



HAL
open science

La dichotomie nature/culture en éthologie, illustrée par les études sur le développement du chant chez les oiseaux

Sébastien Derégnaucourt

► **To cite this version:**

Sébastien Derégnaucourt. La dichotomie nature/culture en éthologie, illustrée par les études sur le développement du chant chez les oiseaux. Bonin, Patrick; Pozzo, Thierry. Nature ou Culture, Publications de l'université de Saint Etienne, pp.243-257, 2014, 978-2-86272-665-6. hal-01478743

HAL Id: hal-01478743

<https://hal.parisnanterre.fr/hal-01478743>

Submitted on 21 Nov 2017

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

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

La dichotomie nature/culture en éthologie, illustrée par les études sur le développement du chant chez les oiseaux

Sébastien DEREGNAUCOURT

Laboratoire Ethologie Cognition Développement (LECD, EA3456), Université Paris Ouest Nanterre La Défense.

Email : sebastien.deregnaucourt@u-paris10.fr

Depuis l'Antiquité, le chant des oiseaux suscite l'intérêt des poètes, des musiciens et des naturalistes. L'existence de variations géographiques (ou dialectes locaux) du chant d'oiseau laissait déjà supposer à Aristote (350 avant JC) que ce signal était appris par transmission culturelle. Au 18^{ème} siècle, Barrington (1773) observe que le chant de jeunes oiseaux élevés par des tuteurs hétérospécifiques diffère du chant homospécifique. Cependant, jusqu'au milieu des années 1950, il n'existait pas de moyen objectif de confirmer ces observations par des mesures physiques du signal. C'est lorsque le chant a pu être analysé avec le spectrographe que cet apprentissage vocal a pu être clairement démontré (Catchpole & Slater, 2008). Grâce à ce développement technologique, les études sur l'ontogenèse des vocalisations chez les animaux en général et chez les oiseaux en particulier ont connu un véritable essor, et ont animé les débats sur l'inné et l'acquis en éthologie dans la seconde moitié du 20^{ème} siècle.

Après avoir fait un état des lieux des connaissances sur l'ontogenèse des vocalisations chez les oiseaux, et du chant en particulier, je reviendrai sur les aspects ultimes et proximaux de ce comportement vocal, en mettant en exergue l'apprentissage vocal. Je montrerai ensuite comment le chant des oiseaux s'est imposé comme un modèle biologique de choix pour comprendre l'apprentissage vocal avant d'illustrer par un exemple l'apport des études en laboratoire pour comprendre l'évolution culturelle du chant.

Rien n'est inné, rien n'est acquis, tout est interaction

Thorpe (1954) a montré que de jeunes pinsons (*Fringilla coelebs*) prélevés au nid et élevés en isolement social, sont incapables de produire le chant caractéristique de leur espèce. Depuis ces travaux pionniers, des milliers d'oiseaux issus de plusieurs dizaines d'espèces ont été utilisés en laboratoire et élevés dans des environnements acoustiques strictement contrôlés afin d'examiner comment leur expérience affecte la structure de leur chant.

Près de 4000 espèces d'oiseaux (la moitié du nombre d'espèces d'oiseaux recensés sur le globe) appartiennent au sous ordre des oscines (sous ordre des Passeriformes). Ils acquièrent les sons qui constitueront leur chant en imitant ceux émis par leurs congénères, souvent leurs aînés. A l'instar des bébés humains qui transforment progressivement le babillage en mots distincts et en phrases, les chants produits par les jeunes oiseaux en début de développement ne ressemblent pas au chant adulte caractéristique de leur espèce même si certains marqueurs spécifiques - sans doute prédéterminés génétiquement - sont déjà présents. Au cours du développement, le « babillage » aviaire observé au début est suivi d'une période plastique après laquelle le chant évolue vers une version mature qui finit en général par se stabiliser ou « cristalliser » (Figure 1). Ainsi, grâce à des expériences en conditions contrôlées, on a découvert que certaines espèces sont capables d'apprendre leur chant au cours d'une phase sensible de la vie précoce (ex : Diamant Mandarin *Taeniopygia guttata*) alors que d'autres espèces auront la possibilité de transformer ce signal pendant toute leur vie (ex : Canari *Serinus canaria*, Etourneau Sansonnet *Sturnus vulgaris*) (Catchpole & Slater, 2008). Pendant longtemps, on pensait que l'apprentissage vocal chez les oscines concernait uniquement le chant et non les cris émis dans différents contextes socio-sexuels (alimentaire, alarme, contact, coordination des partenaires sexuels) qui constituent la plupart du répertoire vocal, à la fois chez les mâles et les femelles. Mais il a été clairement démontré

chez certaines espèces d'oiseaux que la structure des cris peut également être modifiée par l'expérience sociale. Par exemple, des mésanges et des perruches sont capables de transformer la structure de leur cri en fonction de la composition de leur groupe social (Marler, 2004).

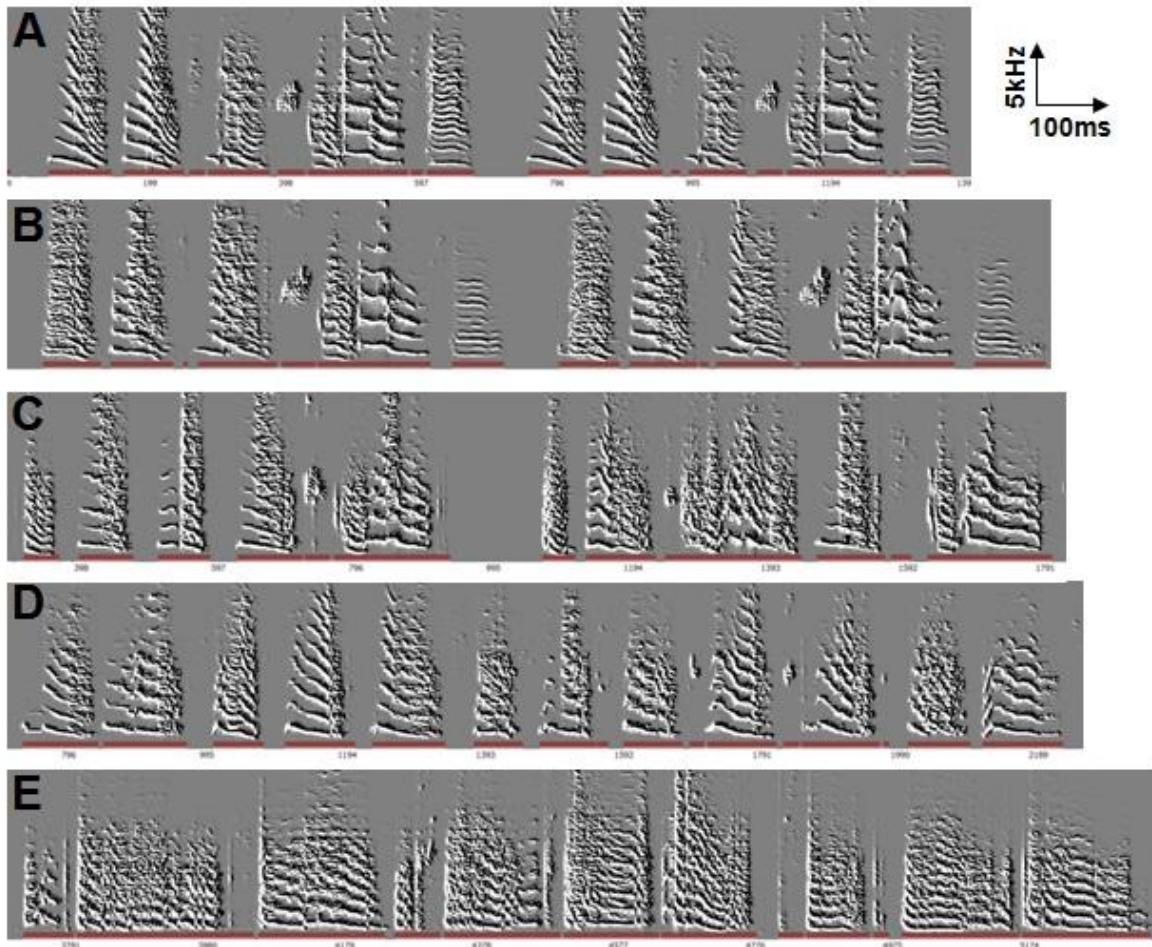


FIGURE 1. Différents stades de développement du chant chez le Diamant Mandarin. *A : spectrogramme (temps en abscisse, fréquence en ordonnée) du modèle de chant diffusé à l'oiseau. B : chant produit par l'oiseau à l'âge de 100 jours. C : chant produit à l'âge de 50 jours. D : chant produit à l'âge de 46 jours. E : chant produit à l'âge de 43 jours, avant le début de la diffusion du modèle de chant à imiter.*

Au contraire, la plupart des études à ce jour tendent à conclure que les cris produits par les espèces d'oiseaux qui n'apprennent pas à chanter ne sont ni plastiques ni flexibles. Dans les années 1960, Konishi observe que de jeunes poussins (*Gallus domesticus*) assourdis à l'éclosion par ablation de la cochlée et/ou élevés en isolement acoustique complet, développent un répertoire vocal normal ne présentant aucune différence significative avec celui d'un échantillon contrôle de poussins élevés dans un groupe social (Konishi & Nottebohm, 1969).

D'autres études - menées principalement sur des Galliformes et des Colombiformes - ont suggéré que les signaux d'accouplement et territoriaux se développent normalement en l'absence d'un modèle adulte (Konishi & Nottebohm, 1969). A partir de ces expériences et d'autres impliquant l'hybridation interspécifique et l'adoption croisée (Lade & Thorpe, 1964 ; Derégnaucourt, 2010), on a conclu que la structure des vocalisations produites par ces espèces présente un fort déterminisme génétique et n'est pas modifiable par l'expérience acoustique sociale.

Néanmoins, en appliquant de nouvelles méthodes d'analyse du signal et en enregistrant en continu tous les chants produits au cours de l'ontogenèse, nous avons mis en évidence une plasticité vocale au cours du développement du

chant chez un Galliforme, la Caille Japonaise (*Coturnix japonica*). Les mécanismes sous-jacents de cette plasticité rappellent ceux observés chez les oscines comme le Diamant Mandarin (Derégnaucourt et al., 2009). Ces transformations vocales ne relèvent pas de l'apprentissage, mais en sont le pré-requis, et suggèrent que les programmes moteurs sous-jacents ont fait leur apparition relativement tôt au cours de l'évolution chez les oiseaux. Les galliformes comme la Caille sont placés à la base de l'arbre phylogénétique des oiseaux (Hackett et al., 2008). A ce jour, l'apprentissage vocal n'a été démontré que chez trois taxons aviaires (oscines, perroquets et colibris ; Feenders et al., 2008). Si les perroquets (ordre des Psittaciformes) et les oscines (ordre des Passériformes) possèdent un ancêtre commun comme le suggèrent les analyses génétiques récentes (Hackett et al., 2008), l'apprentissage vocal chez les oiseaux a pu évoluer indépendamment à deux reprises. Au cours de l'évolution, les membres de ces groupes ont acquis la capacité de modifier les sons produits pour copier un modèle mémorisé (soit par correction d'erreur ou sélection ; Marler, 1997). Cette mémorisation auditive, nécessaire pour l'apprentissage du chant chez l'oscine (Brainard & Doupe, 2002), est également présente chez des espèces qui n'apprennent pas à chanter. Par exemple, chez la Caille japonaise, mâles et femelles sont capables de reconnaître les vocalisations produites par leur partenaire sexuel (Derégnaucourt et al., 2009).

Même si les coqs (*Gallus domesticus*) développent un chant normal après assourdissement (Konishi & Nottebohm, 1969), l'élimination du muscle stapédien de l'oreille moyenne au cours de l'ontogenèse précoce modifie l'enveloppe spectrale (formants décalés vers les harmoniques les plus hautes) du signal (Grassi et al., 1990) mettant en exergue le rôle du feedback auditif – souvent négligé - chez une espèce qui n'apprend pas à chanter.

La plasticité observée au cours de l'ontogenèse du chant chez la caille peut constituer le substrat précurseur à partir duquel l'apprentissage vocal a évolué. Néanmoins il est également possible que les espèces non-apprenantes comme la Caille soient les descendantes d'espèces capables d'apprentissage vocal et que cette faculté ait été perdue au cours de l'évolution (Feenders et al., 2008). Dans ce cas, la plasticité observée au cours de l'ontogenèse du chant chez la Caille Japonaise pourrait refléter une rétention de certaines composantes de l'apprentissage vocal. Des études complémentaires sont nécessaires afin de revisiter les aspects sensori-moteurs de la production vocale chez les espèces non-apprenantes, de clarifier la spécificité des changements vocaux qui relèvent de l'imitation, et d'identifier les mécanismes moléculaires et cellulaires impliqués dans ces processus.

A l'instar des oiseaux non-chanteurs tels que les Galliformes, la plupart des vocalisations produites par les primates non humains ont été pendant longtemps considérées comme stéréotypées et non modifiables par des influences sociales. Néanmoins, plusieurs études récentes ont révélé leur capacité à modifier des sons en réponse à des stimulations sociales (Lemasson et al., 2011).

Aspects ultimes de l'apprentissage vocal chez les oiseaux

Pourquoi certaines espèces sont capables d'imiter des sons ? Pour répondre à cette question, il faut s'intéresser aux finalités de cette habilité. Chez les oscines, ces fonctions diffèrent suivant les conditions socio-écologiques spécifiques (Beecher & Brenowitz, 2005).

Chez certaines espèces, l'apprentissage vocal permet de copier le chant d'un ou plusieurs individus et joue ainsi un rôle dans la régulation de l'organisation sociale et/ou spatiale (Catchpole & Slater, 2008). Ce partage vocal peut concerner une zone géographique particulière, renvoyant à la notion de dialecte (Marler & Tamura, 1964). Chez certains oscines territoriaux vivant dans une même zone dialectale, les mâles voisins présentent un partage vocal plus prononcé que les mâles séparés géographiquement. Plusieurs hypothèses sur la fonction et le maintien des dialectes

ont été proposées (Catchpole & Slater, 2008). Selon l'hypothèse de l' « adaptation génétique » (Nottebohm, 1972), cette variation géographique permettrait aux oiseaux de reconnaître et ainsi de s'accoupler avec des individus de la même population, ce qui favoriserait le maintien et le développement des adaptations locales. Selon l'hypothèse de l' « adaptation sociale », le partage vocal pourrait aider les jeunes mâles à accéder à leur premier territoire. Certaines études montrent en effet une corrélation positive entre le partage vocal et à la fois le maintien d'un territoire et le succès reproducteur (Payne, 1982).

Cette variation géographique peut également faciliter la cohésion sociale chez des espèces vivant en larges groupes de manière permanente ou à certains moments du cycle annuel, en permettant à des individus non apparentés d'acquérir des phénotypes vocaux similaires. Ainsi chez l'Etourneau Sansonnet, les individus ne se répartissent pas au hasard au sein des dortoirs et utilisent probablement leur chant pour s'associer avec des conspécifiques issus de la même zone géographique (Hausberger et al., 2008). Une signature de groupe a également été mise en évidence chez l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*). Ce partage vocal permettrait de réguler les interactions sociales entre des individus possédant des territoires contigus (Brieffer et al., 2008). La plasticité vocale observée au cours de l'ontogenèse du chant chez la Caille Japonaise pourrait également faciliter des ajustements interindividuels au sein d'un groupe social. La présence d'une signature dialectale a déjà été observée ou suggérée chez des oiseaux non chanteurs. Cette signature géographique pourrait être expliquée par la proximité génétique des individus mais pourrait également trouver son origine dans les influences sociales de la vie précoce (Forstmeier et al., 2009).

Chez certaines espèces, l'apprentissage vocal facilite le développement d'un répertoire large et varié de sons. On peut citer le Rossignol Philomèle (*Luscinia megarhynchos*) qui est capable d'apprendre plusieurs centaines de chants différents (Hultsch & Todt, 1989). Les capacités d'apprentissage vocal pourraient ainsi renseigner sur la qualité individuelle de l'émetteur, et jouer un rôle dans la sélection sexuelle (Gil & Gahr, 2002). En se référant à la théorie darwinienne, les mâles qui produiraient des chants complexes, à la fois au niveau qualitatif (structure des sons produits) et au niveau quantitatif (répertoire de sons), auraient un succès reproducteur plus élevé. Les répertoires larges seraient particulièrement attractifs pour les femelles, et repousseraient les rivaux (Andersson, 1994). Cependant, des analyses récentes indiquent que le lien entre complexité du chant et succès reproducteur est plus faible que l'on pensait mettant en exergue également la variation interspécifique (Soma & Garamszegi, 2011).

Selon la théorie du handicap avancée par Zahavi (1975), la possession d'un répertoire riche et varié pourrait constituer un signal honnête de la qualité de l'émetteur avec l'idée que l'acquisition et le maintien d'un tel répertoire représenterait un coût pour l'émetteur. Dans le même contexte, l'hypothèse du stress nutritionnel a été proposée (Nowicki et al., 1998). D'après ce postulat, le chant constituerait un signal honnête de la qualité de l'émetteur car la période sensible pendant laquelle il est appris - et plus précisément durant laquelle les structures nerveuses impliquées dans l'apprentissage se développent - correspond à une période de la vie où les jeunes oiseaux sont plus susceptibles de subir un stress nutritionnel. Cette hypothèse a largement été testée ces dix dernières années et même si de nombreuses études viennent la corroborer, des résultats contradictoires - parfois obtenus chez la même espèce (le Diamant Mandarin en particulier) - ne permettent pas de conclure quant à l'influence du stress développemental sur l'apprentissage du chant (Derégnaucourt, 2011).

Chez les espèces produisant des chants en duo, mâle et femelle alternent rapidement la production de syllabes, donnant l'impression qu'un seul oiseau chante (Fortune et al., 2011). Cette coordination vocale, facilitée par les capacités d'imitation, aurait plusieurs fonctions dans des contextes différents. Des expériences de playback ont montré

que – selon les espèces – le chant en duo permettrait une défense commune des ressources du territoire et/ou de surveiller le partenaire pour éviter les accouplements hors couple (Hall, 2009).

Enfin, l'apprentissage vocal peut être mesuré de manière qualitative ou quantitative. Ces deux indices peuvent conduire à des conclusions divergentes concernant les capacités d'un individu émetteur. Si un oiseau apprend à reproduire fidèlement un modèle composé d'un répertoire pauvre, il peut être considéré comme un bon apprenant en termes de précision, mais en même temps jugé comme un mauvais apprenant en termes de capacité d'apprentissage.

Au contraire, un oiseau qui apprendrait à copier le chant de plusieurs individus à registre vocal pauvre pourrait obtenir un répertoire large, mais présenterait un score faible en termes de fidélité pour un tuteur particulier (Soma, 2011).

En conclusion, ces résultats indiquent que les aspects socio-écologiques spécifiques doivent être pris en compte pour comprendre les fonctions de l'apprentissage vocal (Beecher & Brenowitz, 2005).

Aspects proximaux de l'apprentissage vocal chez les oiseaux

Certaines espèces d'oiseaux sont donc capables d'apprentissage vocal, et cette capacité permet d'affiner l'information transmise au receveur. Quels sont les mécanismes sous-jacents à l'origine de cette faculté ? L'étude du cerveau de ces animaux peut apporter des éléments de réponse. Chez les oiseaux, les espèces apprenantes et non apprenantes présentent des voies auditives similaires, mais seules les espèces capables d'apprentissage vocal possèdent un système unique de contrôle moteur leur permettant de transformer des signaux auditifs en signaux vocaux. Les oscines, les colibris et les perroquets ont sept noyaux cérébraux comparables qui contrôlent leurs vocalisations ; des structures qu'on ne retrouve pas chez les espèces qui ne sont pas capables d'imitation vocale (Bolhuis & Gahr, 2006 ; Feenders et al., 2008).

Le chant d'oiseau comme modèle biologique pour comprendre l'apprentissage vocal

Récemment, plusieurs neurobiologistes ont proposé des changements de nomenclature concernant les différentes aires du cerveau de l'oiseau afin de mettre en exergue les homologues avec le cerveau mammalien. Ces modifications permettent entre autres de faciliter la comparaison des circuits cérébraux impliqués dans l'apprentissage vocal chez les deux groupes, en particulier entre le cerveau des oscines et le cerveau humain (Bolhuis et al., 2010).

Déjà les travaux pionniers de Nottebohm avaient révélé l'existence d'une latéralisation du contrôle nerveux de la syrinx (organe de production vocale chez l'oiseau) qui avait été mise en parallèle avec la latéralisation de la production et de la compréhension du langage (Nottebohm et al., 1976).

Chez la plupart des humains, c'est l'hémisphère gauche qui prédomine dans le traitement et la production de la parole et du langage. Cette dominance hémisphérique au niveau du lobe temporal (incluant l'aire de Wernicke) est déjà observée chez des nouveaux nés exposés à la voix humaine (Peña et al., 2003).

Chez des bébés plus âgés en phase de babillage, une exposition à la parole induit également une activation principale dans l'hémisphère gauche au niveau de l'aire de Broca (Dehaene-Lambertz et al., 2006). Chez le Canari, l'activité neurale liée à la production du chant dans le noyau HVC est également latéralisée avec une dominance au niveau de l'hémisphère gauche (Nottebohm et al., 1976). En ce qui concerne le jeune oiseau qui apprend à chanter, une étude récente chez le Diamant Mandarin montre qu'à l'instar du bébé humain, une latéralisation gauche est observée dans les zones contrôlant la production vocale et la perception auditive (Moorman et al., 2012). D'autres travaux ont montré à la fois chez le bébé humain et chez les oiseaux chanteurs que l'expérience sociale précoce pouvait affecter le traitement de l'information auditive (Bolhuis et al., 2010; Friederici et al., 2007).

Il a également été montré que les aires palliales du cerveau chez l'oiseau présentent des similarités fonctionnelles avec le cortex auditif et moteur chez l'humain. Ceci met en exergue l'importance des ganglions de la base dans le contrôle de la parole humaine et du chant d'oiseau. Bien que certaines fonctionnalités du chant des oiseaux et de la parole humaine ne sont manifestement pas analogues, il existe des similitudes frappantes dans la manière dont l'expérience sensorielle est intériorisée et utilisée pour façonner les productions vocales au cours d'une période sensible du développement (Bolhuis et al., 2010).

Le chant d'oiseau constitue aussi un modèle de recherche pertinent dans le domaine médical, en particulier concernant l'acquisition et les troubles du langage. Ainsi, il existe des analogies au niveau de l'implication du gène FoxP2 dans le contrôle de la parole humaine et du chant d'oiseau. Le rôle de ce gène chez l'humain a été découvert grâce à une mutation qui entraîne une dyspraxie verbale (Bolhuis et al., 2010). Chez l'oiseau qui apprend à chanter, l'expression de ce gène est maximale pendant la phase sensible d'acquisition. Le rôle fonctionnel de ce gène dans l'apprentissage du chant a pu être mis en évidence en réduisant expérimentalement son expression dans le cerveau des oiseaux à l'aide de lentivirus modifiés génétiquement. Ainsi, les oiseaux traités ont moins appris le chant du tuteur que le groupe contrôle, omettant certaines parties du chant ou étant moins précis dans la qualité de leur imitation (Haesler et al., 2007).

Prather et collègues (2008) ont identifié une classe de neurones du cerveau qui est active à la fois lorsque l'oiseau entend un chant et quand il répond par un chant similaire : on parle de neurones « miroir ». De tels neurones ont également été décrits dans les aires visio-motrices du cortex frontal chez le macaque et pourraient jouer un rôle dans la perception des gestes de communication, y compris la parole humaine (Rizzolatti & Arbib, 1998).

Récemment, des oiseaux ont été entraînés à apprendre des formes simples de grammaire et à catégoriser - en utilisant le canal acoustique - des mots humains quel que soit le locuteur, étendant ainsi l'applicabilité du modèle oiseau à notre compréhension des bases biologiques du langage (voir Beckers et al., 2012 pour une revue). Enfin, il faut noter dans cette liste de parallèles entre le chant d'oiseau et de la parole humaine, le rôle clé des interactions sociales dans le processus d'apprentissage (Beecher & Burt, 2004).

En résumé, la neuro-éthologie du chant des oiseaux a permis d'aborder l'étude de nombreux processus biologiques fondamentaux : réseaux centraux de production et de perception des vocalisations, interface entre systèmes moteur et sensoriel, plasticité développementale et phénomènes d'apprentissage, neurogenèse à l'âge adulte et influences sociales sur la production vocale (Brainard & Doupe, 2002). Le chant des oiseaux constitue donc un modèle animal de choix pour explorer les substrats comportementaux, moléculaires et cellulaires de l'apprentissage vocal.

Le chant d'oiseau comme modèle biologique pour étudier l'évolution culturelle en laboratoire

Comment évoluerait le langage humain sans influences sociales? C'est une question à laquelle on ne peut pas répondre sur le plan éthique par l'expérimentation. Le chant des oscines est appris et constitue ainsi un modèle biologique de choix pour étudier l'évolution culturelle en laboratoire. En utilisant le Diamant Mandarin, Fehér et collègues (2009) ont étudié l'évolution culturelle du chant au sein d'une colonie fondée à partir d'individus élevés en isolement social pendant la phase sensible d'apprentissage du chant. Comme je l'ai déjà précisé, des oscines élevés dans ces conditions développent des chants atypiques, composés de sons aberrants. Les auteurs ont observé que le chant des générations suivantes a évolué vers le type normal (« wild type ») en trois à quatre générations. Ainsi, cette expérience a montré que le chant spécifique typique peut apparaître *de novo* (Fehér et al., 2009). Cette expérience a consolidé le chant des oiseaux comme un modèle biologique pour étudier l'évolution de la culture vocale en laboratoire.

Chez le Diamant Mandarin, le chant est principalement appris en imitant le père, suggérant ainsi une signature de parentèle (Derégnaucourt, 2011). Cependant, chaque mâle développe un chant distinct qui constitue à la fois une signature individuelle et une signature de groupe. Au contraire d'autres espèces d'oiseaux chanteurs avec des larges répertoires de chant, le chant du Diamant Mandarin est court (1-1.5 sec) et stéréotypé comprimant ainsi l'information dans une séquence réduite.

Des erreurs d'imitation au cours de la phase d'apprentissage mais également des improvisations et des inventions vocales pourraient faciliter la reconnaissance individuelle (Catchpole & Slater, 2008). En milieu naturel, les jeunes mâles sont entourés par des mâles adultes aux chants différents. Même s'il a été démontré que les jeunes mâles apprennent principalement le chant de leur père, il a été prouvé qu'ils peuvent aussi apprendre d'autres mâles adultes, voire même des juvéniles. L'utilisation de modèles multiples peut également permettre à un jeune mâle de construire un chant unique (Derégnaucourt, 2011).

Dans une volière où tous les mâles adultes chantent le même chant, les jeunes mâles vont-ils produire ce même modèle de chant, ou vont-ils improviser ou inventer de nouveaux sons?

Pour réaliser cette expérience, il faudrait des mâles adultes qui produisent tous le même chant. En utilisant une procédure de conditionnement opérant, nous avons entraîné des jeunes mâles élevés en isolement social à appuyer sur un levier pour entendre la diffusion d'un modèle de chant. Nous avons observé une forte variabilité inter-individuelle dans la qualité de l'imitation du modèle de chant (Derégnaucourt et al., 2005 ; Derégnaucourt, 2011) mais chaque année, nous avons obtenu un nombre significatif de diamants mandarins qui ont réussi à produire une copie fidèle du modèle diffusé. Ces oiseaux seront placés en volière avec des femelles. Nous allons examiner comment la culture vocale évolue au sein et entre les générations, avec un intérêt particulier pour le développement de l'individualité du chant des mâles.

Conclusion

Le chant des oiseaux est un excellent modèle pour comprendre le comportement animal à la fois au niveau des aspects proximaux (ontogenèse et mécanismes) et des aspects ultimes (fonctions et évolution). Au cours de l'évolution, une combinaison de dérives et de sélections ont forgé les caractères morphologiques du chant (ex : phonologie, syntaxe, taille du répertoire) ainsi que ces corrélats morpho-anatomiques et neurobiologiques impliqués à la fois dans la production et la perception du chant. Pendant longtemps, les espèces d'oiseaux ont été classées en deux catégories : les espèces apprenantes et non apprenantes. Sous l'impulsion des travaux récents menés chez les primates non-humains, il serait préférable d'abandonner ses catégories discrètes pour un continuum où les parts respectives du déterminisme génétique (nature) et des influences sociales (culture) varient entre les différentes espèces, mais restent néanmoins, et cela va de soit, en totale interaction.

Références bibliographiques

ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton University Press.

BARRINGTON, D. 1773. Experiments and observations on the singing of birds. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 63, 249–291.

BECKERS, G.J., BOLHUIS, J.J., OKANOYA, K. & BERWICK, R.C. 2012. Birdsong neurolinguistics: songbird context-free grammar claim is premature. Neuroreport 23, 139-145.

BEECHER, M.D. & BRENOWITZ, E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. TREE 2, 143-149.

- BEECHER, M.D. & BURT, J.M. 2004. The role of social interaction in bird song learning. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 13, 224-228.
- BOLHUIS, J.J. & GAHR, M. 2006. Neural mechanisms of birdsong memory. *Nature Rev. Neurosci.* 7, 347-357.
- BOLHUIS, J.J., OKANOYA, K. & SCHARFF, C. 2010. Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Rev. Neurosci.* 11, 747-759.
- BRAINARD, M.S. & DOUPE, A.J. 2002. What songbirds teach us about learning. *Nature* 417, 351-358.
- BRIEFER, E., AUBIN, T., LEHONGRE, K. & RYBAK, F. 2008. How to identify dear enemies: the group signature in the complex song of the skylark *Alauda arvensis*. *J. Exp. Biol.* 211, 317-326.
- DEHAENE-LAMBERTZ, G., HERTZ-PANNIER, L., DUBOIS, J., MERIAUX, S., ROCHE, A., SIGMAN, M. & DEHAENE, S. 2006. Functional organization of perisylvian activation during presentation of sentences in preverbal infants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 14240-14245.
- DERÉGNAUCOURT, S. 2010. Interspecific hybridization as a tool to understand vocal divergence: the example of crowing in quail (Genus *Coturnix*). *PLoS One* 5, e9451.
- DERÉGNAUCOURT, S. 2011. Birdsong learning in the laboratory, with especial reference to the song of the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). *Interact. Stud.* 12, 323-349.
- DEREGNAUCOURT, S., MITRA, P.P., FEHER, O., PYTTE, C. & TCHERNICHOVSKI, O. 2005. How sleep affects the developmental learning of bird song. *Nature* 433, 710-716.
- DEREGNAUCOURT, S., SAAR, S. & GAHR, M. 2009. Dynamics of crowing development in the domestic Japanese quail (*Coturnix c. japonica*). *Proc. Roy. Soc. Biol. Sci.* 276, 2153-2162.
- FEENDERS, G., LIEDVOGEL, M., RIVAS, M., ZAPKA, M., HORITA, H., HARA, E., WADA, K., MOURITSEN, H. & JARVIS, E.D. 2008. Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin. *PLOS One* 3, 1-27.
- FEHÉR, O., WANG, H., SAAR, S., MITRA, P.P. & TCHERNICHOVSKI, O. 2009. De novo establishment of wild-type song culture in the zebra finch. *Nature* 459, 564-568.
- FORSTMEIER W., BURGER C., TEMNOW K., & DERÉGNAUCOURT S. 2009. The genetic basis of Zebra Finch vocalizations. *Evolution* 63, 2114-2130.
- FORTUNE, E.S., RODRIGUEZ, C., LI, D., BALL, G.F. & COLEMAN, M.J. 2011. Neural mechanisms for the coordination of duet singing in wrens. *Science* 334, 666-670.
- FRIEDERICI, A.D., FRIEDRICH, M. & CHRISTOPHE, A. 2007. Brain responses in 4-month-old infants are already language specific. *Curr. Biol.* 17, 1208-1211.
- GIL, D. & GAHR, M. 2002. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *TREE* 17, 133-141.
- HACKETT, S.J., KIMBALL, R.T., REDDY, S., BOWIE, R.C.K., BRAUN, E.L. et al. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763-1768.
- GRASSI, S., OTTAVIANI, F. & BAMBAGIONI, D. 1990. Vocalization-related stapedius muscle activity in different age chickens (*Gallus gallus*), and its role in vocal development. *Brain Res.* 529, 158-164.
- HAESLER, S., ROCHEFORT, C., GEORGI, B., LICZNERSKI, P., OSTEN, P. & SCHARFF, C. 2007. Incomplete and inaccurate vocal imitation after knockdown of FoxP2 in songbird basal ganglia nucleus area X. *PLoS Biology* 5, e321.
- HALL, M.L. 2009. A review of vocal duetting in birds. In: *Advances in the Study of Behaviour*, Vol. 40 (Naguib, M. & Janik, V. M., eds). Academic Press, Burlington, VT, pp. 67-121.

- HAUSBERGER, M., BIGOT, E. & CLERGEAU, P. 2008. Dialect use in large assemblies: a study in European starling roosts. *J. Avian Biol.* 39, 672-682.
- HULTSCH, H. & TODT, D. 1989. Song acquisition and acquisition constraints in the Nightingale, *Luscinia megarhynchos*. *Naturwissenschaften* 76, 83-85.
- KONISHI, M. & NOTTEBOHM, F. 1969. Experimental studies in the ontogeny of avian vocalizations. In *Bird vocalizations* (ed. R.A. Hinde), pp. 29-48. London: Cambridge University Press.
- KREBS, J.R. 1977. The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis. *Anim. Behav.* 25, 475-478.
- LADE, B.I. & THORPE, W.H. 1964. Dove songs as innately coded patterns of specific behaviour. *Nature* 202, 366-368.
- LEMASSON, A., OUATTARA, K., PETIT, E.J. & ZUBERBÜHLER, K. 2011. Social learning of vocal structure in a nonhuman primate? *BMC Evol. Biol.* 11, e362.
- MARLER, P. 1997. Three models of song learning: evidence from behavior. *J. Neurobiol.* 33, 501-516.
- MARLER, P. 2004. Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. *Ann. NY Acad. Sci.* 1016, 31-44.
- MARLER, P. & TAMURA, M. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146, 1483-1486.
- MOORMAN, S., GOBES, S.M.H., KUIJPERS, M., KERKHOFS, A., ZANDBERGEN, M.A. & BOLHUIS, J.J. 2012. Human-like brain hemispheric dominance in birdsong learning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 109, 12782-12787.
- NOTTEBOHM, F. 1972. The origins of vocal learning. *Am. Nat.* 106, 116-140.
- NOTTEBOHM, F., STOKES, T.M. & LEONARD, C.M. 1976. Central control of song in the canary, *Serinus canarius*. *J. Comp. Neurol.* 165, 457-486.
- NOWICKI, S., PETERS, S. & PODOS, J. 1998. Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *Am. Zool.* 38, 179-190.
- PAYNE, R.B. 1982. Ecological consequences of song matching: breeding success and intraspecific song mimicry in indigo buntings. *Ecology* 63, 401-41.
- PEÑA, M., MAKI, A., KOVACIĆ, D., DEHAENE-LAMBERTZ, G., KOIZUMI, H., BOUQUET, F. & MEHLER, J. 2003. Sounds and silence: an optical topography study of language recognition at birth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 11702-11705.
- PRATHER, J.F., PETERS, S., NOWICKI, S. & MOONEY, R. 2008. Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature* 451, 305-310.
- RIZZOLATTI, G. & ARBIB, M. A. 1998. Language within our grasp. *TINS* 21, 188-194.
- SOMA, M. F. 2011. Social factors in song learning: a review of Estrildid finch research. *Ornithol. Sci.* 10, 89-100.
- SOMA, M. & GARAMSZEGI, L.Z. 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behav. Ecol.* 22, 363-371.
- THORPE, W.H. 1954. The process of song learning in the Chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature* 173, 465-469.
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53, 205-214.