

Alauda

Revue internationale
d'Ornithologie

<http://seofalauda.wix.com/seof>

Société d'Études Ornithologiques de France - SEOF

Muséum National d'Histoire Naturelle

Pinson des arbres: imitations
et transmission culturelle

Chevêche d'Athéna:
recensement et mise à jour
des données en Ile-de-France

Oiseaux d'eau hivernant
sur le cours du Rhin



Volume 84 (3) 2016

ALAUDA (nouvelle série) LXXXIV. – 3 . 2016

IMITATIONS ET TRANSMISSION CULTURELLE DANS LE CHANT DU PINSON DES ARBRES *Fringilla coelebs*?

Maxime METZMACHER⁽¹⁾

Mimicry and cultural inheritance in the Chaffinch song *Fringilla coelebs*? The Chaffinch *Fringilla coelebs* can learn heterospecific vocalizations. Yet, in full song, an entire heterospecific song output seems to be a rare event. The most numerous examples of Chaffinches mimicking other species involve calls. The most frequent imitations are those of widespread, noisy species and very common breeders in or near the habitat of the Chaffinch. In the first part of the song (the trill), the imitations - as the other syllables - are usually repeated in series without reorganization of sound material. In this case, the vocal appropriation is an iterative process. The imitations incorporated in the final flourish, on the other hand, are more rarely repeated and some are not at all. They are almost exclusively short acute notes (e.g., calls of *Motacilla alba* or *Sitta europea*). Such recombinations increases the frequency span of this flourish and modifies at the same time both its composition and its rhythmic structure. In this case, it is a generative process.

The Chaffinch has the capacity to produce very accurate copying. This faithful copying enables cultural transmission, for more than 40 years, of certain song types and heterospecific imitations.

The juvenile seems to have some foreknowledge of the specific song's syntax rules and the position of the heterospecific imitations in the song seems to be nonrandom. This foreknowledge might involve constraints that channel syllables into the appropriate section of the song.

Among several European Chaffinch populations, the borrowed calls incorporated in the song's final flourish are mainly short high-pitched notes. The following functions for some heterospecific imitations in this final flourish are suggested for Chaffinches:

- 1) Ranging hypothesis. The degradation of these high frequency notes might allow receivers to assess the distance of to the singer.
- 2) Sexual selection. The final flourish could be a sexy flourish, due to its broad bandwidth, syllabic diversity and dynamic rhythm. In this flourish, the heterospecific syllables' acoustic structure could strengthen the supernormal nature of this vocal stimulus and might have a selective advantage.



Dessin François Lovaty

Mots clés: *Fringilla coelebs*, Chant, Imitations, Transmission culturelle.

Key words: *Fringilla coelebs*, Song, Mimicry, Cultural inheritance.

⁽¹⁾ rue abbé Péters 50, B-4960 Malmedy (Belgique).

INTRODUCTION

Parmi les oiseaux chanteurs, quelques espèces sont réputées pour la très grande diversité de leur répertoire imitatif. C'est le cas, par exemple, de la Rousserolle verderolle *Acrocephalus palustris* (DOWSETT-LEMAIRE, 1979) et de la Gorgebleue *Luscinia svecica* (WALLSCHLÄGER, 1978; SCHMIDT, 1988; METZMACHER, 2008). Mais, en ce qui concerne le Pinson des arbres, où l'apprentissage joue aussi un rôle majeur dans l'ontogenèse du chant (THORPE, 1954 et 1958; KONISHI & NOTTEBOHM, 1969; SLATER & INCE, 1982; METZMACHER, 1990 et 1995), THORPE considérait qu'il ne s'agissait pas d'un véritable oiseau imitateur, car, pour lui, son chant adulte ne comportait pas d'imitations hétérospécifiques.

Depuis, les observations de SLATER (1983), de HELB *et al.* (1985) et de BERGMANN (1993) ont invalidé cette conclusion. Mais, chez le Pinson, une série de questions restaient toutefois sans réponse. Dans son chant, l'emprunt vocal :

- Concerne-t-il des chants entiers ou seulement des imitations très brèves (cris, syllabes isolées) ?
- Est-il sélectif ?
- Quand et où a-t-il lieu ?
- Se transmet-il d'une génération à l'autre ?
- Est-il itératif ou génératif ? Dans le premier cas, il se caractériserait par une simple répétition de syllabes, de motifs ou même de phrases entières sans restructuration du matériel sonore. Dans le second, par contre, il se caractériserait par la production de nouvelles syllabes à partir de nouvelles combinaisons d'éléments sonores.
- A-t-il une fonction ?

Cet article tentera d'apporter des éléments de réponse à ces multiples questions et de rechercher d'éventuels traits communs entre le chant du Pinson des arbres et celui de quelques grands imitateurs, comme la Rousserolle verderolle et la Gorgebleue à miroir.

SUJET ET MÉTHODES

Sites d'enregistrement

En Belgique, le matériel de base pour cette étude, enregistré en 1971 (METZMACHER & MAIRY,

1972), en 1980 (METZMACHER, 1982) et en 2014, provient de 8 sites. En 1972, dans le Nord de l'Italie, les enregistrements ont été réalisés à Bagni di Vinadio et à Limone (TAB. I). La localisation géographique de chaque pinson enregistré est notée dans un rayon de 100 m sur base des cartes I.G.N.

En plus de ces échantillons, j'ai aussi analysé les enregistrements de ULRICH (1962), PALMER & BOSWALL (1969), CHARRON *et al.* (1987), BERGMANN *et al.* (2008) et, en ce qui concerne les espèces imitées, les enregistrements de ma sonothèque.

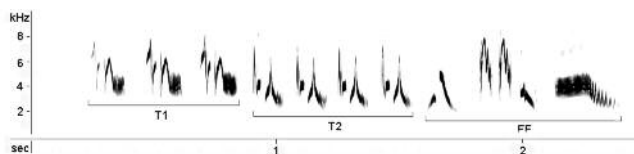
Méthodes d'enregistrement

En 1971 et 1980, les méthodes utilisées en Belgique ont été présentées dans METZMACHER & MAIRY, 1972; METZMACHER, 1982. En 1972, en Italie, les pinsons ont été enregistrés à l'aide d'un microphone « *Beyer M 69* » fixé au foyer d'un réflecteur parabolique (diamètre: 74 cm), connecté à un magnétophone « *4 400 Uher* » à la vitesse de 19 cm/s. En 2014, en Belgique, les enregistrements ont été réalisés à l'aide d'un microphone « *Sennheiser ME 64* » fixé au foyer d'un réflecteur parabolique d'un diamètre identique à celui de 1971, 1972 et 1980, et connecté à un enregistreur digital « *Tascam DA-P1* », utilisant une fréquence d'échantillonnage de 48 kHz et une résolution de 16 bits.

TABLEAU I. – Sites (année) des enregistrements de Pinson des arbres.
Recordings sites (year) of Chaffinch song.

Site	Localisation
Belgique (1971)	
Hautes-Fagnes (Botrange)	50°29' N/06°05' W
Thommen	50°13' N/06°06' W
Werbomont	50°23' N/05°42' W
Bonnelles	50°33' N/05°30' W
Hannut	50°39' N/05°03' W
Bruges	51°13' N/03°07' W
Italie (1972)	
Bagni di Vinadio	44°17' N/07°04' W
Limone	45°48' N/10°47' W
Belgique (1980)	
Hautes-Fagnes (Botrange)	50°29' N/06°05' W
Hautes-Fagnes (Hockai)	50°29' N/05°59' W
Hautes-Fagnes (Hertogenwald)	50°35' N/ 06°01' W
Belgique (2014)	
Hautes-Fagnes (Botrange)	50°29' N/6°05' W

FIG. 1.— Sonagramme d'un chant de Pinson : trille divisé en plusieurs sections (T1, T2) et fioriture finale (FF). Chaque section est constituée de syllabes de même type. La fioriture finale comporte divers éléments formant une séquence plus complexe et, dans cet exemple, deux notes de haute fréquence.



Sonogram of a Chaffinch song: trill divided in several sections (T1, T2) and final flourish (FF). Each section is made up of several syllables belonging to the same type. The final flourish is composed of several elements clustered in a more complex sequence and, in this example, two high frequency notes.

Analyses des données

Tous les enregistrements ont été analysés avec le logiciel « WaveSurfer » (Version 1.8.5, fenêtre de Hanning et transformée de Fourier FFT = 512 points) et les sonagrammes de tous les types de chants ont été réalisés durant l'analyse des enregistrements de chaque oiseau. À partir d'une inspection visuelle des sonagrammes, les petits répertoires des différents individus ont été identifiés et les types de chants ont été comparés. Ensuite, une liste des types de chants émis dans chacune des différentes zones d'enregistrement a été établie. Toutes les imitations présumées ont été identifiées à l'écoute et à l'œil et les sonagrammes des pinsons et de leurs modèles potentiels ont été comparés.

La phrase complète du Pinson des arbres, qui dure environ 2,5 secondes (1,5 jusqu'à 3 secondes) présente deux parties (FIG. 1) : un trille, divisé d'habitude en plusieurs sections de fréquence le plus souvent décroissante, et une fioriture finale (*end phrase, terminal flourish*, en anglais; *Überschlag, Endschnörkel*, en allemand) formée d'un lot de syllabes plus hétérogènes (NÜRNBERGER *et al.*, 1989). Entre les différentes sections, on trouve parfois une (ou deux) syllabe(s) de forme particulière (*transitional syllable*, en anglais; *Einzel silbe*, en allemand). Chaque répertoire individuel, enfin, présente d'une à six phrases de ce type, mais le plus souvent deux ou trois (MARLER, 1952 et 1956; BERGMANN 1993, obs. pers.)

Les termes de bioacoustique employés dans cette étude, et illustrés dans la Figure 1, sont repris de SLATER & INCE (1979), THIELCKE (1988) et METZMACHER (1995). Les syllabes de haute fréquence de la fioriture finale ont été classées en

deux groupes : le premier concerne les éléments similaires à un des cris de Bergeronnette grise *Motacilla alba* (FIG. 1) ou au cri de très haute fréquence (FIG. 6 D) de la Sittelle torchepot *Sitta europaea*. La qualité de l'enregistrement n'étant pas toujours optimale dans les hautes fréquences, il n'était pas toujours possible de les distinguer. Le second groupe rassemble les éléments de haute fréquence d'autres types (dans ces cas, il ne s'agit peut-être pas d'imitations).

Les termes relatifs au Système du chant ont été définis par THE AVIAN BRAIN NOMENCLATURE CONSORTIUM (2005). Par exemple :

- CMM (caudal medial mesopallium).
- HVC (high vocal center, a letter-based name).
- LMAN (lateral magnocellular nucleus of the anterior nidopallium).
- NCM (caudal medial nidopallium).
- RA (robust nucleus of the arcopallium).

RÉSULTATS

Espèces imitées

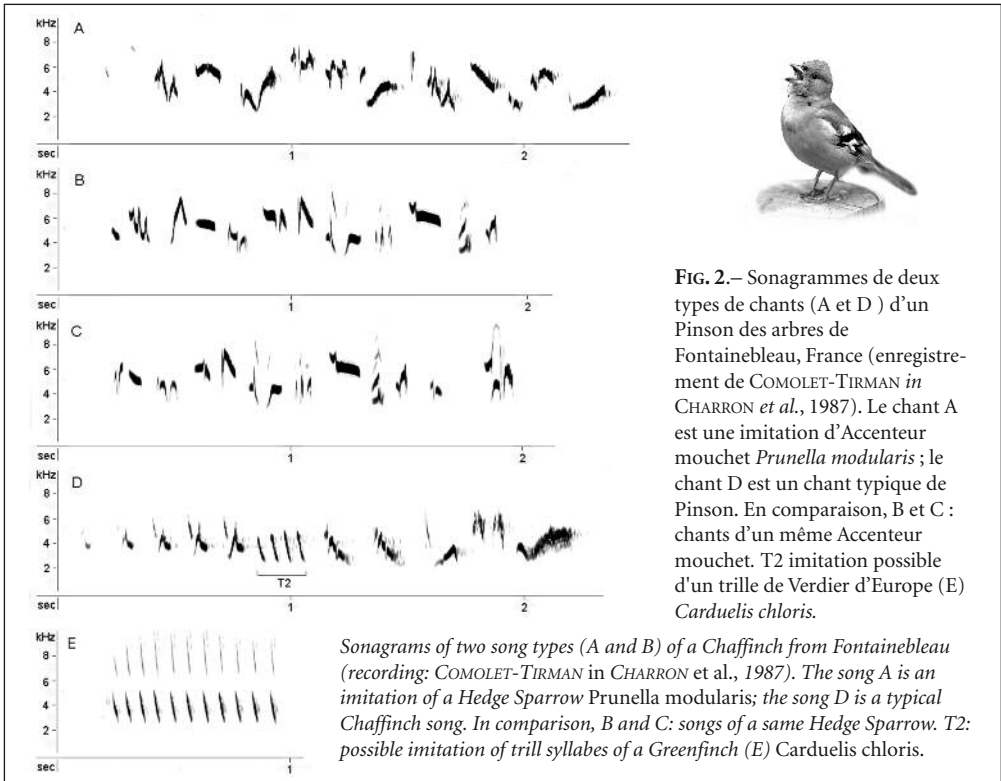
Imitations de phrases entières

Dans un échantillon de plus de 400 chants de pinsons de Belgique et d'Italie (TAB. II), je n'ai pas trouvé d'imitation de phrases entières d'autres espèces. Mais, un enregistrement de COMOLET-TIRMAN (*in* CHARRON *et al.*, 1987) fournit un exemple d'imitation du chant d'Accenteur mouche *Prunella modularis*, que j'ai analysé (FIG. 2). Le modèle que l'oiseau a entendu et réellement copié n'est toutefois pas connu. Ce pinson possédait un deuxième chant : dans ce cas, il s'agissait bien d'un chant de son espèce (FIG. 2D).

Chants	Espèce imitée			Notes Haute Fréquence		
	N	<i>Sitta europea</i>	<i>Dendrocopos major</i>	a	b	a - b
Belgique (1971)						
Bruges	29	0	3	62	38	100
Hannut	45	2	2	91	9	100
Bonnelles	67	21	1	97	1	99
Werbomont	61	7	2	77	11	89
Thommen	50	2	4	70	8	78
HF (Botrange I)	42	12	2	57	24	81
HF (Botrange II)	60	13	3	72	10	82
Belgique (1980)						
HF (Hertogenwald)	46	17	7	67	13	80
HF (Hockai)	33	9	6	79	3	82
HF (Botrange)	31	3	0	71	10	81
Belgique (2014)						
HF (Botrange)	50	10	8	60	14	74
Italie (1972)						
Bagni di Vinadio	14	21	0	100	0	100
Limone	10	0	0	100	0	100

TABLEAU II.— Occurrence des imitations de cris de Sittelle torcheplot *Sitta europea* et de Pic épeiche *Dendrocopos major* dans les types de chant du Pinson des arbres et occurrence des notes de haute fréquence dans leur floriture finale. N = nombre de types de chant dans 11 échantillons de Belgique (enregistrés en 1971, 1980 et 2014) et 2 d'Italie (enregistrés en 1972).

Occurrence of calls imitations of Nuthatch *Sitta europea* and Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in Chaffinch song types and occurrence of high frequency notes in their final flourish. N = numbers of song types in 11 samples from Belgium (recorded in 1971, 1980 and 2014) and 2 from Italy (recorded in 1972). See text for details.



Imitations de syllabes

Les exemples les plus fréquents de pinsons imitant d'autres espèces concernaient des fragments de chants (FIG. 3, 4 et 5) et surtout des cris

(FIG. 6, TAB. II). Certaines imitations ont pu être spécifiquement identifiées, quand la qualité des sons enregistrés (en particulier aux hautes fréquences) était suffisamment bonne.

FIG. 3.–

A, B: un type de chant de deux Pinsons des arbres.
 A: de Hertogenwald en 1980;
 B: de Botrange en 2014.
 C: un trille de Pinson de Mont-Fragué, Espagne (enregistrement de DEROUSSEN in CHARRON et al., 1987).
 D, E: Trilles de Bruant jaune *Emberiza citrinella*.

A, B: one song type from two Chaffinches.
 A: from Hertogenwald in 1980;
 B: from Botrange in 2014.
 C: Chaffinch trill from Mont-Fragué, Spain (recording from DEROUSSEN in CHARRON et al., 1987).
 D, E: Trills of Yellowhammer *Emberiza citrinella* song.
 See text for details.

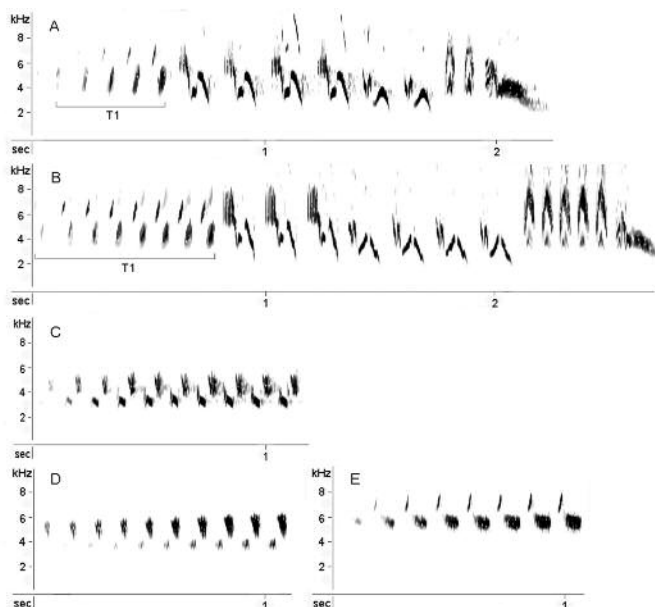
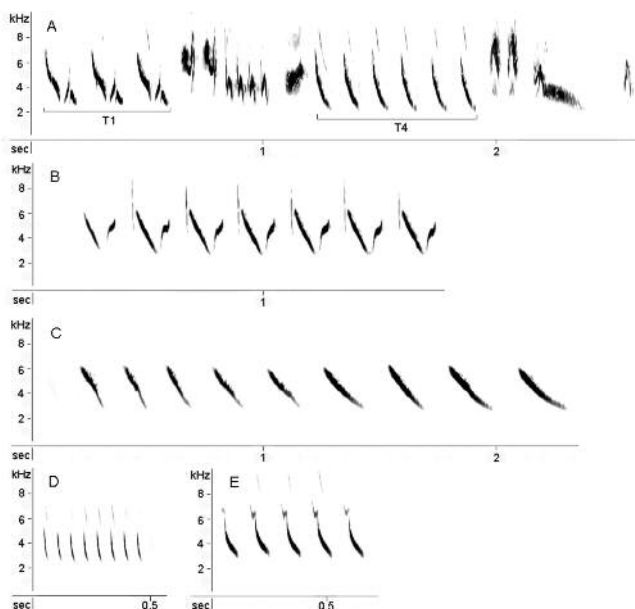


FIG. 4.–

A: chant de Pinson des arbres (de Botrange en 2014).
 B: chant de Mésange noire *Parus ater*.
 C, D, E: trilles extraits d'un chant de Pipit des arbres *Anthus trivialis*.
 B, D, E: enregistrements de CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010).

A: Chaffinch song (from Botrange in 2014).
 B: Coal Tit *Parus ater* song.
 C, D, E: trill sections from Tree Pipit *Anthus trivialis* song
 B, D, E: recordings from CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010).



Incorporation de syllabes imitées dans les trilles.— Figure 3 (phrases A, B et C) : les syllabes de T1 présentent une syntaxe similaire à celle du trille du Bruant jaune *Emberiza citrinella*. Leur forme est aussi fort proche de certaines syllabes de ce Bruant (pour un aperçu plus complet de leur morphologie, voir par ex. HANSEN, 1981 : FIG. 1). Mais, en ce qui concerne la phrase C, l'auteur de l'enregistrement (F. DE ROUSSEN) entendait une imitation de Rougequeue noir *Phoenicurus ochruros*. Ce pinson avait aussi un chant « normal » dans son répertoire.

Figure 4 : les syllabes de T1 semblent correspondre à des imitations de Mésange noire et

celles de T4 à des imitations de Pipit des arbres.

Figure 5 : les syllabes de T3 sont comparables à celles de la Mésange nonnette.

Figure 6 (phrases A et B) : les syllabes de T3 sont des imitations du « tuid » de la Sittelle torchepot. Ces imitations sont plus communes que les précédentes, mais elles se situent presque toujours dans la fioriture finale (FIG. 8).

Incorporation des syllabes imitées dans la fioriture finale.— Le plus souvent, les sons incorporés dans la fioriture finale sont des cris de Sittelle torchepot *Sitta europaea* (FIG. 7 et 8), de Bergeronnette grise *Motacilla alba* (FIG. 7, 8 et

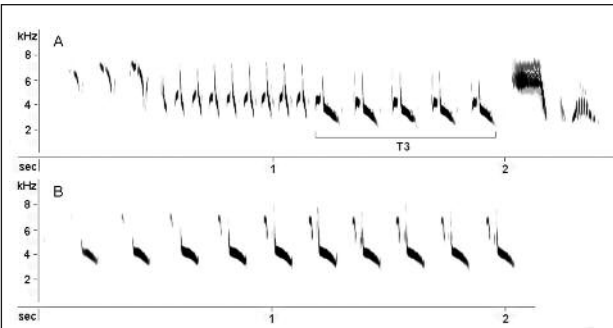


FIG. 5.—

A : chant de Pinson des arbres de Botrange en 2014.

T3 : syllabes similaires à celles de

Mésange nonnette *Parus montanus* (B).

A : Chaffinch song from Botrange in 2014. T3 : syllabes similaires à celles of Marsh Tit *Parus montanus* (B).

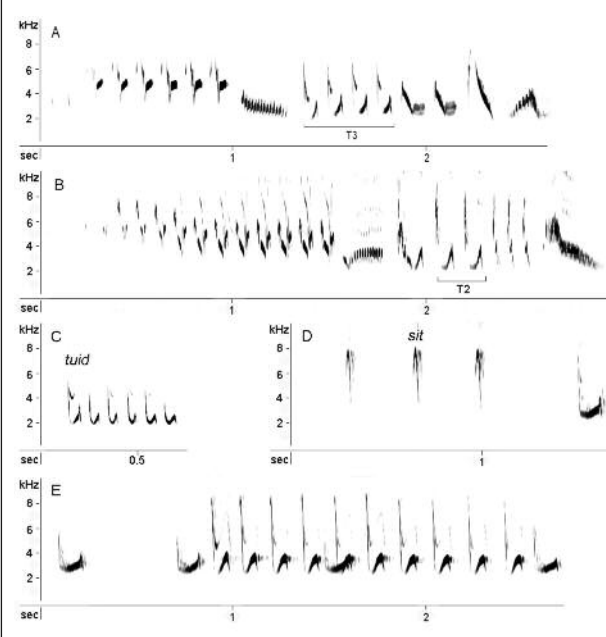


FIG. 6.—

A, B : deux types de chants de Pinson des arbres.

A : de Marburg en 1978, d'après un enregistrement de BERGMANN *et al.*, 2008.

B : de Botrange en 2014 avec des imitations de cris de Sittelle torchepot *Sitta europaea* (T2, T3).

C, D, E : cris de Sittelle torchepot.

A, B : two Chaffinch song types.

A : from Marburg in 1978; recording from BERGMANN *et al.*, 2008.

B : from Botrange in 2014 with imitations of Nuthatch *Sitta europaea* (T2, T3).

C, D, E : calls of Nuthatch.

9) et de Pic épeiche *Dendrocopos major* (FIG. 7 et 8, TAB. II).

Les imitations de cris de Sittelle sont plus fréquentes dans des milieux boisés peuplés de grands arbres (surtout des feuillus, comme à Boncelles, TAB. II), où la Sittelle est aussi plus abondante. En 2014, les imitations du « kit » du Pic épeiche semblaient plus communes à Botrange, mais ce résultat est probablement dû au nouveau spectrographe sonore (avec ce logiciel, tous les chants peuvent être analysés et réanalysés à loisir). Enfin, l'occurrence d'éléments de haute fréquence (pour toutes les notes de ce type) dans la fioriture finale était minimale en Haute-Ardenne (Hautes-Fagnes et Thommen, TAB. II),

où dominaient les plantations de résineux. Les cris de Sittelle torchepot et les cris de haute fréquence sont, par ailleurs, présents dans le chant de différentes populations européennes de Pinsons (FIG. 8; TAB. III). Ce tableau, qui ne présente qu'un échantillon des sonagrammes publiés, n'est toutefois pas exhaustif.

Position des imitations dans le chant

Cette étude présente aussi des exemples d'imitations hétérosécifiques et leur place dans le chant du Pinson. Quelques imitations semblent préférentiellement placées dans la première partie du chant, par exemple les notes de chant de *Parus ater*, d'*Emberiza citrinella* (FIG. 3 et 5).

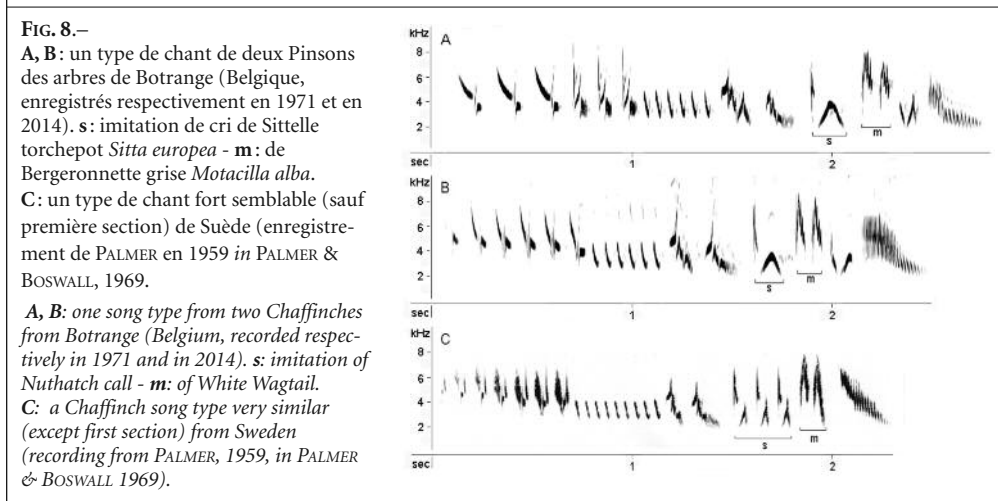
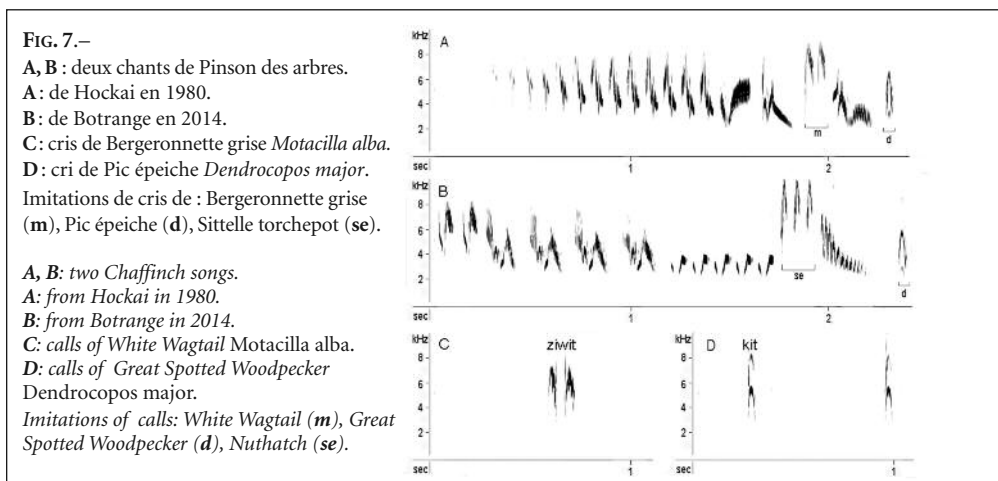


TABLEAU III.— Occurrence des imitations de cris dans les sonagrammes publiés de chant du Pinson des arbres.

S.e : imitation de cris de Sittelle torchepot *Sitta europea* h.f = cris de haute fréquence (Sittelle torchepot, Bergeronnette grise *Motacilla alba*). Année = année d'enregistrement. + = présence de l'imitation.

Occurrence of calls imitations in published sonagrams of Chaffinch song. S.e = imitation of calls of *Sitta europea*. h.f = high-frequency calls (*Sitta europea*, *Motacilla alba*). Year = year of recording. + = presence of the imitation.

Pays	S.e	h.f	Lieu	Année	Source
Danemark		+	Skanderborg	1979	HANSEN, 1981
Royaume-Uni		+	Orkney Islands	1977	SLATER & INCE, 1979
		+	Sussex	1960, 1978	INCE <i>et al.</i> , 1980
	+	+	Sussex	1981	SLATER <i>et al.</i> , 1984
Allemagne	+		Marburg	1978	BERGMANN <i>et al.</i> , 2008
		+	Burgau	1987	THIELCKE & KROME, 1989
	+	+	Coburg	1987	ibidem
		+	Konstanz	1987	ibidem
	+	+	Erlangen	?	TRETZEL <i>in</i> GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1997
	+	+	Kaiserlautern	?	TRETZEL <i>in</i> GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1997
	+	Postdam	2000-2002	NOLTE, 2003	
France		+	Verdun	1988-1992	JOACHIM, 1995

Mais, en ce qui concerne les imitations de cris (leur échantillon est beaucoup plus étoffé), les imitations de Sittelle *Sitta europea* sont placées avant (FIG. 4) ou dans la fioriture finale (FIG. 7 et 8), et celles de Bergeronnette grise *Motacilla alba* toujours dans cette finale (par ex. FIG. 7 et 8). Le « kit » est en principe toujours émis après la fioriture finale, mais, dans de très rares cas (dans les enregistrements de 1971, un cas sur plus de 400 chants), il peut être répété et former une section précédant cette fioriture (FIG. 9). L'occurrence du « kit » varie selon les mâles : il peut être omis à la fin de certaines phrases, comme MUNDREY *et al.* (1994) l'ont aussi noté.

Recombinaison des syllabes imitées

Les syllabes du type « alternance de deux notes » ne sont pas rares dans les trilles du Pinson (par exemple, FIG. 5, et obs. non publiées). Parfois, le Pinson produit de nouvelles syllabes en alternant un cri imité et un autre élément (FIG. 10 et 11). La fioriture finale intègre aussi des imitations, surtout de courtes notes aiguës (cris de *Motacilla alba* ou *Sitta europea*, FIG. 7 et 8; TAB. II). Beaucoup de combinaisons de ce type se produisent dans d'autres populations du Pinson (TAB. III).

Fidélité et intégration des imitations dans le patrimoine culturel

Une comparaison détaillée de certains chants révèle une très grande fidélité dans la transmission culturelle du chant : certains types de chant sont restés en grande partie inchangés pendant plus de 30 ans (FIG. 5) et même plus de 40 ans (à Botrange, par exemple, FIG. 8 et 10). Dans certains cas (FIG. 5), tous les types de syllabes et leur ordre sériel ont aussi été conservés. Néanmoins, dans un même type de chant, le nombre de syllabes répétées dans une section pouvait varier d'une phrase à l'autre, mais ceci correspond à une variation intra-individuelle (SLATER & INCE 1979). Dans d'autres cas, certains changements résultaient de la recombinaison de sections de divers types de chant (FIG. 8).

Cette fidélité dans la transmission culturelle concernait aussi les imitations hétérosécifiques. Une imitation fidèle d'un cri de Sittelle torchepot *Sitta europea* et d'un Pic épeiche *Dendrocopos major* était, par ailleurs, déjà présente dans les enregistrements de pinsons d'ULRICH (1962), que j'ai analysé, ainsi que dans ceux de PALMER (*in* PALMER & BOSWALL, 1969). Un de ces derniers comportait aussi une imitation d'un cri de Bergeronnette grise (FIG. 8C).

DISCUSSION

DIVERSITÉ DES IMITATIONS DANS LE CHANT ADULTE

Beaucoup de Passereaux intègrent des sons hétérosécifiques dans leurs chants (pour une revue, voir DOWSETT-LEMAIRE, 1979; CATCHPOLE & SLATER, 2008). Mais, la recherche de ces imitations se heurte, chez toutes les espèces, à des difficultés lorsque le répertoire des espèces imitées est très diversifié. Il est nécessaire de disposer

pour chaque espèce imitée d'un catalogue étoffé de ces émissions vocales, car il arrive souvent que l'imitateur n'emprunte qu'une syllabe et pas tout un chant à l'espèce imitée (obs. pers. chez la Gorgebleue). Si la structure acoustique de cette syllabe est proche de celles de l'espèce imitatrice, elle peut facilement passer inaperçue.

Dans le chant du Pinson des arbres, toutes les espèces imitées n'ont pas encore été identifiées. FREUDE (in FISCHER, 1993) fournit une liste de 41

FIG. 9.— Chant de Pinson des arbres avec trois « kit » de Pic épeiche *Dendrocopos major* dans le trille T3 (Boncelles en 1971).
Chaffinch song with three « kit » of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in T3 trill (from Boncelles in 1971).

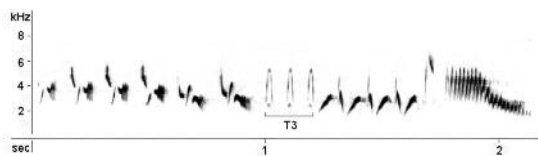


FIG. 10.— A, B, C: chants de Pinson des arbres de même type (de Botrange, A: en 1980; B et C: en 2014). Les syllabes de T3 comportent, le plus souvent, un premier élément qui a la structure du « kit » du Pic épeiche *Dendrocopos major*. La phrase C présente quatre trilles au lieu de trois.

A, B, C: one song type from three Chaffinches (from Botrange, A: in 1980; B and C: in 2014). Syllables of T3 have, most often, a first element with the structure of the « kit » of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*. In C: song type with four trills (three in A and B).

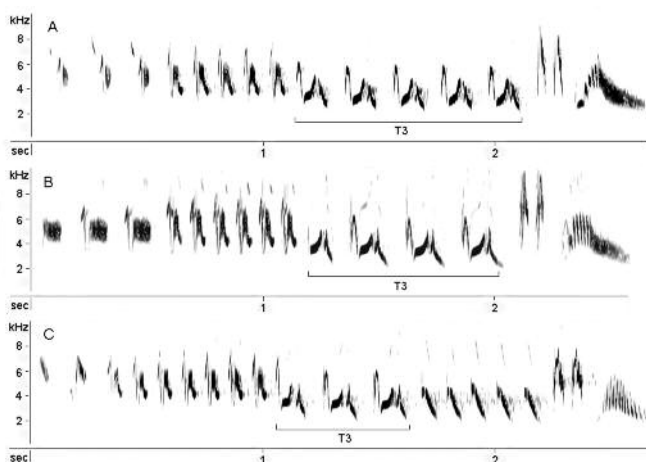
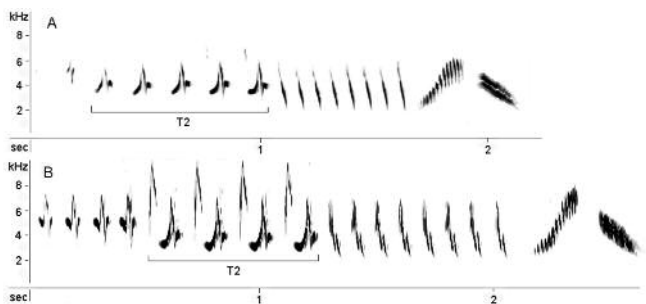


FIG. 11.— A, B: deux chants de Pinson des arbres des échantillons de Botrange (A: en 1971; B: en 2014). Sections et fioriture finale quasi homologues, mais dans B, les syllabes de T2 incorporent une imitation d'un cri de Sittelle torchepot *Sitta europea* (note de très haute fréquence). La forme des syllabes de la 3ème section de A et de B est un peu différente.

A, B: two Chaffinch songs from the Botrange samples (A: in 1971; B: in 2014). Sections and final flourish quasi homologous, but, in B, syllables of section T2 incorporate an imitation of a Nuthatch *Sitta europea* call (very high frequency note). Syllables of section 3 from A and B are a little different. See text for details.



espèces dont les syllabes présentent des similitudes avec celles du Pinson. Parmi celles-ci, au moins 18 sont connues pour être imitées par le Pinson (FISCHER, 1993). Mais, la moitié de ces cas n'a pas été objectivée par manque d'équipement analytique comme le spectrographe sonore.

La présente étude montre, sonagrammes à l'appui, que le Pinson est capable de copier un large éventail de sons et de modèles. Il peut, par exemple, copier tout un chant d'une autre espèce, comme celui de l'Accenteur mouchet *Prunella modularis*, et l'émettre dans son chant cristallisé, mais il s'agit d'un événement très rare. Dans le passé, plusieurs observateurs avaient déjà noté cette imitation (BROMLEY, 1946; HULME, 1950), mais sans avoir pu réaliser de sonagrammes.

Les exemples les plus nombreux de pinsons imitant d'autres espèces concernent, toutefois, des cris. Certains mâles ont 2 ou 3 imitations de cris différents dans leurs chants. Le plus souvent, les sons incorporés sont des cris de Pic épeiche *Dendrocopos major*, de Sittelle torcheplot *Sitta europaea*, et surtout de Bergeronnette grise *Motacilla alba*. De plus, ces cris de haute fréquence sont imités dans différentes populations européennes de Pinsons. Ce dernier, par contre, n'imité pas les sons très graves, sans doute parce que sa syrinx n'est pas en mesure de les produire.

Les imitations de cris les plus fréquentes concernent des espèces bruyantes, largement répandues et des nicheurs très communs dans ou près de l'habitat du Pinson, soit des forêts denses, des vergers et même des milieux ouverts s'ils comportent quelques grands arbres (METZMACHER, 2004 : 319-320).

Néanmoins, le répertoire des syllabes imitées est beaucoup moins diversifié chez le Pinson des arbres que chez les grands imitateurs, tels que la Gorgebleue à miroir *Luscinia svecica* (WALLSCHLÄGER, 1978; SCHMIDT, 1988; METZMACHER, 2008) et la Rousserolle verderolle *Acrocephalus palustris* (LEMAIRE, 1975; DOWSETT-LEMAIRE, 1979), qui construisent un chant original à partir de motifs empruntés à de très nombreuses espèces. Comment expliquer une telle différence comportementale? Elle ne semble pas liée à la durée de la période sensible pour apprendre à chanter, car celle-ci n'est pas très différente chez le Pinson des arbres (THIELCKE & KRÖME, 1989) et

la Rousserolle verderolle (DOWSETT-LEMAIRE, 1979). Mais, des différences dans l'organisation anatomique du système du chant de ces espèces pourraient favoriser ces différences « culturelles ».

Imitations et système du chant

Dans le système du chant, le noyau télencéphalique du centre vocal supérieur (HVC) joue un rôle clé (MOONEY, 2009). Son volume et la diversité des émissions vocales peuvent être corrélés positivement (CANADY *et al.*, 1984; SEKELY *et al.*, 1996). Ainsi, chez les mâles des espèces du genre *Acrocephalus*, dont les chants sont plus complexes, la taille du répertoire syllabique et le volume du HVC sont plus grands que chez celles du genre *Locustella*, qui ont des chants plus simples et un HVC relativement plus petit (*ibidem*). Chez les Diamants mandarins *Taeniopygia guttata*, « *there is a strong, positive correlation between the amount of song material accurately copied from a social tutor and the number of neurons within the HVC* » (WARD *et al.*, 1998). Parmi 41 espèces de Passereaux étudiées, il y a aussi une corrélation significative entre le volume relatif du HVC et le nombre de types de chants trouvés dans le répertoire, mais pas avec le nombre de types de syllabes différentes par séquence de chant (DEVOOGD *et al.*, 1993).

Chez le Pinson des arbres, le volume du noyau HVC serait-il plus petit que chez la Verderolle et la Gorgebleue? La taille du répertoire ne dépend toutefois pas uniquement du volume de HVC. Comme le soulignent BOLHUIS & GAHR (2006), « *there might not be a straightforward relationship between brain morphology and vocal learning* ». Chez le jeune Pinson, elle dépend aussi du contexte social, car il peut réduire le nombre de chant de son répertoire lorsqu'il adopte le chant d'un voisin lors d'un conflit territorial (MARLER 1956). Le nombre de neurones dans le HVC relatif à celui trouvé dans leurs cibles en aval comme le noyau RA (le noyau robuste de l'arcopallium: MOONEY, 2009) pourrait néanmoins expliquer certaines différences comportementales interspécifiques. L'augmentation du rapport HVC-à-RA, par exemple, pourrait permettre l'acquisition de plus grands répertoires (MOORE *et al.*, 2011). Chez le Pinson, ce rapport (1,74) est beaucoup plus petit que chez la Verderolle (6,26), le plus grand observé chez les 58 Passereaux étudiés (*ibidem*).

Si le noyau télencéphalique HVC joue un rôle clé dans le système du chant, en particulier pour la production du chant, le nidopallium médial caudal NCM est un autre noyau important, car il serait impliqué dans la mémoire et dans le codage des vocalisations spécifiques individuelles (CHEW *et al.*, 1996; BOLHUIS & GAHR, 2006; HAHNLOSER & KOTOWICZ, 2010; MENARDY *et al.*, 2012). Comme les propriétés auditives de ses neurones présentent des différences spécifiques (TERLEPH *et al.*, 2007) et peut-être aussi son volume, sa structure et sa physiologie, il est possible qu'il influence la capacité d'imitation des oiseaux chanteurs, *via* la mise en mémoire des sons imités.

Imitations et période d'apprentissage du chant

Les pinsons peuvent apprendre leurs chants au cours de deux périodes : comme juvéniles durant leur premier été et(ou) comme jeunes adultes au printemps suivant (SLATER & INCE, 1982; THIELCKE & KROME, 1989). Par ailleurs, un oiseau sauvage - capturé comme juvénile en août/septembre, et gardé dans l'isolement - peut avoir dans son chant des notes de haute fréquence, comme les cris de *Motacilla alba* (THIELCKE & KROME, 1989 : 438, FIG. 1). Ceci suggère que certains oiseaux sont en mesure d'incorporer des imitations hétérospécifiques dans leur chant durant leur premier été. Mais ce fait ne prouve pas que, concernant ces notes étrangères, les espèces imitées servent directement de modèles. Ces derniers pourraient être des pinsons ayant déjà incorporé ces imitations de cris dans leur chant.

Imitations et modèles d'apprentissage du chant

La réanalyse des sonagrammes de THORPE (1958) suggère que les chants des pinsons élevés à la main en captivité ne sont pas totalement dépourvus des détails de structure des chants des oiseaux sauvages (METZMACHER, 2016). Les syllabes peuvent former plusieurs sections précédant une fioriture finale. Ainsi, le Pinson semble avoir une préconnaissance des règles de syntaxe du chant spécifique. La structure spécifique du chant propre à l'espèce pourrait être « préencodée », une hypothèse proposée par MARLER & NELSON (1992). Cette hypothèse est compatible avec une préférence innée pour apprendre le chant spécifique et avec un modèle d'apprentis-

sage du chant basé sur la mémorisation par sélection (MARLER, 1997). La présente étude suggère que les imitations hétérospécifiques dans le chant du Pinson ne sont pas réparties au hasard. Une connaissance préalable des règles de syntaxe peut impliquer des contraintes répartissant les syllabes dans la section appropriée.

Cependant, le modèle d'apprentissage du chant ne peut pas être strictement sélectif (DOUPE & KUHL, 1999), parce qu'un mécanisme uniquement « *species-based* » n'explique pas pourquoi certains oiseaux peuvent apprendre des chants comme, par exemple, celui de l'Accenteur mouchet doté d'une autre syntaxe. De plus, un mâle modifie parfois son répertoire quand il contrechante avec un voisin territorial (MARLER, 1956; METZMACHER, 1995). Pendant l'apprentissage sensorimoteur, un apprentissage « *action-based* » (NELSON & MARLER, 1994) pourrait expliquer cette reconfiguration du répertoire. Mais, pendant cette phase, un processus de sélection socialement contrôlé pourrait aussi être activé et exercer « *an influence on which songs are kept and which are discarded* » (MARLER, 1997).

Les jeunes pinsons peuvent, néanmoins, apprendre des sons étrangers - et les conserver à l'âge adulte - surtout lorsque leur structure n'est pas très différente des syllabes spécifiques. Doit-on dès lors postuler l'existence de « *two different learning mechanisms, one for conspecific song and a different one when other songs are learned* » (DOUPE & KUHL, 1999) ? L'idée d'un modèle sensoriel simple est « *beaucoup trop simple* » (*ibidem*). Existerait-il en outre plusieurs mémoires : une, par exemple, pour les règles de syntaxe et une autre pour les syllabes, une « mémoire lexicale » ? La question reste posée.

Imitations et cristallisation du chant

D'après les expériences de THORPE (1958), un jeune pinson mâle exposé à un chant étranger produit des imitations hétérospécifiques dans son chant plastique, puis les rejette lors de la cristallisation de son chant. Comme cette étude-ci l'a montré, cette élimination ne concerne cependant pas toutes les syllabes étrangères imitées, peut-être - c'est une hypothèse de DOUPE & KUHL (1999) - parce qu'une partie du système du chant contient des neurones qui, au départ, ne

sont pas sélectifs. De plus, lorsque le jeune pinson entend un chant, qui comporte des syllabes conspécifiques et hétérosécificiques et qui respecte la syntaxe spécifique, il n'est sans doute pas en mesure de distinguer l'origine de ces différentes syllabes et, dans ce cas, il pourrait les considérer comme des syllabes de sa propre espèce. Faisant dès lors partie du patrimoine culturel « spécifique », elles peuvent se transmettre de génération en génération. La présence d'imitations de cris de Sittelle torchepot *Sitta europea*, ou d'autres espèces, dans les chants de Pinsons de divers pays d'Europe pourrait s'expliquer ainsi.

Imitations : processus itératif ou génératif ?

Dans la première partie du chant (le trille), les imitations - comme les autres syllabes - étaient habituellement répétées en série. Dans ce cas, le processus est itératif. Mais, parfois, certaines imitations étaient combinées avec d'autres éléments et formaient de nouvelles syllabes du type « alternance de deux notes » (METZMACHER, 1990; cette étude). Cette recombinaison, apparemment spontanée, introduit de l'innovation dans le chant du Pinson et accroît sa diversité.

Les imitations incorporées dans la fioriture finale, par contre, étaient plus rarement répétées et certaines ne l'étaient pas. Elles concernaient presque exclusivement de courtes notes aigües (par ex. des cris de *Motacilla alba* ou *Sitta europea*). Ces recombinaisons augmentaient l'amplitude fréquentielle de cette fioriture et modifiaient à la fois sa composition et sa structuration rythmique. Il s'agissait, dans ce cas, d'un processus génératif.

Imitations et transmission culturelle du chant

La transmission culturelle peut être très fidèle (SLATER & INCE, 1979; JENKINS & BAKER, 1984; CONRADS, 1986; LACHLAN & SLATER, 2003). La comparaison des chants enregistrés en 1971, en 1980 et en 2014 l'a confirmé : certains types de chant sont restés en grande partie inchangés pendant plus de 40 ans. Dans certains cas, tous les types de syllabes ont été conservés, fidèlement reproduits et l'ordre sériel des types de syllabes a lui aussi été conservé. Cette comparaison suggérait aussi que certains mâles pouvaient copier des phrases de plusieurs tuteurs, les combiner et produire ainsi un

« nouveau » type de chant. D'autres auteurs avaient déjà noté ce type de recombinaison dans le chant du PINSON (JENKINS & BAKER, 1984; LACHLAN & SLATER, 2003; NOLTE, 2003).

La fidélité dans la transmission culturelle concernait aussi les imitations hétérosécificiques. Des imitations fidèles de cris de trois espèces étaient déjà présentes dans les enregistrements d'ULRICH (1962) et de PALMER (réalisés en 1959, in PALMER & BOSWALL, 1969), que j'ai analysés. Ces observations prouvent que certaines imitations de cris sont présentes depuis plus de 55 ans dans le chant du Pinson. Il y a plus de 85 ans, les pinsonniers (GRÉVENDAL, 1933: 14) mentionnaient, par ailleurs, l'imitation du « *kit* » du Pic épeiche (qu'ils qualifiaient de « *kic* » ou de « *tchic* ») à la fin du chant de certains individus.

Mais, il est possible aussi que certaines imitations hétérosécificiques disparaissent avec le temps dans certaines populations, comme THIELCKE (1988) l'a observé en ce qui concerne les imitations du Pipit des arbres *Anthus trivialis*. Les imitations, qui impliquent l'imitation de la syntaxe du chant d'une autre espèce, ont peut-être moins de chances d'être transmises de génération en génération que celles qui ne concernent que des syllabes. Cela pourrait expliquer que l'imitation de tout un chant, comme celui de l'Accenteur mouche, soit très rarement observée chez le Pinson des arbres. Mais, même certains grands imitateurs, comme la Gorgebleue, semblent copier beaucoup plus souvent quelques syllabes qu'une phrase entière d'une autre espèce (obs. pers.).

Le patrimoine culturel d'une espèce peut ainsi se modifier dans le temps et dans l'espace. L'étude correcte de cette double évolution requiert des bases de données sonores. Il faut donc conserver les archives sonores nécessaires à ces recherches phonologiques et en organiser la gestion et l'accès. Le projet d'un *European Distributed Institute of Taxonomy* de la Commission européenne devrait pouvoir remplir cette mission.

FONCTIONS POSSIBLES DES IMITATIONS HÉTÉROSÉCIFICIQUES

Dans le chant du Pinson des arbres, les imitations n'ont probablement pas d'influence sur la plupart des espèces imitées, parce que la plupart d'entre elles ne sont pas des compétitrices pour

le Pinson. La Sittelle torchepot et le Pic épeiche, par exemple, sont des oiseaux cavernicoles. Lorsque le Pinson imite un chant complet, comme celui de l'Accenteur mouchet *Prunella modularis*, la réaction de ce dernier n'est toutefois pas connue. Mais ce cas est apparemment fort rare. Lorsqu'il imite un Bruant zizi *Emberiza cirrus*, il entraîne une réaction territoriale chez ce dernier (VALLET & KREUTZER, 1992).

Le chant du Pinson des arbres a une fonction territoriale, il permet de reconnaître un voisin d'un oiseau étranger et il permet aussi d'attirer les femelles (e.a. MARLER, 1956; BRÉMOND, 1972; PICKSTOCK & KREBS, 1980; CATCHPOLE & SLATER, 2008), mais, les propriétés acoustiques de l'environnement affectent « *both the structure and performance of the acoustic signals* » (BRUMM & NAGUIB 2009).

La reconnaissance individuelle

Les imitations hétérospécifiques peuvent accroître la variation intraspécifique et faciliter ainsi la reconnaissance des voisins immédiats. Lorsque deux Pinsons possèdent un même type de chant, l'ajout, par exemple, d'une imitation de Pic épeiche à la fioriture finale de l'un de ces chants permet facilement de les différencier.

La communication dans un environnement bruyant ou réverbérant

Dans un environnement bruyant (par ex. une forêt au printemps, où les chanteurs sont nombreux), la diversité de structure des syllabes pourrait contrebalancer l'effet de masque du bruit de fond et faciliter la transmission du signal. Par ailleurs, la répétition du chant (BRUMM & SLATER, 2006) et l'allongement de certaines syllabes peuvent y contribuer aussi (revue dans BRUMM & ZOLLINGER, 2013). De longues syllabes, comme on en trouve dans la fioriture finale du Pinson, sont en effet plus faciles à détecter: le seuil auditif de détection diminue avec l'accroissement de la durée du signal (chez l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, voir KLUMP & MAIER, 1990; chez la Mésange charbonnière, voir POHL *et al.*, 2013). Élever la fréquence du son offre encore un autre moyen de dominer le bruit de fond.

En Nouvelle-Zélande où le Pinson des arbres a été introduit, la complexité de la fioriture finale

s'est accrue. Pour JENKINS & BAKER (1984), cette évolution pourrait être liée aux propriétés de la transmission sonore dans les forêts denses de pins, où ces fioritures plus complexes se dégraderaient moins vite. Mais, il est possible aussi que ces fioritures aient plus de succès auprès des femelles (voir plus loin).

Le « Ranging »

Lors de la transmission du son en milieu forestier, la structure des chants d'oiseaux et les hautes fréquences en particulier se dégradent progressivement (CHAPPUIS, 1971; MARTEN & MARLER, 1977; WILEY & RICHARDS 1978 et 1982; BRENOWITZ, 1982; DABELSTEEN *et al.*, 1993; MATHEVON *et al.*, 1997, AUBIN *et al.*, 2014).

Dans le chant du Pinson des arbres, beaucoup de fioritures finales comportent aussi des notes brèves et de haute fréquence. Ces notes, qui souvent sont des imitations hétérospécifiques, remplissent-elles une fonction particulière? Pour cela, il faut au préalable qu'elles soient perçues, ce qui semble le cas. D'après SCHWARTZKOPFF (1955 *in* BEASON, 2004), la limite supérieure de la capacité auditive du Pinson serait de 29 000 Hz, et les oiseaux perçoivent et utilisent les fins détails temporels de leurs vocalisations (DOOLING *et al.*, 2002). Le seuil auditif des passereaux, par ailleurs, augmente sensiblement entre 4 et 8 kHz (DOOLING *et al.*, 1971 *in* WILEY & RICHARDS, 1982). De plus, ils peuvent utiliser l'atténuation fréquence-dépendante pour évaluer la distance (« *range* ») qui les sépare d'un chanteur (NAGUIB 1998, NAGUIB & WILEY, 2001): les Pinsons perçoivent les différences dans la dégradation des signaux émis en « *play-back* » comme des différences dans la distance d'une source sonore (NAGUIB *et al.*, 2000). Cette étude révèle aussi que cette espèce distingue les distances « courtes » (0, 20 et 40 m) des distances longues (80 et 120 m).

Sélection sexuelle et choix de la femelle

Dans son environnement, une femelle entend les chants de nombreux congénères mâles et une série de vocalisations hétérospécifiques. Elle doit faire un « choix » entre tous les mâles disponibles. Divers aspects de la performance vocale, tels que la quantité de chant ou leur complexité, pourraient servir d'indice dans les préférences

des femelles (e.g. SLATER, 1981; EENS *et al.*, 1991; BOLHUIS & EDA-FUJIWARA, 2003; CATCHPOLE & SLATER, 2008; PODOS *et al.*, 2009; SAKATA & VEHRENCAMP, 2012). Une fréquence maximale élevée peut aussi constituer un atout. Chez le Moineau souldie *Petronia petronia*, par exemple, les performances vocales et le succès reproducteur sont apparemment liés, les « meilleurs » mâles émettant un chant dont la fréquence maximale est élevée (NEMETH *et al.*, 2012).

Chez le Canari domestique *Serinus canaria*, les femelles préfèrent solliciter les mâles qui chantent de longues séries de syllabes multi-notes, avec un large empan fréquentiel : les A-syllabes ou syllabes *sexy* (VALLET & KREUTZER, 1995; VALLET *et al.*, 1998). Ces syllabes complexes, entraînant des réactions plus fortes lorsqu'elles sont répétées (AMY *et al.*, 2015), leur permettraient d'évaluer la santé des mâles (SUTHERS *et al.*, 2012) ou leurs qualités comportementales (DRĂGĂNOIU *et al.*, 2003). La préférence des femelles pour un stimulus supranormal pourrait être une caractéristique largement répandue chez les oiseaux chanteurs (*ibidem*).

Chez le canari, une phonation bilatérale augmente par ailleurs l'empan syllabique en exploitant les différentes plages de fréquence que chaque côté de la syrinx est capable d'émettre (SUTHERS *et al.* 2004). Chez le Canari, l'empan fréquentiel du répertoire s'étend ainsi d'environ 1 à 6 ou 7 kHz (SUTHERS *et al.*, 2004). Chez le Pinson, la bande de fréquence s'étire d'environ 1,5 à 9 ou 10 kHz.

Le chant du Canari et du Pinson présente des similitudes, mais aussi d'importantes différences. Chez ces oiseaux, l'habileté vocale n'exploite apparemment pas de la même manière les mêmes paramètres acoustiques. (cf. Tableau ci-dessous).

Le débit des syllabes *sexy* du Canari, par exemple, est beaucoup plus rapide (> 15 par sec., VALLET, 1998 et 2016) que celui des syllabes de la fioriture finale du Pinson. La durée des trilles du Canari, virtuose du *tempo* (SUTHERS & GOLLER, 1997 *in* VALLET, 1998), est en moyenne plus longue que celle de la fioriture finale. Chez le Pinson, le rythme dynamique de cette fioriture, la largeur de son empan fréquentiel (résultant parfois de syllabes empruntées à d'autres espèces), et les « sauts fréquentiels » qu'elle comporte - sans oublier leur contiguïté temporelle à des trilles de type « canari » (VALLET com. pers.) - sont sans doute le signe d'un modèle respiro-phonatoire également fort complexe et peut-être un bon indicateur de la qualité d'un mâle.

La fioriture finale pourrait aussi servir de « facteur proximal capable de capter et de maintenir l'attention » (ROTHENBERG *et al.*, 2014), en particulier de la femelle du Pinson. En d'autres termes, les femelles développent peut-être une « sensibilité à une partie spéciale du chant » (KREUTZER *et al.*, 1994), comme cette fioriture, car, à la différence des mâles, elles préfèrent des chants dotés d'une fioriture relativement longue (LEITAO & RIEBEL, 2003). La fonction des syllabes de haute fréquence dans cette fioriture mérite un complément d'investigation, car, chez certaines espèces, les femelles préfèrent des chants « haut perchés » (voir CARDOSO, 2012 pour une revue). De leur côté, les résultats de HALL *et al.* (2013) soulignent la nécessité de tenir compte de la structure du signal lorsqu'on examine les préférences des femelles. Mais, chez le Pinson, l'existence de variantes dialectales, en particulier au niveau de la fréquence de la syllabe finale du chant (METZMACHER & MAIRY, 1972), risque bien de rendre ce genre d'examen fort complexe. De

Paramètres acoustiques	Canari (série « sexy »)	Pinson (fioriture finale)
Rapidité du débit syllabique	+	-
Largeur de l'empan fréquentiel	≤ 4 kHz	≤ 7,5 kHz
Emission d'éléments « basse fréquence »	+	+
Complexité des syllabes	+	+
Diversité des syllabes	-	+
Emission de longue durée (1 à 1,5 sec.)	+	-
Rythme	isochrone	dynamique

plus, l'occurrence de certaines notes de haute fréquence (notes hétérosécifiques) varie elle aussi géographiquement, ou tout au moins avec le type d'habitat.

Par ailleurs, chez la femelle du Pinson, il serait intéressant de mesurer aussi les modulations de l'expression de ZENK, la protéine produite par l'IEG (« *immediate early gene* »), dans les noyaux NCM et CMM. Cette expression pourrait être plus marquée lors de l'audition d'un chant plus « *sexy* ». Chez les femelles canaris, l'expression de ces gènes varie en effet à l'écoute de phrases « *sexy* » et « *non sexy* » (LEITNER *et al.*, 2005; MONBUREAU *et al.*, 2015). Cela semble aussi être le cas chez la femelle de l'Étourneau, lorsqu'elle est exposée à des chants longs (SOCKMAN *et al.*, 2002). Chez un perroquet (*Melopsittacus undulatus*), l'expression de ZENK dans le NCM est positivement liée au nombre de syllabes différentes auxquelles les femelles ont été exposées (EDA-FUJIWARA *et al.*, 2003). Enfin, lorsque la réponse comportementale des femelles dépend du dialecte local, comme chez *Zonotrichia leucophrys oriantha*, l'expression de cette protéine dans le NCM peut traduire une préférence pour ce dialecte (MANEY *et al.*, 2003). Il pourrait en être de même chez la femelle du Pinson des arbres : celle-ci pourrait être également plus sensible au dialecte de sa région natale, et par conséquent à la structure de sa floriture finale.

BIBLIOGRAPHIE - WEBOGRAPHIE

- AMY (M.), SALVIN (P.), NAGUIB (M.) & LEBOUCHER (G.) 2015.— Female signalling to male song in the domestic Canary, *Serinus canaria*. *R. Soc. open sci.*, 2: 140196. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.140196>
- AUBIN (T.), MATHEVON (N.) & DA SILVA (M.L.) 2014.— Species identity coding by the song of a Rainforest Warbler: an adaptation to long-range transmission. *Acta Acustica united with Acustica*, 100: 748-758. doi: 10.3313/AAA.918754
- AVIAN BRAIN NOMENCLATURE CONSORTIUM (THE). 2005.— Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews*, 6: 151-159.
- BEASON (R.B.) 2004.— What can birds hear? *USDA National Wildlife Research Center - Staff Publications*. Paper 78. http://digitalcommons.unl.edu/icwdm_usdanwrc/78
- BERGMANN (H.H.) 1993.— *Der Buchfink*. AULA-Verlag GmbH, Wiesbaden.
- BERGMANN (H.H.), HELB (W.) & BAUMANN (S.) 2008.— *Die Stimmen der Vögel Europas*. AULA-Verlag GmbH, Wiebelsheim.
- BOLHUIS (J.J.) & EDA-FUJIWARA (H.) 2003.— Bird brains and songs: neural mechanisms of birdsong perception and memory. *Anim. Biol.*, 53: 129-145.
- BOLHUIS (J.J.) & GAHR (M.) 2006.— Neural mechanisms of birdsong memory. *Nature reviews Neuroscience*, 7: 347-357.
- BRÉMOND (J.-C.) 1972.— Comparaison entre l'apprentissage du chant chez le jeune Pinson (*Fringilla coelebs*) et les éléments réactogènes du chant territorial de l'adulte. *Rev. Comp. Anim.*, 6: 191-195.
- BROMLEY (F.C.) 1946.— Unusual forms of Chaffinch song. *British Birds*, 39: 23-24.
- BRENOWITZ (E.A.) 1982.— Long-range communication species identity by song in the Red-winged Blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10: 29-38.
- BRUMM (H.) & NAGUIB (M.) 2009.— Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Adv. Study Behav.*, 40: 1-33.
- BRUMM (H.) & SLATER (P. J. B.) 2006.— Ambient noise, motor fatigue and serial redundancy in Chaffinch song. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 60: 475-481.
- BRUMM (H.) & ZOLLINGER (S.A.) 2013.— Avian vocal production in noise. In BRUMM, H. (ed.). *Animal Communication and Noise*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- CANADY (R.A.), KROODSMA (D.E.) & NOTEBOHM (E.) 1984.— Population differences in complexity of a learned skill are correlated with the brain space involved. *P.N.A.S.*, 81: 6232-6234.
- CARDOSO (G.C.) 2012.— Paradoxical calls: the opposite signaling role of sound frequency across bird species. *Behavioral Ecology*, 23: 237-241.
- CATCHPOLE (C.K.) & SLATER (P.J.B.) 2008.— *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- CHAPPUIS (C.) 1971.— Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêts équatoriales. *Terre et Vie*, 2: 183-202.
- CHEW (S. J.), VICARIO (D. S.) & NOTTEBOHM (E.) 1996.— A large capacity memory system that recognizes the calls and songs of individual birds. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 93: 1950-1955.
- CONRADS (K.) 1986.— Stabilität und Veränderungen eines Gesangsdialektes des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) im Zeitraum von 1964/66 bis 1982/83 in Ostwestfalen. *Ber. Naturwiss. Ver. Bielefeld*, 28: 191-212.
- DABELSTEEN (T.), LARSEN (O. N.) & PEDERSEN (S. B.)

- 1993.— Habitat-induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *J. Acoust. Soc. Am.*, 93: 2206-2220. doi: 10.1121/1.406682
- DEVOGD (T.J.), KREBS (J.R.), HEALY (S.D.) & PURVIS (A.) 1993.— Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: comparative evolutionary analyses amongst Oscine birds. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 254: 75-82.
 - DOOLING (R.J.), LEEK (M.R.), GLEICH (O.) & DENT (M.L.) 2002.— Auditory temporal resolution in birds: discrimination of harmonic complexes. *J. Acoust. Soc. Am.*, 112: 748-759.
 - DOUPE (A.J.) & KUHL (P.K.) 1999.— Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annu. Rev. Neurosci.*, 22: 567-631.
 - DOWSETT-LEMAIRE (F.) 1979.— The imitative range of the song of the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds. *Ibis*, 121: 453-468.
 - DRĂGĂNOIU (T.I.), NAGLE (L.) & KREUTZER (M.) 2003.— Directional female preference for an exaggerated male trait in Canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society B*, 269: 2525-2531. doi: 10.1098/rspb.2002.2192
 - EDA-FUJIWARA (H.), SATOH (R.), BOLHUIS (J. J.) & KIMURA (T.) 2003.— Neuronal activation in female budgerigars is localized and related to male song complexity. *Eur. J. Neurosci.*, 17: 149-154.
 - EENS (M.), PINXTEN (R.) & VERHEYEN (R.F.) 1991.— Male song as a cue for mate choice in the European Starling. *Behaviour*, 116: 210-238.
 - FISCHER (S.) 1993.— Ein atypisch singender Buchfink (*Fringilla coelebs*) am Berliner Müggelsee *Berl. ornithol. Ber.*, 3: 38-43.
 - GRÉVENDAL (L.) 1933.— *Le pinson des pinsonniers*. Imprimerie Nautet-Hans, Verviers.
 - GLUTZ VON BLOTZHEIM (U.N.) & BAUER (K.M.) 1997.— *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. AULA-Verlag GmbH, Wiebelsheim.
 - HALL (M.L.), KINGMA (S.A.) & PETERS (A.) 2013.— Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS ONE*, 8: e56717. doi:10.1371/journal.pone.0056717
 - HAHNLOSER (R.H.) & KOTOWICZ (A.) 2010.— Auditory representations and memory in birdsong learning. *Curr. Opin. Neurobiol.*, 20: 332-339.
 - HANSEN (P.) 1981.— Song organization in a Chaffinch. *Natura Jutlandica*, 19: 107-120.
 - HELB (H.W.), DOWSETT-LEMAIRE (F.), BERGMANN (H.H.) & CONRADS (K.) 1985.— Mixed singing in European songbirds -a review. *Z. Tierpsychol.*, 69: 27-41.
 - HULME (D.G.) 1950.— Chaffinch mimicking Hedge Sparrow song. *British Birds*, 43: 222.
 - 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.
 - JOACHIM (J.) 1995.— *Dialectes et populations du Pinson des arbres (Fringilla coelebs) dans le Sud-Ouest de la France*. Thèse Doct., Université de Toulouse.
 - KETTLE (R.) 1990.— Chaffinch giving Nuthatch-like song. *Brit. Birds*, 84: 224-225.
 - KLUMP (G.M.) & MAIER (E.H.) 1990.— Temporal summation in the European Starling (*Sturnus vulgaris*). *J. Comp. Psychol.*, 104: 94-100.
 - KONISHI (M.) & NOTTEBOHM (F.) 1969.— Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In HINDE (R.A.) (ed). *Bird vocalizations*. Cambridge. Cambridge Univ. Press.
 - KREUTZER (M.), VALLET (E.) & NAGEL (L.) 1994.— Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour*, 129: 31-43.
 - LACHLAN (R.F.) & SLATER (P. J. B.) 2003.— Song learning by Chaffinches: how accurate, and from where? *Anim. Behav.*, 65: 957-969. doi: 10.1006/anbe.2003.2091
 - LEMAIRE (F.) 1975.— Le chant de la Rousserolle verte-rolle (*Acrocephalus palustris*): fidélité des imitations et relations avec les espèces imitées et avec les congénères. *Gerfaut*, 65: 3-28.
 - LEITAO (A.) & RIEBEL (K.) 2003.— Are good ornaments bad armaments? Male Chaffinch perception of songs with varying flourish length. *Anim. Behav.*, 66: 161-167.
 - LEITNER (S.), VOIGT (C.), METZDORF (R.) & CATCHPOLE (C.K.) 2005.— Immediate early gene (ZENC, Arc) expression in the auditory forebrain of female canaries in response to male song quality. *J. Neurobiol.*, 64: 275-284.
 - MANEY (D. L.), MACDOUGALL-SHACKLETON (E. A.), MACDOUGALL-SHACKLETON (S. A.), BALL (G. F.) & HAHN (T.P.) 2003.— Immediate early gene response to hearing song correlates with receptive behavior and depends on dialect in a female songbird. *J. Comp. Physiol. A*, 189: 667-674.
 - 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*. *Behav. Suppl.*, 5: 1-184.
 - MARLER (P.) & NELSON (D.) 1992.— Neuroselection and song learning in birds: species universals in culturally transmitted behavior. *Seminars in the Neurosciences*, 4: 415-23.
 - MARTEN (K.) & MARLER (P.) 1977.— Sound-transmission and its significance for animal vocalization.

- Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 271-290.
- MATHEVON (N.), AUBIN (T.) & BRÉMOND (J.-C.) 1997.— Propagation of birds acoustic signals: comparative study of Blackbird and Starling distress calls. *C.R. Acad. Sci. Paris. Life Sciences*, 320: 869-876.
 - MENARDY (F.), TOUIKI (K.), DUTRIEUX (G.), BOZON (B.), VIGNAL (C.), MATHEVON (N.) & DEL NEGRO (C.) 2012.— Social experience affects neuronal responses to male calls in adult female Zebra Finches. *European Journal of Neuroscience*, 35: 1322-1336.
 - METZMACHER (M.) 1982.— Facteurs climatiques et reproduction du Pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.) sur le plateau des Hautes-Fagnes. *Cahiers d'Éthologie*, 2: 53-61. <http://hdl.handle.net/2268/162266>
 - METZMACHER (M.) 1990.— Tradition et innovation dans le chant du Pinson des arbres *Fringilla coelebs* L. Proceedings of the 17th french ornithology symposium. *Alauda*, 58: 55-56.
 - METZMACHER (M.) 1995.— La transmission du chant chez le Pinson des arbres (*Fringilla c. coelebs*): phase sensible et rôle des tuteurs chez les oiseaux captifs. *Alauda*, 63: 123-134.
 - METZMACHER (M.) 2004.— Les oiseaux des Hautes-Fagnes. *Histoire et géographie des oiseaux nicheurs*. Eole, Ortho. <http://hdl.handle.net/2268/162711>
 - METZMACHER (M.) 2008.— Le Grillon *Gryllus* sp serait-il une des muses de la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica cyaneula*? *Parcs et Réserves*, 63: 17-19. <http://hdl.handle.net/2268/162545>
 - METZMACHER (M.) 2016.— L'apprentissage du chant chez le Pinson des arbres *Fringilla coelebs*: une réévaluation des conclusions de Thorpe. *Alauda*, 84: 237-239.
 - METZMACHER (M.) & MAIRY (F.) 1972.— Variations géographiques de la figure finale du chant du Pinson des arbres *Fringilla coelebs coelebs* L. *Le Gerfaut*, 62: 215-243. <http://hdl.handle.net/2268/162278>
 - MONBUREAU (M.), BARKER (J.M.), LÉBOUCHER (G.) & BALTHAZART (J.) 2015.— Male song quality modulates c-Fos expression in the auditory forebrain of the female canary. *Physiology & Behavior*, 147: 7-15.
 - MOONEY (R.) 2009.— Neurobiology of song learning. *Curr Opin Neurobiol*, 19: 654-660.
 - MOORE (J.M.), SZÉKELY (T.), BÜKIC (J.) & DE VOOGD (T.J.) 2011.— Motor pathway convergence predicts syllable repertoire size in oscine birds. *PNAS*, 108: 16440-16445.
 - MUNDY (R.), HAU (B.) & BÖHNER (J.) 1994.— Individual- und strophenspezifischer Einsatz des 'kit' im Gesang des Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.*, 135: 223-231. [doi: 10.1007/BF01640292](https://doi.org/10.1007/BF01640292)
 - NAGUIB (M.) & WILEY (R. H.) 2001.— Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Anim. Behav.*, 62: 825-837.
 - NAGUIB (M.) 1998.— Perception of degradation in acoustic signals and its implications for ranging. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 42: 139-142.
 - NAGUIB (M.), KLUMP (G. M.), HILLMANN (E.), GRIESSMANN (B.) & TEIGE (T.) 2000.— Assessment of auditory distance in a territorial songbird: accurate feat or rule of thumb? *Anim. Behav.*, 59: 715-721.
 - NELSON (D.A.) & MARLER (P.) 1994.— Selection-based learning in bird song development. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 10498-50.
 - NEMETH (E.), KEMPENAEERS (B.), MATESSI (G.) & BRUMM (H.) 2012.— Rock Sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLoS ONE*, 7: e43259
 - NOLTE (B.) 2003.— *Variabilität des Reviergesangs des Buchfinken (Fringilla coelebs) zur Raum-Zeit-Beschreibung von Metapopulationen*. Dissertation, Universität Potsdam.
 - 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.
 - PICKSTOCK (J.C.) & KREBS (J.R.) 1980.— Neighbour-stranger song discrimination in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.*, 121: 105-108.
 - PODOS (J.), LAHTI (D.C.) & MOSELEY (D.L.) 2009.— Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. *Adv. Study Behav.*, 40: 159-195. [doi: 10.1016/S0065-3454\(09\)40005-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(09)40005-6)
 - POHL (N.U.), SLABBEKOORN (H.), NEUBAUER (H.), HEIL (P.), KLUMP (G. M.) & LANGEMANN (U.) 2013.— Why longer song elements are easier to detect: threshold level-duration functions in the Great Tit and comparison with human data. *J. Comp. Physiol. A*, 199: 239-252. [doi: 10.1007/s00359-012-0789-z](https://doi.org/10.1007/s00359-012-0789-z)
 - ROTHENBERG (D.), ROESKE (T.R.), VOSS (H.U.), NAGUIB (M.) & TCHERNICHOVSKI (O.) 2014.— Investigation of musicality in birdsong. *Hear Res.*, 308: 71-83. [doi: 10.1016/j.heares.2013.08.016](https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.08.016)
 - SAKATA (J.T.) & VEHCAMP (S.L.) 2012.— Integrating perspectives on vocal performance and consistency. *J. Exp. Biol.*, 215: 201-209.
 - SCHMIDT (E.) 1988.— *Das Blaukehlchen Luscinia svecica*. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.
 - SZÉKELY (T.), CATCHPOLE (C.K.), DEVOOGD (A.), MARCHL (Z.) & DEVOOGD (T.J.) 1996.— Evolutionary changes in a song control area of the brain (HVC) are associated with evolutionary changes in song repertoire among european Warblers (*Sylviiidae*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 607-610. [doi: 10.1098/rspb.1996.0091](https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0091)
 - SLATER (P. J. B.) 1981.— Chaffinch song repertoires: observations, experiments and a discussion of their

- significance. *Z. Tierpsychol.*, 56: 1-24.
- 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.
 - SLATER (P. J. B.), INCE (S. A.) & COLGAN (P. W.) 1980.— Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals. *Behaviour*, 75: 207-218.
 - SLATER (P. J. B.) 1983.— Chaffinch imitates canary song elements and aspects of their organization. *Auk*, 100: 493-495.
 - SOCKMAN (K.W.), GENTNER (T.Q.) & BALL (G.F.) 2002.— Recent experience modulates forebrain gene-expression in response to mate-choice cues in European Starlings. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 2479-2485.
 - SUTHERS (R.A.), VALLET (E.), TANVEZ (A.) & KREUTZER (M.) 2004.— Bilateral song production in domestic Canaries. *J. Neurobiol.*, 60: 381-393. doi: 10.1002/neu.20040
 - SUTHERS (R.A.), VALLET (E.) & KREUTZER (M.) 2012.— Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in Canary song. *Journal of Experimental Biology*, 215: 2950-2959.
 - TERLEPH (T.), MELLO (C.) & VICARIO (D.) 2007.— Species differences in auditory processing dynamics in songbird auditory telencephalon. *Develop. Neurobiol.*, 67: 1498-1510.
 - THIELCKE (G.) 1988.— Buchfinken (*Fringilla coelebs*) eliminieren erlernte Gesänge von Baumpiepern (*Anthus trivialis*). *Vogelwarte*, 34: 319-336.
 - THIELCKE (G.) & KROME (M.) 1989.— Experimente über sensible Phasen und Gesangsvariabilität beim Buchfinken (*Fringilla coelebs*). *J. Orn.*, 130: 435-453.
 - 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.— Further studies on the process of song learning in the Chaffinch (*Fringilla coelebs gengleri*). *Nature*, 152: 554-557.
 - VALLET (E.) 1998.— *Communication inter-sexuelle chez un modèle d'oiseau chanteur: le Canari. Du Chant à la Syllabe. Habilitation à Diriger des Recherches en Neurosciences. Tome 1: Synthèse des activités de recherche (en français). Diffusé par HAL RISC-CNRS (N° H 0257-1) en novembre 2014.*
 - VALLET (E.M.) 2016.— Séduire à coup sûr : ce que nous apprennent les chants des canaris. *HAL 01347067*

- VALLET (E.), BEME (I.) & KREUTZER (M.) 1998.— Two-note syllables in Canary songs elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.*, 55: 291-297. doi: 10.1006/anbe.1997.0631
- VALLET (E.) & KREUTZER (M.) 1995.— Female Canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.*, 49, 1603-1610. doi: 10.1016/0003-3472(95)90082-9
- VALLET (E.M.) & KREUTZER (M.L.) 1992.— Unusual song and responses in a Chaffinch *Fringilla coelebs*. *Bioacoustics*, 4: 37-42.
- WALLSCHLÄGER (D.) 1978.— Imitationsleistungen eines Blaukelchen, *Luscinia svecica* (L.). *Mitt. Zooll. Mus. Berlin* 54 (Suppl.), *Ann. Orn.*, 2: 173-181.
- WARD (B.C.), NORDEEN (E. J.) & NORDEEN (K. W.) 1998.— Individual variation in neuron number predicts differences in the propensity for avian vocal imitation. *PNAS*, 95: 1277-1282.
- WILEY (R. H.) & RICHARDS (D. G.) 1978.— Physical constraints on acoustic communication and the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3: 69-94.
- WILEY (R.H.) & RICHARDS (D.B.) 1982.— Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In KROODSMA (D.E.) & MILLER (E.H.) (eds), *Acoustic communication in birds* (Vol. 1), pp 131-181. Academic Press, New York.

DISCOGRAPHIE

- BOSSUS (A.) & CHARRON (F.)— 2010. *Guide des chants d'oiseaux d'Europe occidentale*. Delachaux & Niestlé SA.
- CHARRON (F.), COMOLET-TIRMAN (J.), DEROUSSIN (F.) & ROCHÉ (J.-C.) 1987.— *Les imitations dans les chants d'oiseaux*. L'Oiseau Musicien. Cassette Sittelle. IIM7 08313
- PALMER (S.) & BOSWALL (J.) 1969.— *The Peterson Field Guide to the Bird Songs of Britain and Europe*. Sveriges Radio. Disque 33 1/3 t. RFLP 5011.
- ULRICH (H.) 1962.— *Les Oiseaux de la forêt*. Disque 45 t. Pergola 250.019 PAF

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement Éric-Marie VALLET, professeur de Neurosciences du LECD de Paris Ouest Nanterre La Défense, pour ses précieuses suggestions ; la rédaction d'*Alauda*, et en particulier Jacques COMOLET-TIRMAN pour la relecture attentive de cet article et pour ses enregistrements de Pinson, Anne LINDSEY pour la correction du résumé anglais et Charly FARINELLE pour le prêt des photographies.