

UN EXEMPLE DE L'INFLUENCE DU MILIEU SUR LES EMISSIONS VOCALES DES OISEAUX : L'EVOLUTION DES CHANTS EN FORET EQUATORIALE

par C. CHAPUIS *

En bioacoustique, les tendances évolutives sont en général insuffisamment tranchées pour pouvoir être perceptibles par l'observateur de terrain, à moins évidemment que celui-ci n'ait déjà quelque idée préconçue sur certains problèmes.

Or, en forêt équatoriale, la simple écoute des chants et cris d'oiseaux, comparée à celle effectuée en savane, ou en zone paléarctique, donne déjà une impression suffisamment homogène pour qu'il soit possible de percevoir un certain nombre de différences bien nettes entre milieu ouvert et milieu fermé. Cette constatation nous a inspiré une étude plus approfondie.

En fait, pour l'observateur habitué à la faune paléarctique, les chants d'oiseaux de la forêt équatoriale sont plutôt surprenants. En effet, en zone paléarctique par exemple, et également dans les savanes tropicales, les chants sont dans l'ensemble d'une grande hétérogénéité, même dans un milieu identique. Il semble que chaque espèce ait évolué pour son propre compte, compte tenu seulement des liens phylogénétiques lorsqu'il s'agit de la même famille, ou de groupes apparentés. On trouvera des notes espacées et fortement modulées chez les uns (Pouillot véloce par exemple), des grésillements ou bourdonnements chez d'autres (Locustelle ou Engoulevent), enfin dans la plupart des cas une mélodie plus ou moins complexe, utilisée par les passereaux les plus courants.

L'un des traits communs de tous ces chants en milieu ouvert est la complexité de la structure mélodique, due pour une part à la juxtaposition, dans l'unité de temps, d'un grand nombre de sons élémentaires ou phonèmes, et d'autre part à une modulation forte et rapide de la fréquence et de l'énergie acoustique de ces phonèmes, en général situés dans un registre aigu.

A l'inverse, dès le premier contact avec la forêt primaire

* Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie des Forêts Equatoriales (CNRS) ;
Adresse personnelle : 24, rue de Carville, 76 - Rouen.

équatoriale, l'observateur est d'emblée intrigué par des sifflements prolongés, très purs, variant peu en intensité et en fréquence, venant d'on ne sait où. Ces sons relativement graves sont difficiles à localiser, et c'est d'ailleurs pourquoi les oiseaux sont souvent si longs à découvrir. On peut en effet marcher un certain temps vers la source sonore sans avoir l'impression de se rapprocher de l'émetteur que l'on découvre subitement à quelques pas devant soi. Ceci montre d'une façon très empirique le remarquable pouvoir de pénétration du milieu par ce type de sons. Un peu d'habitude permet ensuite de différencier les chants relativement semblables des différentes espèces, celles-ci ne se distinguant parfois les unes des autres que par de discrètes variations de durée et de modulation de ces signaux acoustiques très simples, alors que ces oiseaux peuvent appartenir à des groupes totalement différents.

Bien sûr, il y a aussi en forêt équatoriale quelques chants évoquant ceux de la zone paléarctique. Mais ils sont en général émis dans les parties les moins denses de la forêt, et en particulier dans la voule des arbres, la « canopée » des auteurs de langue anglaise. Il est alors tout à fait frappant de constater combien ce type de chant est affaibli par la simple interposition d'un écran naturel constitué par quelques arbustes, contrairement au type de chant précédent, qui s'entend d'ailleurs essentiellement dans les strates inférieures de la forêt, là où la végétation est dense et où les feuilles sont de grande dimension et épaisses.

Ces observations nous ont conduit à supposer que les chants d'oiseaux avaient évolué en fonction de l'habitat, les espèces vivant dans les parties les plus fermées de la forêt utilisant les sons les plus capables de pénétrer ce milieu. Il y aurait donc, malgré la diversité des espèces, une convergence dans la structure acoustique de leurs émissions sonores, là où la végétation est particulièrement dense, c'est-à-dire au niveau des strates inférieures de la forêt équatoriale. C'est ce que nous proposons de démontrer ici.

*
**

Les caractères acoustiques généraux aux émissions vocales des oiseaux de ce milieu ont pu être mis en évidence par la comparaison d'une centaine d'espèces environ, dont les émissions de quatre-vingt-cinq d'entre elles ont été analysées.

a) La tonalité : Variant relativement peu dans le temps, celle-ci est d'autant mieux perçue et apparaît alors relativement grave en regard de la taille de chacune de ces espèces.

b) Structure harmonique : Contrastant avec la complexité harmonique des émissions en milieu ouvert, la structure se simplifie ici, et se résume même souvent à sa plus simple expression : une simple note pure, dénuée d'harmoniques, rappelant par exemple le signal émis par un générateur électronique. Les harmo-

niques, lorsqu'elles existent, sont faibles, et en général plutôt d'ordre pair.

c) Structure mélodique : La durée des phonèmes élémentaires constitutifs du chant est relativement longue. Parallèlement le nombre de phonèmes émis par unité de temps est restreint, et le rythme du chant de l'oiseau est donc lent.

La mélodie des phrases est simple, souvent même réduite à une succession de sifflets émis à un rythme régulier.

Les variations de tonalité dans le temps sont faibles et lentes. Elles intéressent soit le phonème élémentaire lui-même, soit le plus souvent les phonèmes les uns par rapport aux autres.

Les variations d'intensité dans le temps sont lentes, en particulier au début et en fin d'émission de ces phonèmes.

Ce sont ces différentes caractéristiques qui donnent aux ambiances sonores de la forêt équatoriale leur caractère si particulier, bien différent de ce que nous connaissons en zone palé-arctique.

*
**

Naturellement, ces notions qualitatives sont insuffisantes pour étayer une hypothèse. Des données quantitatives vont pouvoir être obtenues par la comparaison de composantes des chants d'un certain nombre d'espèces de milieu ouvert et de milieu fermé. Pour ce faire, nous avons sélectionné comme matériel d'étude les groupes d'oiseaux possédant des représentants dans chacun de ces deux milieux. Quand ceci n'a pas été possible nous avons alors choisi pour la comparaison le groupe systématique le plus proche.

L'étude et l'enregistrement des chants de ces espèces ont été effectués lors des missions qui nous ont été confiées en Côte-d'Ivoire par l'Université d'Abidjan (1968) * et au Gabon par le C.N.R.S. (1970). Cet organisme a également mis à notre disposition le matériel nécessaire pour les analyses acoustiques.

I. — ÉTUDE COMPARATIVE DE LA TONALITÉ EN FONCTION DU MILIEU.

Au moyen d'un analyseur de fréquence Bruël et Kjaer 2 107, il a été pratiqué pour chaque espèce un spectre de fréquence (intensité en fonction de la fréquence) qui permet de déterminer la fréquence moyenne utilisée par l'animal. Pour les espèces du milieu fermé, l'interprétation est facilitée par l'absence d'harmoniques et de modulation. La figure 1, montre, par exemple le spectre de *Camaroptera chloronota* (milieu fermé) dont le son est parfaitement pur, « monochromatique », de fréquence 2 000 Hz.

* Je tiens à remercier M. le Professeur M. Lamotte et M. J.-M. Thiollay pour leur aide en Côte-d'Ivoire et leur hospitalité à la Station d'Ecologie de Lamto.

Pour les espèces de milieu ouvert, la fréquence moyenne est moins évidente. Elle est délimitée par la verticale séparant le spectre en deux surfaces égales.

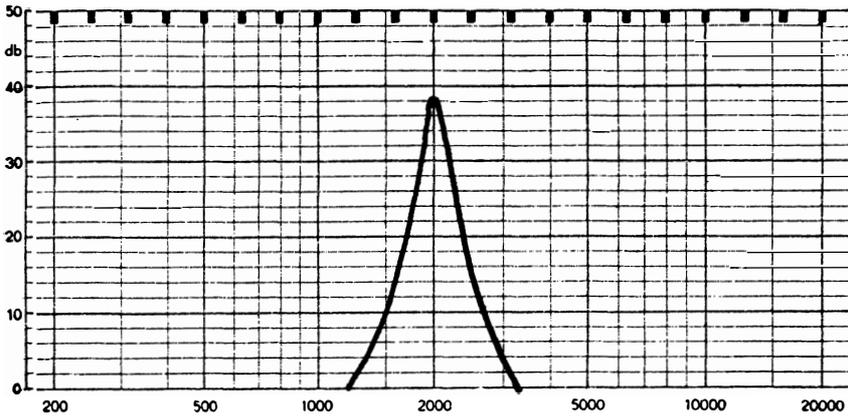


Fig. 1. — Spectre de fréquence (intensité en fonction de la fréquence) du chant de *Camaroptera chloronota*, espèce de milieu « fermé » : le son est parfaitement pur, « monochromatique », centré sur la fréquence 2 000 Hz.

Tel est, par exemple, le cas de *Camaroptera brevicaudata* (Fig. 2) dont la double note répétée, particulièrement brève et modulée rapidement en fréquence ne permet pas l'analyse instantanée, mais nous donne la superposition de toutes les fréquences émises pendant la courte durée de cette note (7 millisecondes). La fréquence moyenne a été évaluée à 2 900 Hz.

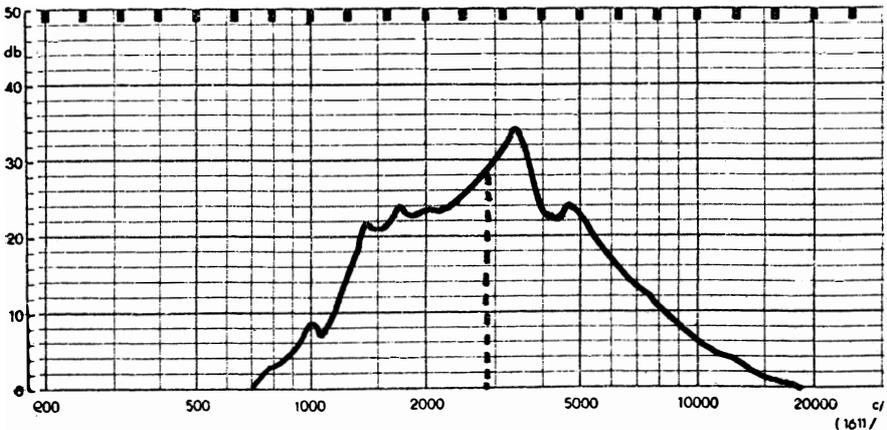


Fig. 2. — Spectre de fréquence du chant de *Camaroptera brevicaudata*, espèce de milieu « ouvert » : la fréquence moyenne se situe à 2 900 Hz.

TABLEAU I

Liste des espèces utilisées dans cette étude. Le chiffre entre parenthèses est un coefficient qui est fonction de la largeur du spectre ; le chiffre suivant indique la fréquence moyenne du chant (ou plus rarement des cris de contact) exprimés en centaines de cycles. Le choix du milieu pour chaque espèce est fonction du type de poste de chant, et non des emplacements de nidification et d'alimentation.

Genre	Milieu fermé	Milieu semi-ouvert	Milieu ouvert
RALLIDÉS	<i>Himantornis haematopus</i> (99) 5,5.		<i>Porphyrola alleni</i> (144) 18.
PHASIANIDÉS	<i>Francolinus achantensis</i> (67) 18. <i>Francolinus lathamii</i> (26) 10.		<i>Francolinus squamatus</i> (72) 18. <i>Francolinus coqui</i> (76) 30.
COLUMBIDÉS	<i>Calopelia puella</i> 4,3. <i>Tympanistria tympanistria</i> 4,5.		<i>Turtur afer</i> 5,5. <i>Turtur chalcospilos</i> 5. <i>Turtur abyssinicus</i> 6.
CUCULIDÉS	<i>Centropus anelli</i> , 4,4. <i>Centropus leucogaster</i> 3,7. <i>Cuculus solitarius</i> (49) 19. <i>Cercococcyx olivinus</i> (43) 17.	<i>Centropus monachus</i> 4,4. <i>Chrysococcyx cupreus</i> (49) 27. <i>Cuculus clamosus</i> . <i>Ceuthmochares aereus</i>	<i>Centropus senegalensis</i> 4,8. <i>Lampromorpha caprius</i> (33) 30. <i>Lampromorpha klaasi</i> (36) 28.
MUSOPHAGIDÉS . . .		<i>Corythaeola cristata</i> 9. <i>Turacus persa</i> 9.	<i>Crinifer piscator</i> .
INDICATORIDÉS . . .	<i>Indicator maculatus</i> .		<i>Indicator indicator</i> .
CAPITONIDÉS		<i>Trachylaemus purpuratus</i> . <i>Tricholaema hirsutum</i> . <i>Buccanodon duchaillui</i> .	<i>Lybius vieilloti</i> .
ALCEDINIDÉS	<i>Halcyon badius</i> (35) 19.		<i>Halcyon malinbicus</i> . (43) 29. <i>Halcyon chelicuti</i> (43) 28.

Genre	Milieu fermé	Milieu semi-ouvert	Milieu ouvert
BUCEROTIDÉS ...		<i>Tockus camurus.</i>	<i>Tockus nasutus.</i>
EURLAEMIDÉS ..	<i>Smithornis rufolateralis.</i>	<i>Smithornis capensis.</i>	
MUSCICAPIDÉS ...	<i>Alseonax cinereus</i> (40) 38. <i>Dyaphorophyia castenea.</i> <i>Dyaphorophyia chalybea.</i> <i>Stizorhina fraseri</i> (30) 27. <i>Trochocercus nitens</i> (32) 20. <i>Tchitreia nigriceps</i> (47) 26.	<i>Tchitreia batesi</i> (36) 35.	<i>Alseonax cassini</i> (48) 50. <i>Platysteira cyanea.</i> <i>Tchitreia viridis</i> (29) 29.
SYLVIIDÉS	<i>Camaroptera chloronota</i> (26) 20.	<i>Bathmedonia rufa</i> (27) 37. <i>Prinia bairdi</i> (49) 38.	<i>Camaroptera brevicaudata</i> (105) 29. <i>Prinia subflava</i> (54) 50. <i>Prinia leucopogon</i> (61) 40.
TURDIDÉS	<i>Cossypha albicapilla</i> (46) 18.		<i>Cossypha heuglini</i> (78) 25.
TIMALIDÉS	<i>Illadopsis moloneyanus</i> (33) 19. <i>Illadopsis cleaveri</i> (24) 28. <i>Macrosphenus flavicans</i> (32) 10.	<i>Macrosphenus concolor</i> (47) 30.	
PYCNONOTIDÉS ..	<i>Andropadus latirostris</i> (60) 23. <i>Andropadus virens</i> (57) 25. <i>Phyllastrephus albigularis</i> (62) 24. <i>Phyllastrephus icterinus</i> (58) 28. <i>Trichophorus barbatus</i> (29) 20. <i>Pyrrhurus scandens</i> (71) 16.	<i>Andropadus gracilis</i> (57) 32. <i>Baepogon indicator</i> (34) 29. <i>Trichophorus calurus</i> (36) 28. <i>Pyrrhurus flavicollis</i> (75) 17.	<i>Andropadus gracilirostris</i> (70) 42. <i>Pycnonotus barbatus</i> (55) 32. <i>Ixonotus guttatus</i> (67) 50. <i>Pyrrhurus simplex</i> (105) 28.

Genre	Milieu fermé	Milieu semi-ouvert	Milieu ouvert
DICRURIDÉS	<i>Dicrurus ludwigi</i> (64) 22.		<i>Dicrurus adsimilis</i> (34) 30.
LANIIDÉS	<i>Laniarius leucorhynchus</i> (27) 7. <i>Malaconotus cruentus</i> (28) 7,5. <i>Nicator vireo</i> (44) 16.	<i>Laniarius lühderi</i> (32) 8. <i>Laniarius ferrugineus</i> (34) 8,5. <i>Nicator chloris</i> (45) 23.	<i>Laniarius funebris</i> (67) 9. <i>Laniarius barbarus</i> (44) 14. <i>Malaconotus poliocephalus</i> (36) 11. <i>Nilaus afer</i> (26) 20. <i>Tchagra australis</i> (38) 23. <i>Dryophoneus bocagei</i> (30) 30.
PRIONOPIDÉS . . .	<i>Sigmodus caniceps</i> (64) 20.		<i>Prionops plumata</i> (66) 25.
NECTARINIIDÉS ..	<i>Cyanomitra olivacea</i> (31) 33. <i>Hylia prasina</i> (23) 40.		<i>Anthreptes collaris</i> (74) 43. <i>Anthreptes fraseri</i> (88) 38.
PLOCEIDÉS	<i>Nigrita canicapilla</i> (27) 36.		<i>Nigrita fusconota</i> (54) 50. <i>Nigrita luteifrons</i> (30) 33.
ORIOOLIDÉS	<i>Oriolus brachyrhynchus</i> (52) 12. <i>Oriolus nigripennis</i> (43) 17.		<i>Oriolus auratus</i> (33) 32.

Toutes les espèces que nous avons étudiées sont groupées dans le tableau I. Celui-ci permet, par simple comparaison des habitats, de constater que *les chants sont d'autant plus graves que le milieu est dense*. Si l'on s'en tient à des comparaisons effectuées au sein d'un même groupe, il apparaît alors que cette règle générale se vérifie dans 30 cas et ne l'est pas dans 1 cas (*Tchitrea*), alors que 5 cas sont douteux.

Si par ailleurs nous calculons la moyenne des fréquences utilisées dans chacun de ces milieux, nous pouvons préciser en la chiffrant cette tendance évolutive :

a) En milieu fermé, les trente-cinq espèces présentent une fréquence moyenne de 1 850 périodes, ce qui est très grave par comparaison à l'ensemble des espèces paléarctiques.

b) En milieu semi-ouvert, la fréquence moyenne monte à 2 230 périodes.

c) En milieu franchement ouvert, cette fréquence s'élève à 2 720 périodes.

La comparaison des extrêmes (1 850 Hz - 2 720 Hz) est particulièrement évocatrice, et pourtant cette différence risque elle-même d'être amoindrie par le mélange dans un même milieu de familles dont les caractères sont très différents — la taille en particulier qui influe plus ou moins sur la tonalité des chants. C'est donc en fait la comparaison par groupes qui serait la plus significative. Pour dissocier les groupes, et pour mieux faire ressortir les caractères évolutifs éventuels, il nous a semblé utile de séparer les émissions sonores en trois classes, suivant leur registre : Aiguës, supérieures à 2 000 Hz ; moyennes, de 1 000 à 2 000 Hz et graves, inférieures à 1 000 Hz.

A) Considérons en premier lieu les familles dont la voix est aiguë (supérieure à 2 000 périodes). Les différences de fréquence sont bien tranchées d'un milieu à l'autre, en particulier chez les petits Cuculidés, les Alcedinidés, les Muscicapidés (*Alseonax*), les Sylvidés (*Camaroptera* et *Prinia*), les Turdidés (*Cossypha*), les Timalidés (*Macrosphenus*), les Pycnonotidés (*Andropadus* et *Trichophorus*) et les Dicruridés.

Chez les Nectariniidés la différenciation est moins nette.

De toutes façons les exceptions (chant plus grave en milieu ouvert) sont rares, puisque l'on n'y trouve que *Tchitrea batesi* (3 500 Hz) comparativement à *Tchitrea viridis* (2 900 Hz). *Nigrita canicapilla* (3 600 Hz) a une fréquence moyenne certes supérieure à celle de *N. luteifrons* (3 300 Hz), mais *N. fusconota* par contre, monte facilement à 5 000 Hz.

Notons finalement que, pour les chants aigus, la fréquence moyenne est de 2 430 Hz en milieu dense, de 3 200 Hz en milieu semi-ouvert, et de 3 400 Hz en milieu franchement ouvert, soit une différence entre les extrêmes de 1 000 Hz.

B) Dans le registre moyen compris entre 1 000 et 2 000 périodes, *Himantornis haemantopus* peut être, chez les Rallidés considéré comme favorisé par la taille ; parmi les Phasianidés, 2 des 4 francolins ont des fréquences identiques, mais par contre la différence entre *Francolinus lathamii* et *F. coqui* est d'autant plus remarquable que le premier est beaucoup plus petit que le second. On retrouve des différences bien tranchées chez les Pycnonotidés avec *Pyrrhurus*, chez les Laniidés avec *Nicator*, et enfin chez les Oriolidés où *Oriolus auratus* se situe à 950 Hz au-dessus de la fréquence moyenne des Loriots de forêt *O. brachyrynchus* et *O. nigripennis*.

Dans ce registre moyen la moyenne des fréquences calculée pour chaque milieu est de 1 300 Hz en milieu fermé, de 1 200 Hz en milieu semi-ouvert (moyenne calculée sur trois espèces seulement) et de 2 340 Hz en milieu ouvert.

Nous retrouvons donc ici une différence de 1 000 Hz entre les extrêmes, comme nous l'observions pour la catégorie précédente.

C) Les oiseaux à chant grave nous fournissent les résultats les moins spectaculaires, et donc apparemment les moins intéressants, car les variations de tonalité apparaissent faibles d'un milieu à l'autre. Pourtant ces petites différences vont toutes, ici aussi, dans le même sens. Les exemples les plus remarquables sont : la Tourterelle sahélienne *Turtur abyssinicus* dont le chant est le plus aigu des cinq espèces du genre ; les Pie-grièches noires morphologiquement si proches *Laniarius leucorhynchus* et *L. funebris*, les *Laniarius lüdheri* et *L. barbarus* qui ont des chants d'une structure mélodique très semblable, et les *Malaconotus*.

Ici la fréquence moyenne est de 520 Hz en milieu fermé, de 700 Hz en milieu semi-ouvert, et de 830 Hz en milieu ouvert. On constate donc que la différence entre extrêmes est ici relativement faible : 310 Hz. Or c'est à notre avis cette différence plus faible qui rend cette catégorie d'oiseaux particulièrement intéressante sur le plan évolutif. En effet si l'on admet (et nous le démontrerons plus loin par une expérimentation pratiquée sur le terrain) que les sons graves franchissent mieux les milieux denses, ce sont bien les familles dont le chant était initialement grave qui ont eu à subir la plus faible « pression de sélection » sous l'influence du milieu. Il n'était donc guère nécessaire pour ces oiseaux d'augmenter la portée déjà considérable de leur chant en abaissant davantage leur tonalité.

On peut se demander si les faits exposés ci-dessus ne seraient pas moins nets, ou même inversés, dans le cas où nous considérerions un plus grand nombre d'espèces. Il faut d'abord remarquer que sur 85 espèces dont les fréquences ont été mesurées, 83 % donnent un résultat conforme à notre hypothèse de travail, 14 % un résultat douteux, et seulement 3 % un résultat contraire. De plus on sera frappé par la concordance des différences entre moyennes de fréquences, calculées globalement ou par registres de sons. Enfin et surtout la même différence de 1 000 Hz trouvée entre milieu fermé et milieu ouvert dans les chants aigus et les chants de registre moyen n'est certainement pas une coïncidence.

La concordance de tous ces résultats montre donc finalement bien que les chants d'oiseaux en milieu dense sont plus graves qu'en milieu ouvert, et des exemples supplémentaires ne feraient probablement que confirmer ce phénomène. Il faut ajouter d'ailleurs que la simple audition des espèces qui n'ont pas fait l'objet d'une analyse spectrale renforce cette impression.

II. — ETUDE DE LA STRUCTURE HARMONIQUE EN FONCTION DU MILIEU.

Une note est dite simple si elle ne comporte qu'un son unique. C'est le cas de *Camaroptera chloronata* dont le spectre a été présenté précédemment (Fig. 1).

Une note complexe est due à la superposition au même instant de plusieurs sons de tonalités différentes, ayant éventuellement entre elles un rapport arithmétique s'il s'agit d'harmoniques. Un tel exemple de notes riches en harmoniques nous est fourni par *Oriolus nigripennis* : le spectrogramme montre les fréquences suivantes : 750, 1 500, 2 250, 3 000 et 4 500 Hz (Fig. 3).

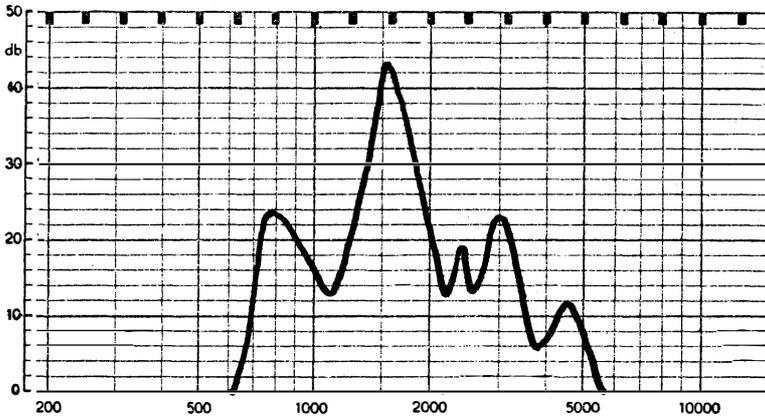


Fig. 3. — Spectre de fréquence du chant d'*Oriolus nigripennis*.

Par contre *Ixonotus guttatus* utilise dans la partie la plus grave de son spectre des sons sans rapport arithmétique : 3 000, 3 500 et 5 000 Hz. Mais dans la partie supérieure du spectre on retrouve des harmoniques : 5 000, 10 000 et 15 000 Hz (Fig. 4).

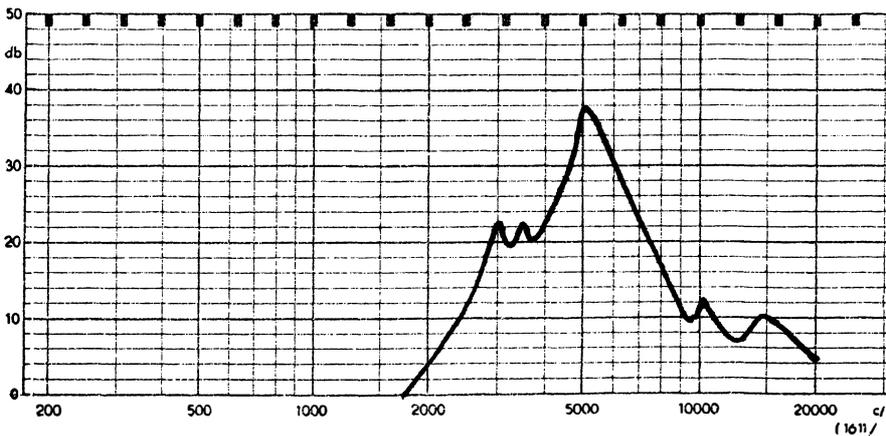


Fig. 4. — Spectre de fréquence du chant d'*Ixonotus guttatus*.

Si nous classons les espèces en fonction de la structure de leurs notes, les oiseaux qui émettent les sons simples sont les suivants :

a — en milieu fermé :

Francolinus lathamii,
Stizorhina fraseri,
Trochocercus nitens,
Camaroptera chloronota,
Macrosphenus flavicans,
Illadopsis moloneyanus,
Illadopsis cleaveri,
Trichophorus barbatus,
Hylia prasina,
Cyanomitra olivacea,
Nigrita canicapilla,
(*Malaconotus cruentus*),
(*Laniarius leucorhynchus*) ;

b — en milieu semi-ouvert :

Tchitreia batesi,
Bathmedonia rufa,
Baepogon indicator,
(*Laniarius lüdheri*),
(*Laniarius ferrugineus*) ;

c — en milieu ouvert :

Lampromorpha klaasi,
Nigrita luteifrons,
Oriolus auratus,
(*Malaconotus poliocephalus*),
(*Nilaus afer*),
(*Dryophoneus bocagei*).

Nous constatons donc que la majorité des espèces émettant des notes pures habitent le milieu fermé : 11 contre 3 en milieu semi-ouvert, et 3 en milieu ouvert. Il n'est pas tenu compte dans ces totaux des Laniidés, cités entre parenthèses, dont l'un des caractères de famille est justement d'émettre des notes pures.

Toutefois ces chiffres sont un peu faibles par rapport au nombre total d'espèces examinées pour qu'on puisse en tirer des conclusions certaines, et il semble utile de mieux préciser la largeur du spectre utilisé par toutes les espèces en fonction du milieu.

Du point de vue pratique cette largeur de spectre a été mesurée sur les tracés en millimètres à trois niveaux différents par rapport au sommet de la courbe : à — 10 Db, — 20 Db, et — 30 Db. Nous avons pris en considération la somme de ces trois longueurs. Ce coefficient est indiqué entre parenthèses pour chaque espèce sur le tableau I.

On constate alors que *le spectre est d'autant plus large que le milieu est ouvert*. Parmi les comparaisons qui peuvent être effectuées au sein d'un même groupe, nous trouvons 20 cas conformes à cette règle, 3 cas douteux, et 6 cas contraires. Sont particulièrement caractéristiques : les Rallidés, les Francolins, les Muscicapidés sauf *Thitrea*, les *Camaroptera*, les *Cossypha*, les *Macrosphenus*, les *Pyrrhurus*, les tandems *Laniarius leucorhynchus* — *L. funebris* et *L. lüdheri* — *L. barbarus*, enfin les souimangas. Les *Tchitreia*, les Drongos et les Loriots ne se conforment pas à cette règle.

Les résultats les plus remarquables concernent les familles ou les genres dont nous donnons les spectrogrammes sur la figure 5.

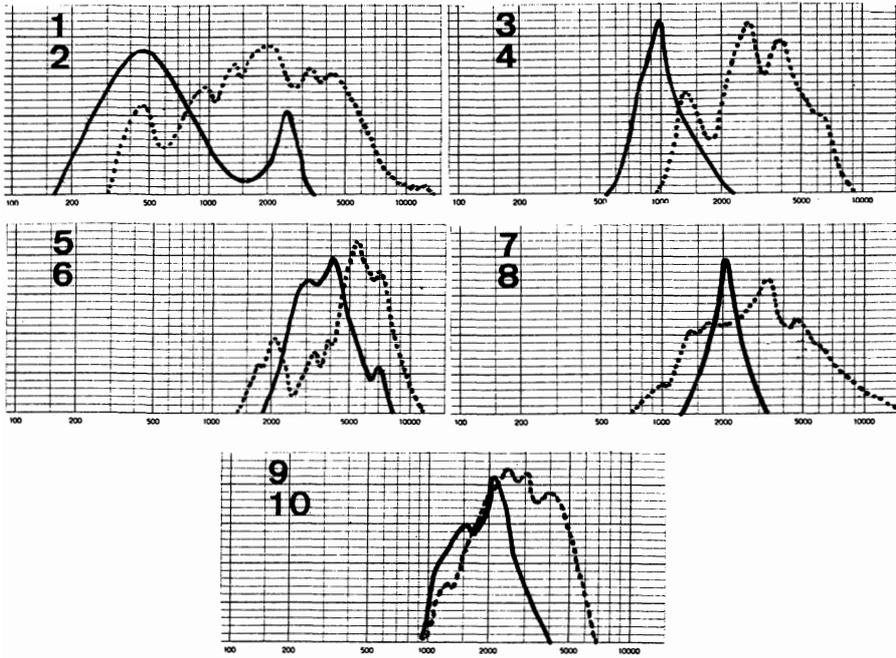


Fig. 5 (a). — Comparaison des spectres de fréquence des chants d'espèces voisines taxonomiquement, dont l'une (trait plein) vit en milieu « fermé », et l'autre (trait pointillé) habite en milieu « ouvert ». 1, *Himantornis haematopus* ; 2, *Porphyryla alleni* ; 3, *Francolinus lathamii* ; 4, *F. Coqui* ; 5, *Alseonax cireneus* ; 6, *A. cassini* ; 7, *Caramoptera chloronata* ; 8, *C. brevicaudata* ; 9, *Cossypha albicapilla* ; 10, *C. heuglini*.

Par ailleurs, sont particulièrement instructives les moyennes de ces coefficients calculées par milieu pour l'ensemble des espèces (Laniidés mis à part) : 45 millimètres en milieu fermé, 50 millimètres en milieu semi-ouvert et 60 millimètres en milieu ouvert.

Ces trois observations concordantes (nombre élevé d'émissions pures ou monochromatiques en milieu fermé, comparaison par groupes, moyennes des largeurs spectrales par milieu) font apparaître un processus évolutif important quant à la structure acoustique des chants : *Les espèces des milieux fermés ont réduit la largeur de leur spectre acoustique (éventuellement jusqu'au monochromatisme)*. En éliminant les fréquences marginales, et en particulier aiguës, elles reportent le maximum de leur énergie sur la fondamentale, donc la note la plus grave dont elles disposent, et augmentent ainsi la portée de leur chant. En effet, comme nous allons le montrer, les notes graves pénètrent mieux les écrans naturels que les sons aigus.

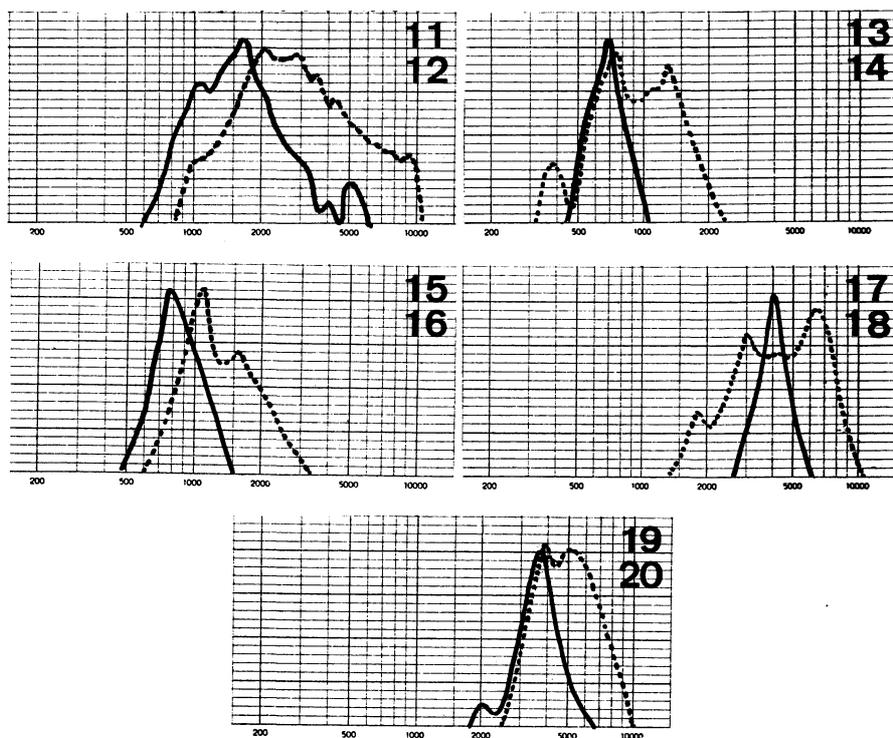


Fig. 5 (b). — Suite de la figure précédente : 11, *Pyrrhurus scandens* ; 12, *P. simplex* ; 13, *Laniarius leucorhynchus* ; 14, *L. funebris* ; 15, *L. lüdheri* ; 16, *L. barbarus* ; 17, *Hylia prasina* ; 18, *Anthreptes collaris* ; 19, *Nigrita canicapilla* ; 20, *N. fusconota*. On remarquera non seulement l'élargissement des spectres en milieu « ouvert » (courbes en pointillé), mais aussi leur décalage vers les aigus par rapport aux spectres de milieu « fermé » (courbes en trait plein).

VERIFICATION EXPERIMENTALE * :

Pour étudier la pénétration des sons en milieu forestier, en fonction de la tonalité, il suffit d'émettre des sons purs de différentes fréquences, et d'en mesurer l'intensité résiduelle après interposition d'une certaine épaisseur d'écran naturel.

1. — *Matériel et méthode d'émission.* Le générateur basse-fréquence et l'amplificateur de puissance portatif ne posent aucun

* Ce travail a été effectué au début 1970 à la Station de Makokou au Gabon, dans le cadre du Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie des Forêts Equatoriales dirigé par André Brosset, que nous tenons à remercier ici pour l'aide qu'il a bien voulu nous apporter de longue date dans ces recherches, et la patience dont il a bien voulu faire preuve lors de ces expérimentations sur le terrain.

problème. Le transducteur sonore (haut-parleur, chambre de compression, etc.) possède par contre toujours une courbe de réponse très hétérogène qu'il faut compenser à chaque fréquence, afin de pouvoir émettre tous les sons à niveau acoustique égal.

Un micro étalon, placé en permanence devant le transducteur, permet d'obtenir soit une correction automatique de niveau (matériel Bruel et Kjaer), soit une correction manuelle par lecture sur le modulomètre d'un matériel classique. Ceci demande plus de temps, mais le matériel nécessaire est beaucoup plus léger et portable. Nous avons naturellement choisi cette deuxième méthode pour des raisons pratiques, et la précision des résultats n'en fut pas affectée.

Pour éviter les distorsions de phases par réflexion sur le sol, il faut que le transducteur et le micro soient assez rapprochés, et surélevés par rapport au sol (Fig. 6).

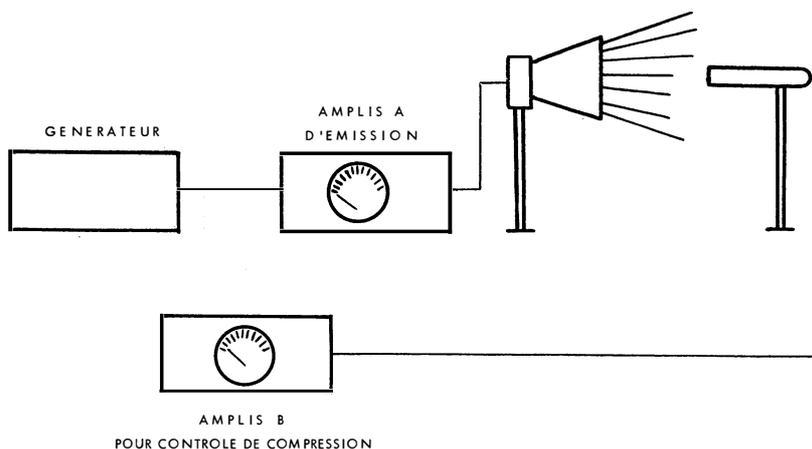


Fig. 6. — Schéma de montage.

a) Emissions à niveau acoustique constant. Au fur et à mesure du passage des différentes fréquences, le modulomètre de l'amplificateur A ne varie pas, le niveau de sortie du générateur étant constant ; par contre, celui de l'amplificateur B change à chaque fréquence en fonction de la réponse du transducteur. On modifie alors le gain de A pour ramener B à une lecture constante (on en profite pour noter à chaque fréquence la correction de gain à apporter).

b) Emissions à niveau acoustique variable pour la recherche du seuil de perception. Cette expérience ne peut être faite qu'après la précédente, en fonction des corrections notées au fur et à mesure

et dont il faut tenir compte pour chaque fréquence, lors des lectures de niveau sur le modulomètre A.

2. — *Méthodes de mesure.* Deux types de mesures peuvent être pratiquées :

a) Mesures absolues. Ce serait la méthode la plus sûre, si elle était techniquement possible. Mais nous avons jusqu'à présent été toujours gênés par les bruits naturels qui couvrent la gamme de fréquence utilisée à des niveaux analogues à ceux captés par le micro récepteur.

b) Mesures relatives. Nous nous sommes donc contentés de cette méthode qui nous a donné des résultats suffisamment cohérents pour être interprétables.

Les sons sont écoutés par un auditeur. Les résultats sont naturellement entâchés de deux erreurs :

α) La transformation des sons en énergie calorifique qui est d'autant plus rapide que les sons sont aigus, d'où différence de portée entre sons graves et aigus, même en milieu libre.

β) Les caractéristiques de l'appareil auditif de l'expérimentateur (audiogramme).

Il faut donc, pour chaque type d'expérience, se placer successivement en milieu ouvert et en milieu fermé, toutes conditions étant égales par ailleurs. La comparaison des résultats est seule valable.

Dans un premier type d'expériences, les sons sont émis à niveau acoustique constant (ils sont intermittents pour faciliter la recherche du seuil d'audition). L'expérimentateur s'éloigne jusqu'à ce qu'il n'entende plus rien, puis revient jusqu'au seuil. C'est la moyenne de ces deux distances à la source qui est prise en considération. Les résultats sont reportés sur le graphique de la figure 7. En milieu ouvert, on retrouve pour la partie grave du spectre la forme de l'audiogramme du sujet. Pour la partie aiguë du spectre la chute rapide d'intensité est surtout due à la transformation des sons en énergie acoustique.

En milieu fermé, aucun résultat n'est obtenu avec une fréquence de 10 000 Hz, ce son ne traversant pas trois à quatre mètres d'écran végétal ; les résultats sont même déjà trop imprécis à 5 000 Hz pour être utilisés (en particulier à cause de la directivité des sons aigus).

La comparaison des deux courbes est instructive : elle montre bien le décalage important de la courbe « milieu fermé » vers les graves par rapport à la courbe « milieu ouvert », et donc l'absorption des sons aigus par les écrans naturels au-delà de 1 000 périodes.

Dans le second type d'expériences, la distance source sonore - auditeur reste constante. C'est donc le niveau acoustique d'émis-

DISTANCE
SOURCE - AUDITEUR

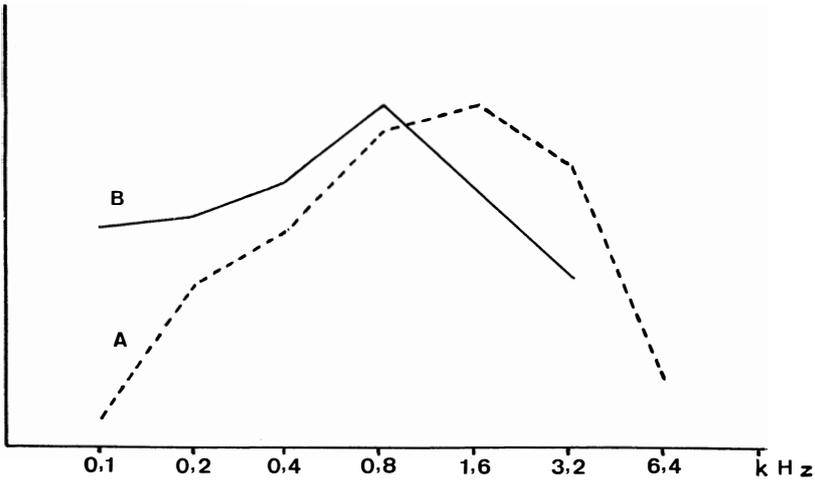


Fig. 7. — Transmission des sons suivant leur fréquence dans des milieux différents « ouverts » (A) et « fermés » (B). Dans ces expériences d'émission à niveau constant la distance entre la source d'émission et l'auditeur varie en fonction du seuil de perception de ce dernier.

sion qui varie pour rechercher le seuil de perception du sujet récepteur (les expérimentateurs communiquent entre eux par émetteurs radiophoniques). Plusieurs expériences furent effectuées, les résultats pouvant être affectés par les qualités différentes des types d'écrans naturels interposés. Les moyennes des résultats obtenus sont indiquées sur le tableau II, où la dernière colonne ($\Delta A - B$) indique la différence entre les niveaux de milieu ouvert et de milieu fermé :

TABLEAU II

Fréquences en Hertz	A) Moyenne des mesures en milieu ouvert	B) Moyenne des mesures en milieu fermé	$\Delta A - B$
60 Hz	— 23	— 24,5	+ 1,5
100 Hz	— 27,5	— 28,5	+ 1
200 Hz	— 35,5	— 34	— 1,5
400 Hz	— 43	— 39,5	— 3,5
800 Hz	— 49	— 49	0
1 600 Hz	— 43,5	— 41,5	— 2
3 000 Hz	— 34,5	— 19	— 15,5
5 000 Hz	— 32	— 3	— 29
10 000 Hz	— 6		

Les niveaux acoustiques sont mesurés en décibels au seuil de perception pour chaque fréquence.

Ces résultats peuvent aussi être figurés sur des courbes (Fig. 8 et 9) et il apparaît alors que, comme précédemment, les résultats obtenus en « milieu ouvert » et en « milieu fermé » sont différents dans l'aigu au-delà de 800 périodes, et même surtout au-dessus de 1 600. C'est la différence $\Delta A - B$ qui nous donne la courbe la plus instructive (Fig. 9) : elle montre bien que les sons pénètrent de la même façon les deux milieux jusqu'à 1 600 périodes environ, alors qu'au-delà il existe une absorption brusque des sons aigus en milieu fermé.

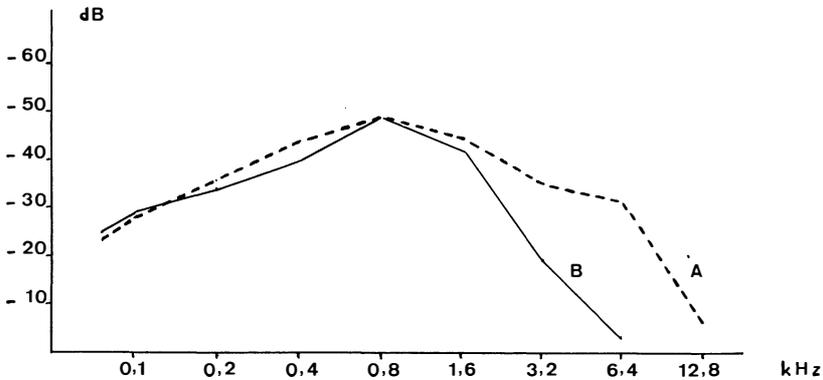


Fig. 8. — Transmission des sons suivant leur fréquence dans des milieux différents, « ouverts » (A) et « fermés » (B). Dans cette série d'expériences la distance entre la source d'émission et l'auditeur reste constante ; les niveaux d'émission sont mesurés au seuil de la perception de l'auditeur.

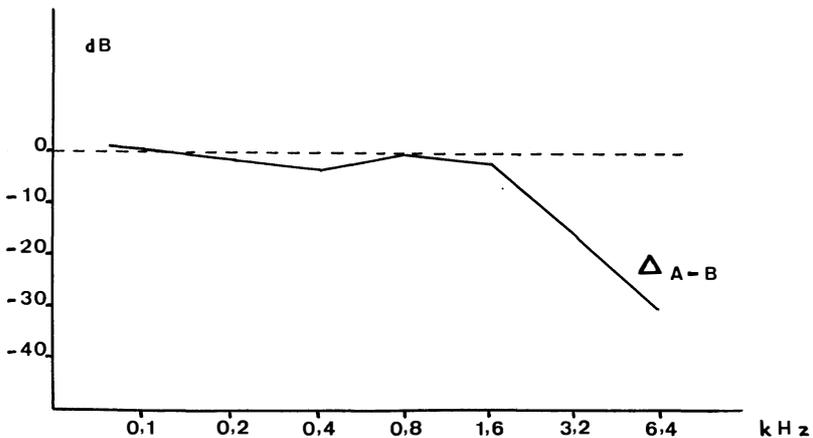


Fig. 9. — Différence entre les courbes de la fig. 8 (la courbe A se trouvant ramenée à zéro). Ce tracé permet d'éliminer les caractéristiques personnelles de perception de l'auditeur.

Les deux méthodes donnent donc des résultats tout à fait concordants : en milieu fermé les sons graves se propagent normalement malgré les écrans, il n'y a pratiquement aucune perte de niveau. Par contre les sons aigus sont fortement absorbés par ces écrans, au-delà de 1 600 périodes. A 5 000 périodes l'absorption est de 30 décibels dans les conditions de l'expérience (20 à 40 mètres d'écran). A 10 000 périodes l'absorption est même telle que les mesures deviennent impossibles.

INTERPRETATION DE CE PHENOMENE D'ABSORPTION

Les sons qui viennent frapper une surface plane peuvent être réfléchis à condition que le diamètre moyen de cette surface soit supérieur à la longueur d'onde de la fréquence considérée. Ainsi, par exemple, la fréquence de 1 500 périodes nécessiterait, pour être réfléchi, un écran de plus de vingt centimètres de diamètre. Or on constatera que cette dimension correspond à peu près à la taille moyenne des feuilles dans la strate inférieure de la forêt équatoriale. Sur ces feuilles larges, à cuticule épaisse, les sons aigus subissent des réflexions multiples et perdent rapidement leur énergie, d'où leur absorption. Les sons très aigus sont d'autant plus défavorisés qu'ils se réfléchissent sur les feuilles de toute taille, et que la distance qu'ils franchissent pour aller d'un point A à un point B s'allonge considérablement du fait des réflexions multiples ; ils finissent rapidement par se transformer en énergie calorique.

PARALLELE ENTRE RESULTATS PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES

Si nous reprenons les différences de tonalité entre oiseaux de milieu ouvert et oiseaux de forêt classés en trois registres, nous avons pour les registres graves (inférieur à 1 000 périodes) un abaissement de fréquence de 300 Hz en milieu dense, pour le registre moyen (environ 1 500 périodes) un abaissement de 1 000 Hz, et pour le registre aigu (plus de 2 000 périodes) une diminution de 1 000 Hz. Il apparaît donc que ce sont surtout les espèces qui chantent au-dessus de 1 500 Hz qui ont abaissé leur tonalité. Or 1 500 Hz est justement la fréquence mesurée à partir de laquelle les sons sont très rapidement absorbés par le milieu forestier.

Le parallélisme assez remarquable entre ces deux résultats n'est certainement pas une simple coïncidence. Il constitue à notre avis la meilleure preuve de l'influence du milieu forestier dense sur l'évolution des émissions sonores des oiseaux : la survie de l'espèce exige qu'ils aient un minimum de portée.

RESUME

Une adaptation des chants d'oiseaux au milieu particulier du sous-bois de la forêt équatoriale est suggérée par la simple comparaison globale de la majorité des espèces entendues dans ce type d'habitat avec celles vivant dans des milieux plus ouverts tels que la savane.

Pour mieux préciser les caractères de cette adaptation, nous avons choisi une centaine d'espèces, appartenant sensiblement par moitié à chacun de ces deux milieux, au niveau de chaque famille.

L'analyse spectrale des enregistrements effectués a fourni des données quantitatives sur les deux milieux, et a permis de montrer que la tonalité des chants était plus grave en milieu dense qu'en milieu ouvert. Le phénomène est surtout marqué pour les petites espèces qui ont les chants les plus aigus (abaissement de 1 000 Hz de la fréquence moyenne en milieu dense par rapport au milieu ouvert) et les espèces de taille moyenne qui utilisent le registre moyen (même différence de 1 000 Hz).

Par contre les familles à chant grave ont moins évolué, (300 Hz de différence entre les deux milieux). Il semble donc que ce sont les fréquences supérieures à 1 500 Hz qui ont été le plus modifiées, leur transmission étant sans doute altérée en milieu dense. Effectivement, une vérification expérimentale sur la propagation des sons, effectuée dans les strates inférieures de la forêt primaire du Gabon, a bien montré que c'est au-dessus de la fréquence de 1 500 Hz que les sons étaient rapidement absorbés par les écrans naturels.

Ce fait nous semble suffisamment remarquable pour être signalé. La longueur d'onde de cette « fréquence charnière » de 1 500 Hz correspond sensiblement aux dimensions des plus grandes feuilles de ce milieu dense, et l'on peut donc penser que ce sont les réflexions multiples sur ces feuilles par ailleurs épaisses qui sont la principale cause d'une telle absorption.

Parallèlement nous constatons que d'une façon générale les spectres acoustiques sont larges en milieu ouvert, étroits en milieu fermé. Il semble donc que l'oiseau ait, dans les limites de son registre disponible, concentré son énergie sur la note fondamentale, donc la plus grave, et augmenté ainsi la portée de son chant.

SUMMARY

An adaptation of bird songs to the undergrowth of the tropical rain-forest is suggested by the overall comparison of songs in this « closed » habitat with those of the more « open » environment of the savanna.

To analyse this adaptation, 78 species (39 for each habitat) were selected and matched for family. Moreover, 21 species from the semi-open habitats of the upper layer of the forest and the tree savanna were also studied (Table I).

A spectral analysis of recordings showed that, as a rule, the denser the habitat, the lower the pitch. This phenomenon is particularly marked with the small, shrill-noted species (the « average frequency » is 1000 cycles lower in the forest undergrowth than in the savanna) and in the medium sized species which use middle frequencies (again the average frequency is 1000 cycles lower in dense habitat). On the other hand, differences between families with lowpitched songs are less marked (300 cycles between the two habitats).

Thus it would appear that a strong selection pressure has been exerted against frequencies higher than 1500 cycles in dense habitat, their transmission being greatly hindered there. Field experiments on the propagation of sound in the lower stratum of rain forest in Gabon have shown that this is indeed the case : frequencies above 1500 cycles are rapidly absorbed by natural screens. The wavelength of this « critical frequency » of 1500 cycles corresponds pretty well with the size of the largest leaves in the forest undergrowth (which also have a thick cuticule). One can summarise that the multiple reflections from this leaf barrier are the main cause of such high absorption. Concomitantly with the change in pitch, the harmonic spectra are broad in the open habitat and narrow in the closed one. There, many of the notes are simple ones, without harmonics or with a few weak ones. Therefore it seems that, within the limits of the available sound registers of the birds, the energy has been concentrated in the fundamental frequency, the lowest, thus increasing the carrying power of the songs.