivernale chantaient le même type de chant, alors que durant la période de reproduction, nous avons vu que les congénères qui possèdent des chants identiques ne sont pas des voisins immédiats. Il faut donc en conclure que les Bruants zizi formant une bande hivernale ne s'établissent pas ultérieurement dans des territoires contigus. La dispersion des individus pourrait donc éventuellement expliquer l'absence de dialecte chez cette espèce.

La grande variété locale des chants et l'inexistence de dialecte pourrait traduire une absence d'organisation du chant au niveau « population » chez le Bruant zizi. Ainsi les facteurs d'individualité et de différenciation seraient favorisés au détriment de ceux qui avantagent le groupe et le conformisme. Ce phénomène est peut être dû, comme le postulent Catchpole et McGregor (1985), à une importante sélection sexuelle qui pousserait les mâles à se différencier de leurs voisins. Ceci opposerait alors le Bruant zizi au Bruant proyer (*Emberiza calandra*) chez lequel il existe des dialectes très marqués (Pellerin, 1983). Dans ce cas le Bruant zizi constituerait un bon matériel pour étudier le rôle de la sélection sexuelle sur l'évolution des chants.

RÉSUMÉ

Le chant du Bruant zizi (*Emberiza cirulus*) se compose d'une même syllabe répétée. Les mâles possèdent en moyenne 2,4 chants à leur répertoire, soit 2,4 syllabes. Des congénères voisins présentent souvent des répertoires très différents ; il en résulte une grande diversité de types de syllabes. Cependant cette diversité est limitée, car les syllabes sont construites à partir d'unités sonores plus petites, les éléments. Il n'existe qu'un petit nombre d'éléments, qui peuvent être regroupés en cinq catégories, véritable « alphabet » du codage. Ainsi la « phono-

logie » de l'espèce est limitée. De multiples combinaisons d'éléments sonores sont à l'origine de la grande diversité des syllabes. On rencontre parfois des chants atypiques qui présentent une syntaxe ou des syllabes inhabituelles. Certains chants atypiques sont similaires aux chants développés par des individus élevés en isolement acoustique. En nature, des chants atypiques peuvent se transmettre d'une génération à l'autre par tradition orale. L'imitation inter-individuelle et conspécifique constitue un facteur fondamental pour la transmission et la reproduction du répertoire.

SUMMARY

The diversity and specificity of the vocal repertoire of the Cirl bunting (*Emberiza cirlus*) is studied, making use of 2180 song recordings of 89 individual birds from different parts of Europe. Cirl bunting songs are composed of the repetition of a single syllable. On the average, each male repertoire is made of 2.4 song types (or syllables). However, neighbouring conspecifics very often have different repertoires; consequently, there is a great variety of syllable types. Such a diversity is nevertheless limited, as syllable types consist of a combination of smaller acoustic units, the elements, whose number is much smaller than that of the syllables. Only five categories of elements can indeed be distinguished, and the species' « phonology » is therefore limited.

Two atypical songs were recorded in natural conditions. In the first case, the song syntax was atypical, whereas it was the shape of the elements, and the syllable pattern, which were unusual in the second case — though the song of the latter bird was similar to that developed by a Cirl bunting reared in acoustic isolation. Acoustic imitation and social contacts between conspecifics can be considered as basic requirements for the transmission of the specific song repertoire from one generation to the other in this species.

REMERCIEMENTS

Ces recherches poursuivies au Laboratoire d'Ethologie Expérimentale (direction J.C. Brémond), furent financées par le CNRS (URA 667, Université Paris XIII) et l'Université Paris X. Je remercie : C. Chappuis pour les nombreux chants qu'il m'a aimablement transmis, B. Darchen, B. Dussart, D. Defaye et G. Moreau pour leur hospitalité durant mes séjours sur les lieux d'études. Une partie du manuscrit a été conçue grâce à l'assistance informatique de H. Fuchs et A. Büschges à l'Université de Kaiserslautern (R.F.A.) ; C. Payen-Kreutzer a réalisé les figures et tableaux, J. Chevallier le dessin de Bruant zizi. Je remercie E. Vallet et C. Erard de leurs commentaires à la lecture du manuscrit.

REFERENCES

- BALABAN, E. (1988). — Bird song syntax : Learned intraspecific variation is meaningful. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85 : 3657-3660.
- BECKER, P.H. (1978). — Der Einfluss des Lernens auf einfache und komplexe Gesangsstrophen der Sumpfmeise (*Parus palustris*). *J. Ornithol.*, 119 : 388-411.
- BORROR, D.J. (1980). — Unusual songs in passerine birds. *Ohio J. Sci.*, 68 : 129-138.
- BREMOND, J.C. (1968). — Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). *Terre Vie*, 22 : 109-220.

- CATCHPOLE, C.K. et MCGREGOR, P.K. (1985). — Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in european buntings of the genus *Emberiza*. *Anim. Behav.*, 33 : 1378-1380.
- CHAPPUIS, C. (1969). — Un cline vocal chez les oiseaux paléarctiques : variation tonale des vocalisations sous différentes latitudes. *Alda*, 37 : 59-71.
- CZIKELI, H. (1980). — Abnormaler Gesang einer Grauammer (*Emberiza calandra*) sowie andere Angaben über die Variabilität des Grauammer-gesanges. *Egretta*, 23 : 20-30.
- EWERT, D.N. (1979). — Development of song of a Rufous-sided Towhee raised in acoustic isolation. *Condor*, 81 : 313-316.
- FERRY, C. et DESCHAMPTRE, A. (1974). — Le chant signal interspécifique chez *Hippolais icterina* et *polyglotta*. *Alda*, 42 : 289-312.
- GOMPERTZ, T. (1961). — The vocabulary of the Great tit. *British Birds*, 54 : 369-394, 409-418.
- GÜTTINGER, H.R. (1973). — Kopiervermögen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger Lonchura-arten (Estrildidae). *Z. Tierpsychol.*, 32 : 374-385.
- GÜTTINGER, H.R. (1977). — Variable and constant structures in Greenfinch songs (*Chloris chloris*) in different localisations. *Behaviour*, 60 : 304-318.
- HELB, H.W. (1978). — Song structure and territorial behaviour in european Warblers (*Phylloscopus*). *Acta XVII Cong. Int. Ornithol.*, Berlin, 1368-1369.
- IMMELMANN, K. (1967). — Zur ontogenetischen Gesangsentwicklung bei Prachtfinken. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, Göttingen, 320-332.
- IMMELMANN, K. (1969). — Song development in the Zebra finch and other Estrildid finches. In *Bird Vocalizations*, R.A. Hinde (Ed.), Cambridge, University Press, 61-74.
- KREUTZER, M. (1979). — Etude du chant chez le Bruant zizi (*Emberiza cirulus*), le répertoire, caractéristiques et distribution. *Behaviour*, 71 : 291-321.
- KREUTZER, M. (1983). — L'asymétrie entre le codage et le décodage du tempo, facteur d'évolution des chants chez le Bruant zizi (*Emberiza cirulus*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 297 : 71-74.
- KREUTZER, M. (1985). — *Le chant du Bruant zizi (Emberiza cirulus), codage, décodage et évolution*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- KROODSMA, D.E. (1977). — A re-evaluation of song development in the Song Sparrow. *Anim. Behav.*, 25 : 390-399.
- KROODSMA, D.E. et BAYLIS, J.R. (1982). — A world survey of evidence for vocal learning in birds. Appendix in : *Acoustic Communication in Birds*, vol. 2, Kroodsma & Miller (Eds.) Academic Press, New York.
- LEMON, R.E. et SCOTT, D.M. (1966). — On the development of song in young Cardinals. *Can. J. Zool.*, 44 : 191-197.
- MARLER, P. (1952). — Variation in the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 94 : 458-472.
- MARLER, P. (1956). — Behaviour of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Behaviour*, Suppl., 5 : 1-184.
- MARLER, P. (1970). — A comparative approach to vocal learning : song development in White-crowned sparrows. *J. Comp. Physiol.*, 71 : 1-25.
- MARLER, P. et MUNDINGER, P. (1971). — Vocal learning in birds, in *Ontogeny of Vertebrate Behavior*, H. Molte (Ed.), Academic Press, 389-450.
- MARLER, P. et PETERS, S. (1982). — Developmental overproduction and selective attribution : New processus in the epigenesis of bird song. *Develop. Psychobiol.*, 15 : 369-378.
- MARLER, P. et PICKERT, R. (1984). — Species universal microstructures in the learned song of the Swamp sparrow (*Melospiza georgiana*). *Anim. Behav.*, 32 : 673-689.
- MARLER, P. et TAMURA, M. (1962). — Song « dialects » in three populations of White-crowned sparrows. *Condor*, 64 : 368-377.
- MARLER, P. et TAMURA, M. (1964). — Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science*, 146 : 1483-1486.
- MULLIGAN, J.A. (1966). — Singing behavior and its development in the Song sparrow *Melospiza melodia*. *Univ. Calif. Public. Zool.*, 81 : 1-76.
- NICOLAI, J. (1959). — Familientradition in der Gesangsentwicklung des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). *J. Ornithol.*, 100 : 39-46.
- PELLERIN, M. (1983). — Variability of response of the Corn bunting, *Emberiza calandra*, to songs of different dialects. *Behav. Processes*, 8 : 157-163.

- POULSEN, H.N. (1951). — Inheritance and learning in the song of the Chaffinch. *Behaviour*, 3 : 216-227.
- RICE, J.C. et THOMPSON, W.L. (1968). — Song development in the Indigo bunting. *Anim. Behav.*, 16 : 462-469.
- SALOMON, M. (1989). — *Recherches sur la spéciation allopatrique : le cas des pouillots véloces (Aves, Muscicapidae) des formes européennes (Phylloscopus c. collybita) et ibérique (P. c. brehmii) dans leur zone de contact des Pyrénées occidentales.* Thèse de Doctorat, Université Paris VII.
- SCHUBERT, M. (1976). — Das akustische Repertoire des Fitislaubsängers (*Phylloscopus t. trochilus*) und seine Erbliehen und durch lernen erworbenen Bestandteile. *Beitr. Vogelkd.*, Leipzig, 22 : 167-200.
- THIELCKE, G. (1961). — Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (*Certhia familiaris* und *C. brachydactyla*). *Z. Tierpsychol.*, 18 : 188-204.
- THIECKE, G. (1970). — Lernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 8 : 309-320.
- THIELCKE, G. (1983). — Entstanden Dialekte des Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*) durch Lernentzug. *J. Ornithol.*, 124 : 333-368.
- THORPE, W.H. (1954). — The process of song-learning in the Chaffinch as studied by means of the sound spectograph. *Nature*, 173 : 465.
- THORPE, W.H. (1958). — The learning of song patterns by birds, with special reference to the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 100 : 535-570.