

Adaptation au transfert de l'information sonore dans
l'environnement. Rôle des paramètres de durée dans le cri de
détresse de l'Étourneau (*Sturnus vulgaris*)

Thierry Aubin

Citer ce document / Cite this document :

Aubin Thierry. Adaptation au transfert de l'information sonore dans l'environnement. Rôle des paramètres de durée dans le cri de détresse de l'Étourneau (*Sturnus vulgaris*). In: Revue d'Écologie (La Terre et La Vie), tome 49, n°4, 1994. pp. 405-415;

doi : <https://doi.org/10.3406/revec.1994.2150>;

https://www.persee.fr/doc/revec_0249-7395_1994_num_49_4_2150;

Ressources associées :

Sturnus vulgaris

Fichier pdf généré le 24/08/2023

Abstract

According to information theory, the extension of the duration parameters of acoustic signals increases their efficacy. The aim of our study was to test this hypothesis on distress call of a bird, the starling *Sturnus vulgaris*. Distress calls are high intensity alarm signals produced by birds when they are seized by a predator. Earlier studies revealed that frequency modulation constitutes an important feature of distress calls for triggering responses. The coding-decoding process is thus precisely defined. On the contrary, the coding of duration parameters seems imprecise since individuals produce distress calls of variable length. As predicted by the information theory, our experiments show that longer signals are more efficient than shorter ones. An explanation is that an increase in duration improves the signal resistance against degradation occurring during transmission through the environment. Our experiments indicate that signal recognition is affected by a noisy environment, particularly when noise overlaps a part of the signal. The greater the overlapping, the lower the signal recognition, independently of the position of the noise (at the beginning or the end of the signal). Consequently, to improve message efficiency in the case of transmission through a noisy environment, birds must increase the signal duration. The flexibility of duration parameters in the coding process gives birds the possibility of adapting their distress signals to different conditions of propagation.

ADAPTATION AU TRANSFERT DE L'INFORMATION SONORE
DANS L'ENVIRONNEMENT
RÔLE DES PARAMÈTRES DE DURÉE DANS LE CRI DE DÉTRESSE
DE L'ÉTOURNEAU (*STURNUS VULGARIS*)

Thierry AUBIN*

Les cris de détresse sont des signaux acoustiques émis par certains oiseaux lorsqu'ils sont saisis par un prédateur (Frings & Jumber, 1954). Ils sont très souvent émis en séquences constituées de 3-4 cris successifs (Busnel & Giban, 1960). Ces cris sont produits et reconnus par de très nombreuses espèces d'oiseaux appartenant à des familles très variées de non-passereaux (Laridés) et de passereaux (Corvidés, Sturnidés, Fringillidés et autres ; Busnel & Giban, 1960 ; Greig-Smith, 1982 ; Stefanski & Falls, 1972 ; Wilkinson, 1979). Ils véhiculent un message d'alarme de haute intensité et leur émission déclenche des réactions d'approche exploratoire suivies de fuites chez les espèces qui les perçoivent (Busnel & Giban, 1965). Ces signaux sont perçus de loin (Hill, 1986) ; ils résistent à des propagations à longue distance dans des milieux plus ou moins bruités (Brémond & Aubin, 1990). Dans la nature, l'environnement est souvent contraignant pour la transmission des signaux acoustiques. Les contraintes peuvent être d'ordre physique (absorption atmosphérique, effet de sol, dispersion, déflexion, réverbération ; Wiley & Richards, 1978, 1982 ; Dabelsteen *et al.*, 1993) ou d'ordre biologique (signaux d'autres espèces ou individus de l'espèce, bruits de feuillages occasionnés par le vent). Cela signifie que pour rendre les signaux résistants à la propagation, les oiseaux doivent utiliser des paramètres acoustiques bien appropriés.

D'après la théorie mathématique de la communication (Shannon & Weaver, 1949), il n'existe que trois possibilités pour optimiser l'efficacité de la transmission dans un canal (le milieu) : augmenter le rapport signal - bruit, augmenter la largeur de la bande passante du signal, ou enfin, augmenter la durée du signal. En ce qui concerne le premier point, les possibilités d'augmentation du rapport signal - bruit sont très limitées puisque l'intensité à laquelle est émise ce type de vocalisation correspond généralement au maximum des capacités vocales physiologiques de l'oiseau (Brackenbury, 1982 ; Gaunt *et al.*, 1973). En ce qui concerne le deuxième point, la largeur de la bande passante, nous avons montré par le passé que l'oiseau utilisait effectivement ce paramètre (Aubin & Brémond, 1992). Les signaux de détresse sont d'autant plus efficaces que le nombre d'harmoniques, et par là même la bande passante, augmentent.

* NAM, CNRS-URA 1491, Université Paris-Sud, F-91405 Orsay.

L'objet de la présente étude est de savoir si la troisième solution, augmentation de la durée du signal, est utilisée par l'oiseau et si effectivement cette durée joue un rôle important dans l'efficacité du passage de l'information détresse. On cherchera également à savoir si le recouvrement par un bruit d'une partie plus ou moins importante du signal nuit au passage de l'information. Pour analyser ces problèmes concernant les paramètres de durée, nous avons étudié les réponses de l'Etourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, aux émissions de différentes versions de signaux de détresse simplifiés. Dans une première série d'expériences, nous avons testé trois modèles de signaux différents entre eux uniquement par leur durée, ces durées restant toujours dans les limites naturelles de l'espèce. Dans une deuxième série d'expériences, nous avons testé quatre autres modèles de signaux de détresse. Ces signaux ont tous la même durée, mais diffèrent les uns des autres par des proportions de brouillage (bruit blanc superposé au signal) et par la position (en début ou en fin de signal) de ce brouillage. Avec ces deux séries d'expériences, il sera donc possible de savoir si, comme le prédit la théorie de la communication, l'augmentation de la durée du cri de détresse augmente son efficacité et si ce paramètre durée est utilisable par l'oiseau lorsque son message doit franchir un environnement contraignant au niveau du bruit.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

MATÉRIEL DE SYNTHÈSE

Tous les signaux utilisés sont des signaux de synthèse élaborés à partir d'un microprocesseur pilotant un générateur de son 16 bits. Un logiciel écrit en langage assembleur, conçu au laboratoire, gère l'ensemble du système. Les signaux produits sont ensuite envoyés sur un amplificateur de 10 W construit au laboratoire. Ils sont diffusés par un haut-parleur MERLAUD HPC 40. L'ensemble de ce système de synthèse-diffusion est portable et autonome en alimentation électrique. Il a été décrit en détail dans une précédente publication (Brémond & Aubin, 1989).

MÉTHODE DE DIFFUSION

Les signaux sont diffusés sur des bandes d'étourneaux adultes, au gagnage dans les champs (minimum 20 individus, \bar{x} = 98.3 individus, nombre de diffusions = 175). Les expériences se sont déroulées dans le centre de la France, d'octobre à janvier, par temps sec et sans vent. Les expérimentations ne se font pas les jours de vent, car les conditions de propagation des sons deviennent par trop aléatoires. Les signaux sont émis depuis un véhicule à l'arrêt, positionné à environ 100 m des oiseaux (\bar{x} = 103.4m, SD = 38.5, nombre de diffusions = 175). Entre les différentes séries expérimentales, les variations de distance ne présentent pas de différence significative (test de Kruskal et Wallis, H = 10.84, df = 6, p > 0.05). Chaque bande d'étourneaux n'a été testée qu'une fois et une seule, pour éviter les phénomènes d'accoutumance signalés avec ce type de signaux (Johnson *et al.*,

1985). Aussi, pour des expériences effectuées le même jour, un minimum de distance de 10 km entre les lieux de deux expériences successives a été respecté. Pour chaque journée d'expérience, une région nouvelle du centre de la France est choisie. De ce fait, le risque de tester des individus ayant déjà subi des diffusions est pratiquement nul.

Pour chaque expérience de diffusion, un même signal est répété durant 90 s, avec une période de silence de 0.2 s séparant deux signaux consécutifs. Un tel rythme de présentation des signaux correspond tout à fait aux rythmes observés dans les séquences naturelles de cris de détresse (Busnel & Giban, 1960). L'intensité d'émission des signaux est maintenue constante tout au long des expériences (95 dB mesurés à 1 m en face du haut-parleur). Chaque signal a été testé sur 25 bandes différentes d'étourneaux.

CRITÈRES DE RÉPONSE

La réaction caractéristique des étourneaux aux diffusions de cris de détresse naturels est une approche en vol groupé de l'ensemble des oiseaux vers la source sonore, suivie par un ou deux passages en vol exploratoire à proximité de cette source sonore. La réaction se termine par une dispersion générale des individus dans différentes directions, loin du lieu d'émission. Ces réponses ont été décrites en détail par plusieurs auteurs (Stefenski & Falls, 1972 ; Busnel & Giban, 1960 ; Bridgman, 1980 ; Conover & Perito, 1981).

Dans nos expériences nous avons retenu les comportements qui pouvaient être évalués avec le plus de précision. Nous en avons choisi 5. Ce sont : le temps de latence (TL) entre le début de l'émission et l'envol du premier individu du groupe, la distance minimum d'approche (DA) de la source sonore, le nombre de vols d'exploration (VE) à proximité de la source, la distance minimum de dispersion (DD) c.à.d. la distance entre la source et l'endroit où les oiseaux se reposent, et enfin, le temps total de la réaction (TT) depuis l'envol du premier individu jusqu'à la dispersion du premier individu (moment où l'oiseau quitte le groupe). Pour TL et TT, la mesure des temps a été basée sur le premier individu et non sur le dernier, car nous étions ainsi moins dépendants de la taille du groupe expérimenté.

A partir de ces critères, nous avons distingué, comme dans nos travaux précédents (Aubin, 1987, 1989 ; Aubin & Brémond, 1989), 4 classes de réponses :

— classe 0 : absence de réaction. Les oiseaux restent au sol et poursuivent l'activité qu'ils avaient au moment de l'émission (généralement nourrissage).

— classe 1 : réactions faibles. TL > 5 s ; DA > 40 m ; aucun VE ; DD < 500 m ; TT < 30 s.

— classe 2 : réactions moyennes. TL < 5 s ; DA > 20 m ; VE = 1 ; DD > 500 m ; TT < 60 s.

— classe 3 : réactions fortes. TL < 5 s ; DA < 20 m ; VE > 1 ; DD > 500 m ; TT > 60 s.

ANALYSE STATISTIQUE DES DONNÉES

Les critères de réponse retenus pour les expérimentations et le nombre d'expériences de diffusion (N = 25) effectuées pour le test d'un signal, nous ont

conduit à utiliser le test G ajusté de Williams (Scherrer, 1984). Ce test a été utilisé aussi bien pour les comparaisons de deux échantillons que pour les comparaisons multiples.

EXPÉRIENCES

Les cris naturels de détresse sont des signaux complexes constitués de 2 fréquences fondamentales, situées aux alentours de 1000 Hz chez l'étourneau (Fig. 1). De nombreux harmoniques sont associés à chacune des 2 fréquences (phénomène 2 voix). Sur ces fréquences fondamentales, on observe la présence d'une modulation de fréquence lente (augmentation progressive de la fréquence du début à la fin du cri). Dans nos précédents travaux (Aubin, 1987 ; Aubin & Brémond, 1989, 1992 ; Brémond & Aubin, 1992), nous avons montré que cette modulation de fréquence lente est le paramètre clé du mécanisme de codage-décodage du signal. Le phénomène 2 voix, par contre, n'intervient pas dans le mécanisme de reconnaissance puisqu'un signal synthétisé sur 1 voix est aussi bien reconnu qu'un signal synthétisé sur 2 voix (Aubin, 1986). En conséquence, pour

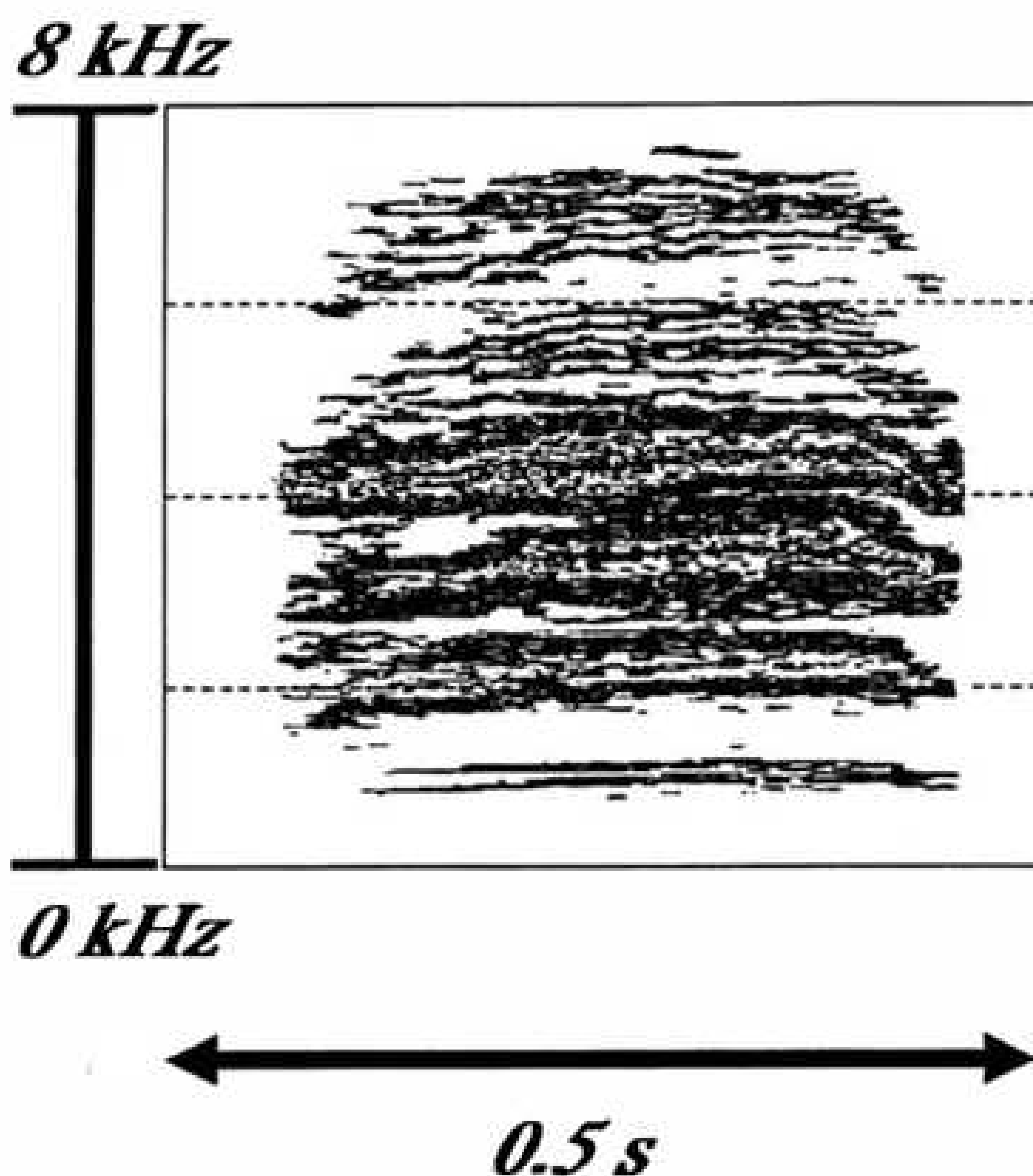


Figure 1. — Exemple de sonagramme d'un cri de détresse naturel d'étourneau (*Sturnus vulgaris*).

construire un signal de détresse, il suffit de créer une porteuse, consistant en une fréquence fondamentale avec plusieurs harmoniques, sur laquelle est appliquée une modulation de fréquence lentement croissante du début à la fin du signal. Un tel signal, bien que très simplifié par rapport au signal naturel, déclenche des réactions en tous points semblables à celles observées durant l'émission d'un cri naturel de détresse (Aubin, 1989).

Dans la présente recherche, nous avons utilisé des signaux de synthèse obéissant à la loi simple de codage-décodage décrite ci-dessus. L'utilisation de signaux synthétiques au lieu de signaux naturels présente l'avantage de pouvoir exercer un contrôle précis sur les différents paramètres acoustiques.

SÉRIE EXPÉRIMENTALE 1 : IMPORTANCE DES PARAMÈTRES DE DURÉE

(1) *Signaux* : 3 signaux, 1a, 1b, 1c, ont été expérimentés (Fig.2). Ces 3 signaux diffèrent principalement entre eux par la durée : elle est de 0,2 s pour 1a, de 0,4 s pour 1b, de 0,8 s pour 1c. Ces trois valeurs restent dans les limites de durée des signaux de l'espèce (Busnel & Giban, 1960), la première et la troisième représentant les valeurs extrêmes, la seconde, la valeur moyenne. Les autres paramètres tels le nombre d'harmoniques, les rapports de niveau entre ces différents harmoniques sont identiques et sont également dans les limites des signaux naturels de l'espèce. Pour les trois signaux, la modulation de fréquence est croissante (de 840 Hz à 1180 Hz pour la fréquence fondamentale). Les 3 signaux étant de durée différente, cela implique que les pentes des modulations de fréquence sont différentes. Ces pentes correspondent à un accroissement de fréquence de +2 Hz toutes les 2 périodes (1/T) pour le signal 1a, toutes les 4 périodes pour 1b et toutes les 8 périodes pour 1c. Cette différence de pente entre les 3 signaux n'a pas de conséquence sur leur efficacité. En effet, dans un travail précédent (Aubin, 1989), nous avons montré que les mécanismes de codage-décodage ne reposaient pas sur le degré de la pente, mais sur son sens, qui doit impérativement être positif.

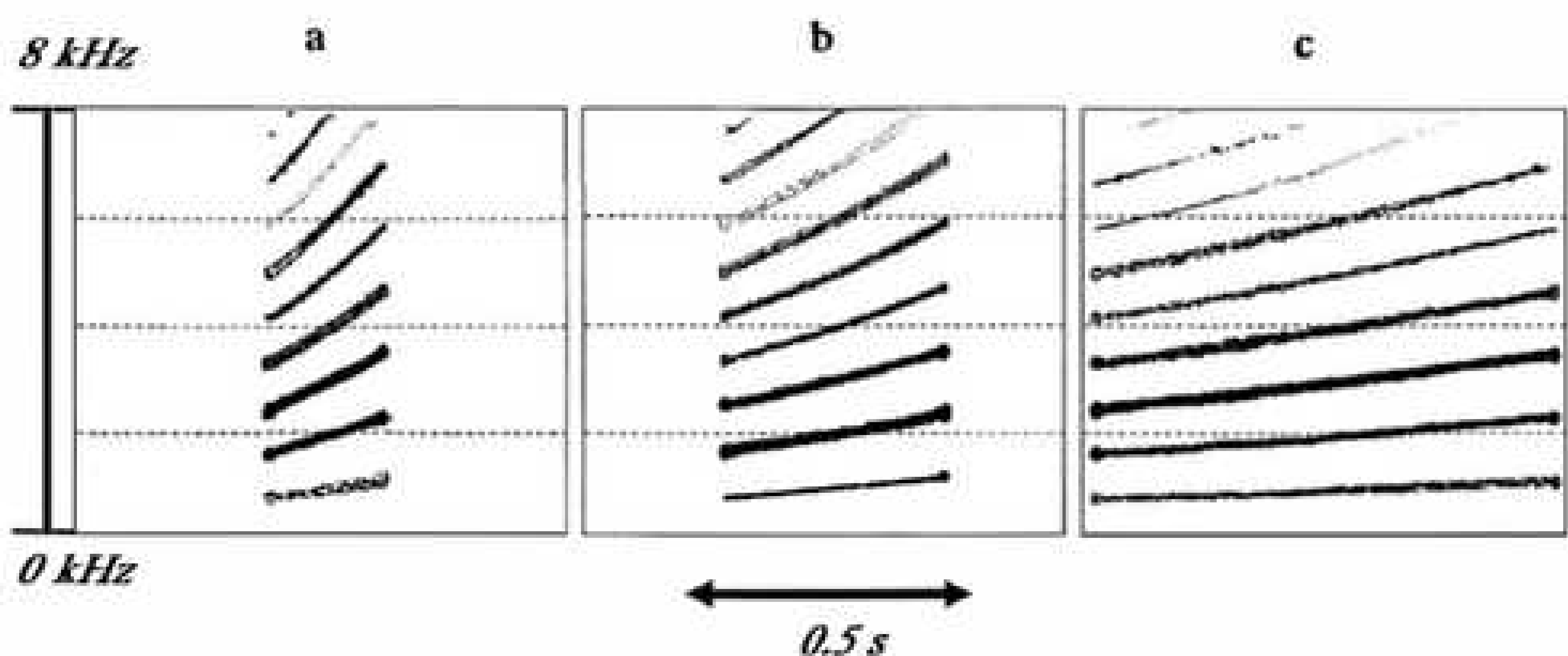


Figure 2. — Sonagrammes des signaux de la série expérimentale 1 (signaux 1a, 1b, 1c). Ces signaux diffèrent entre eux par leur durée.

(2) *Résultats* (Tab. I) : les oiseaux répondent de manière significativement différente à ces trois signaux ($G_{\text{ajusté}} = 16.01$, $p < 0.02$). Il y a donc un effet durée. Plus le signal est long, plus il est efficace.

TABLEAU I

Réponse des étourneaux à la diffusion des signaux de la série expérimentale 1.

Expériences	Nombre d'expériences n	Répartition des effectifs par classe de réponse				Test statistique $G_{\text{ajusté}}$
		0	1	2	3	
signal 1a	25	8	7	6	4	16.01 (d.s.)*
signal 1b	25	2	4	8	11	
signal 1c	25	1	2	7	14	

* d.s. = différence significative entre les 3 signaux, $p < 0.02$ ($df = 6$, $\chi^2 = 15.03$).

SÉRIE EXPÉRIMENTALE 2 : RÉSISTANCE AU BRUIT ET PARAMÈTRES DE DURÉE

(1) *Signaux* : 4 signaux, 2a, 2b, 2c, 2d, ont été expérimentés (Fig. 3). Ces 4 signaux ont la même durée : 0,4 s. Cette durée correspond à celle du signal 1b, c.a.d. à la durée moyenne d'un cri de détresse d'étourneau. Sur ces signaux de type 1b est surimposé un bruit dans des proportions de temps plus ou moins grandes : bruit court recouvrant 1/3 de la durée du signal (signaux 2a et 2b) ; bruit long recouvrant 2/3 de la durée du signal (signaux 2c et 2d). Ces deux catégories de bruit ont été superposées en début (2a, 2c) ou en fin (2b, 2d) de signal. Ce bruit approche le « bruit blanc ». Il a été fabriqué par l'ordinateur suivant des séquences aléatoires, avec des petites unités de sons ayant le même niveau que le signal et réparties sur une très large bande de fréquence. De par sa nature, le bruit blanc est statistiquement capable, et lui seul, de masquer n'importe quelle partie du signal de détresse à un instant donné. On se place donc dans une situation de brouillage extrême, supérieure à celle occasionnée par certains bruits naturels (torrent, vent dans les feuillages, etc.). Cette situation de brouillage extrême permet de tester le plus sûrement possible les limites de résistance du signal au bruit.

(2) *Résultats* (Tab. II) : les oiseaux répondent de manière significativement différente à ces 4 signaux ($G_{\text{ajusté}} = 19.75$, $p < 0.02$). Plus le bruit surimposé au signal est long moins ce dernier est efficace. Il y a une différence significative entre les signaux 2a et 2c ($G_{\text{ajusté}} = 6.81$, $p < 0.10$) ainsi qu'entre les signaux 2b et 2d ($G_{\text{ajusté}} = 10.86$, $p < 0.02$). Par contre, le fait que ce bruit soit en début ou en fin de signal n'a pas de conséquence au niveau des réponses. Il n'y a pas de différence significative entre les signaux 2a et 2b ($G_{\text{ajusté}} = 2.43$, $p > 0.05$), pas plus qu'entre les signaux 2c et 2d ($G_{\text{ajusté}} = 1.48$, $p > 0.05$).

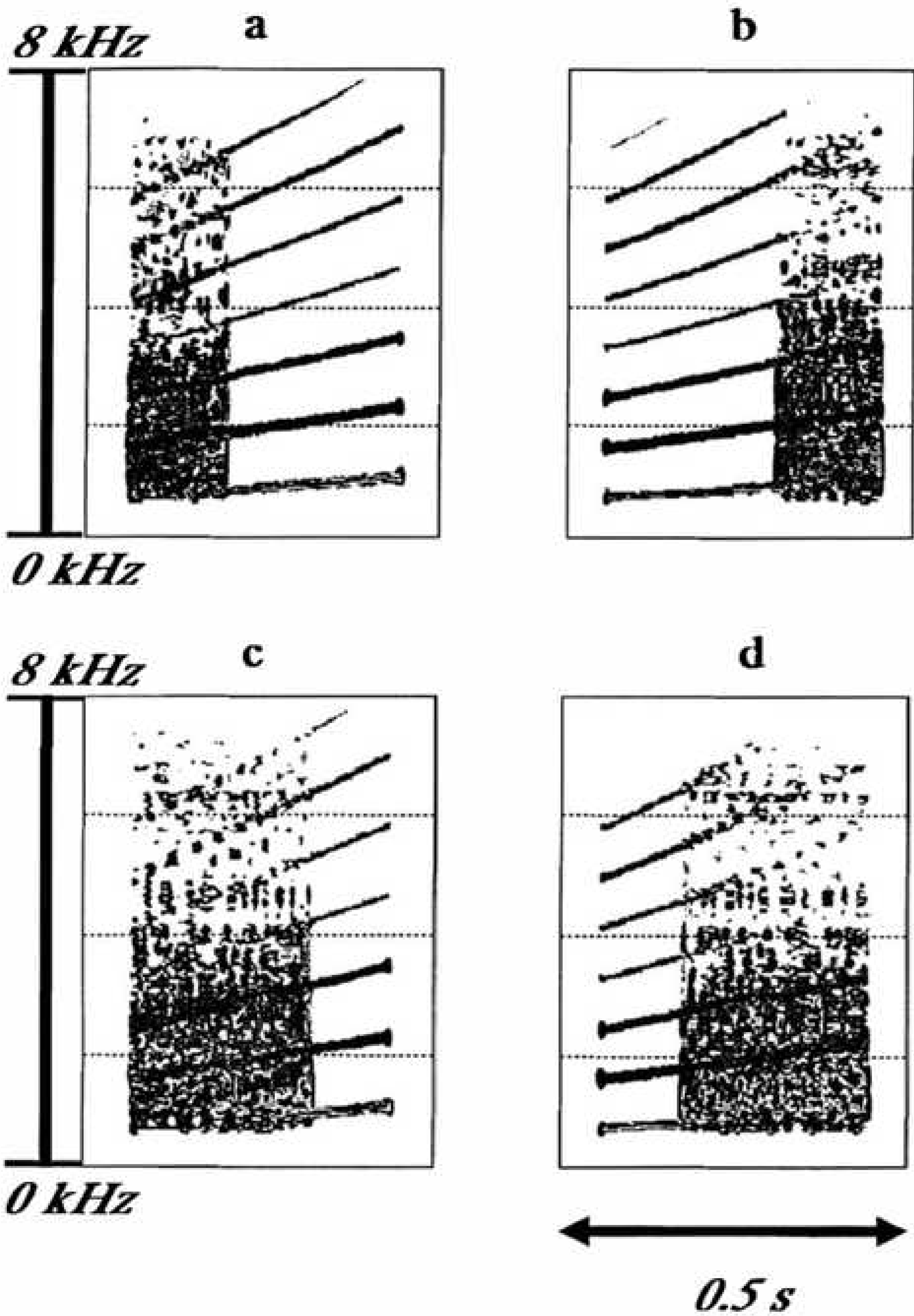


Figure 3. — Sonagrammes des signaux de la série expérimentale 2 (signaux 2a, 2b, 2c, 2d). Ces signaux diffèrent entre eux par la position et la durée du bruit superposé au signal.

TABLEAU II

Réponses des étourneaux à la diffusion des signaux de la série expérimentale 2.

Expériences	Nombre d'expériences n	Répartition des effectifs par classe de réponse				Test statistique $G_{ajusté}$
		0	1	2	3	
signal 2a	25	2	8	8	7	19.75 (d.s.)*
signal 2b	25	5	5	6	9	
signal 2c	25	9	8	5	3	
signal 2d	25	12	8	4	1	

* d.s. = différence significative entre les 4 signaux, $p < 0.02$ ($df = 9$, $\chi^2 = 19.68$).

DISCUSSION

Le paramètre durée du signal n'a pas le même poids pour tous les signaux acoustiques. Pour certains signaux, une partie du codage repose sur ce paramètre. Ainsi, la durée est un paramètre clé de la reconnaissance spécifique pour certains chants territoriaux, tels celui de l'Alouette des champs *Alauda arvensis* (Aubin & Brémond, 1983) et celui du Merle noir *Turdus merula* (Dabelsteen & Pedersen, 1985). Dans le cas du chant de cour du Manchot empereur *Aptenodytes forsteri* le paramètre durée est cette fois responsable du codage individuel (Jouventin *et al.*, 1979). Avec le cri de détresse de l'étourneau, il n'en est pas de même. Chaque individu émet des signaux de détresse de durée variable. Le paramètre durée n'est pas codé sur des valeurs strictes. La série expérimentale 1 reproduit ce phénomène naturel, les signaux diffusés ayant des durées comprises dans les limites de durée des cris de l'espèce, du plus court (signal 1a) au plus long (signal 1c), en passant par une valeur moyenne et modale (signal 1b). Nos résultats montrent que plus le signal émis est long, plus les réponses au signal sont intenses. Puisque le paramètre durée n'est pas un paramètre clé du codage de l'information détresse, on peut se demander pourquoi l'allongement du signal se traduit par une augmentation de son efficacité. La série expérimentale 2 apporte une réponse. Dans cette série, la transmission de l'information détresse s'effectue à travers un canal bruité. Nous avons reproduit un environnement extrêmement contraignant, puisqu'un bruit s'étendant sur une très large bande de fréquence vient se superposer aux signaux. On s'aperçoit que plus le bruit masque une proportion importante du signal, plus l'efficacité du signal diminue. Ainsi les signaux 2c et 2d sont moins efficaces que les signaux 2a et 2b. L'oiseau doit donc coder son signal de détresse sur une durée longue s'il veut faire passer son message dans un canal encombré, bruité. On vérifie ainsi avec le cri de détresse de l'étourneau, un des principes de la théorie de l'information formulée par Shannon et Weaver, principe selon lequel l'augmentation de la durée du signal accroît son efficacité. On peut cependant se demander si cet allongement de la durée du signal ne va pas accroître les possibilités de brouillage ce qui diminuerait dans ce cas l'efficacité de la transmission. Il est en effet bien connu que dans certains milieux bruyants, où de nombreuses espèces ou de nombreux individus appartenant à une même espèce vocalisent, chaque individu utilise des unités de son brèves, alternant avec celles

des voisins, de façon à éviter la superposition des signaux et par là même leur masquage (Ficken *et al.*, 1974 ; Kroodsma & Verner, 1978 ; Hultsh & Todt, 1982 ; Popp *et al.*, 1985 ; Brindley, 1991). Dans le cas des cris de détresse, les mécanismes de codage-décodage ne semblent pas permettre l'utilisation de sons brefs. En effet, pour être compris, un signal de détresse doit présenter, comme nous l'avons dit précédemment, une modulation de fréquence lentement croissante. Si un signal est codé suivant ces caractéristiques, il sera décodé en tant que message de détresse par l'étourneau et il sera d'autant mieux décodé que les structures acoustiques du code seront présentes longtemps. Si le signal est trop court, on peut supposer que les oiseaux n'ont pas le temps de décoder les paramètres clés. Le message détresse serait alors mal perçu et cela expliquerait en conséquence les faibles réactions observées. On constate à ce propos que la série 2 constitue une contre-expérience de la série précédente. En effet, surimposer un bruit à un signal revient à raccourcir ce dernier. Ainsi, les signaux 2c et 2d sont aussi peu efficaces que le signal court la (différence non significative entre les 3 signaux : $G_{\text{ajusté}} = 3.17$, $p > 0.05$). Dans ces trois cas, la quantité d'information reçue est insuffisante pour l'oiseau. La modulation de fréquence n'est pas présente suffisamment longtemps pour que l'oiseau receveur la décode sans problème. Cette notion de temps minimum de réception du codage nécessaire pour le décodage, dénommée temps d'intégration, a déjà été mise en évidence dans des études de psychoacoustique humaine (Green, 1985). Elle est également évoquée pour les signaux acoustiques d'oiseaux (Dooling, 1982).

La série 2 révèle également que la place du bruit n'a pas d'importance significative : à durée de bruit égale, l'efficacité du signal n'est pas significativement différente quand ce bruit se situe au début ou quand il se situe à la fin du signal. Cela démontre bien que le signal de détresse n'est pas codé suivant une organisation temporelle stricte. En effet, lorsque le signal a ce type de codage, le masquage du début ou de la fin du signal n'a pas le même effet. Ainsi, pour la Perruche ondulée, *Melopsittacus undulatus*, l'essentiel du message d'un cri de contact est codé en début de signal (Park & Dooling, 1986). Un codage de ce type est évidemment plus fragile que celui de l'étourneau, puisque si un bruit masque le début du signal, le message est perdu. Avec l'étourneau, le bruit peut survenir indifféremment en début ou en fin de signal. S'il ne recouvre pas une proportion trop importante du signal de détresse, le message passera, à condition qu'il soit présent suffisamment longtemps. Il est à noter qu'il existe un autre moyen, avec les paramètres temporels, de faire passer une quantité optimale d'information : la répétition du signal. Cette répétition entraîne une redondance de l'information codée sur le signal. Un bruit peut masquer presque totalement un signal, celui-ci étant répété, le message finira par passer. Ce moyen est utilisé fréquemment par de nombreuses espèces (Brackenbury, 1978, 1982). L'étourneau l'utilise également, puisque, comme nous l'avons mentionné plus haut, les cris de détresse sont généralement répétés 3 à 4 fois au cours d'une séquence d'émission.

Au cours d'expériences précédentes, nous avons montré que le codage du cri de détresse s'effectuait au moyen de paramètres simples et précis, tels la modulation de fréquence lente, très résistants à la propagation dans le milieu. Par contre le paramètre durée du signal n'est pas codé très précisément par l'oiseau. La présente étude indique cependant que plus les signaux de détresse ont une durée longue, plus ils sont efficaces. Ce résultat pourrait être lié au fait que plus ces signaux sont longs, plus leur capacité de résistance aux bruits issus de l'environnement est grande.

SUMMARY

According to information theory, the extension of the duration parameters of acoustic signals increases their efficacy. The aim of our study was to test this hypothesis on distress call of a bird, the starling *Sturnus vulgaris*. Distress calls are high intensity alarm signals produced by birds when they are seized by a predator. Earlier studies revealed that frequency modulation constitutes an important feature of distress calls for triggering responses. The coding-decoding process is thus precisely defined. On the contrary, the coding of duration parameters seems imprecise since individuals produce distress calls of variable length. As predicted by the information theory, our experiments show that longer signals are more efficient than shorter ones. An explanation is that an increase in duration improves the signal resistance against degradation occurring during transmission through the environment. Our experiments indicate that signal recognition is affected by a noisy environment, particularly when noise overlaps a part of the signal. The greater the overlapping, the lower the signal recognition, independently of the position of the noise (at the beginning or the end of the signal). Consequently, to improve message efficiency in the case of transmission through a noisy environment, birds must increase the signal duration. The flexibility of duration parameters in the coding process gives birds the possibility of adapting their distress signals to different conditions of propagation.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier J. C. Brémond pour ses conseils lors de la rédaction de ce travail, ainsi que M. Cobb, C. Erard et deux correcteurs anonymes pour leurs suggestions concernant le manuscrit. Le support financier de l'étude a été fourni par l'UA 1491 du CNRS. le Service Technique de la Navigation Aérienne et l'Association de Coordination Technique Agricole.

RÉFÉRENCES

- AUBIN, T. (1986). — Le phénomène deux voix et le codage de l'information dans les signaux acoustiques d'oiseaux. Etude appliquée aux cris de détresse de l'étourneau (*Sturnus vulgaris*). *C. R. Acad. Sc.* 302 : 553-556.
- AUBIN, T. (1987). — Respective parts of the carrier and of the frequency modulation in the semantic of distress calls. An experimental study on *Sturnus vulgaris* by means of digital synthesis methods. *Behaviour*, 100 : 123-133.
- AUBIN, T. (1989). — The role of frequency modulation in the process of distress call recognition by the starling (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour*, 108 : 57-72.
- AUBIN, T. & BRÉMOND, J.C. (1983). — The process of species-specific song recognition in the skylark *Alauda arvensis*. An experimental study by means of synthesis. *Z. Tierpsychol.*, 61 : 141-152.
- AUBIN, T. & BRÉMOND, J.C. (1989). — Parameters used for recognition of distress calls in two species : *Larus argentatus* and *Sturnus vulgaris*. *Bioacoustics*, 2 : 22-33.
- AUBIN, T. & BRÉMOND, J.C. (1992). — Perception of distress call harmonic structure by the starling (*Sturnus vulgaris*). *Behaviour*, 120 : 151-163.
- BRACKENBURY, J.H. (1978). — A comparison of the origin and temporal arrangement of pulsed sounds in the songs of the grasshopper and sedge warblers, *Locustella naevia* and *Acrocephalus schoenobaenus*. *J. Zool., Lond.*, 184 : 187-206.
- BRACKENBURY, J.H. (1982). — The structural basis of voice production and its relationship to sound characteristics, pp. 53-73. In : D.E. Kroodsma & E.H. Miller (eds.), *Acoustic Communication in Birds*, vol. 1. Academic Press, New York.

- BRINDLEY, E.M. (1991). — Response of European robins to playback of song : neighbour recognition and overlapping. *Anim. Behav.*, 41 : 503-512.
- BRÉMOND, J.C. & AUBIN, T. (1989). — Choice and description of a method of sound synthesis adapted to the study of birds calls. *Biol. of Behav.* 14 : 229-237.
- BRÉMOND, J.C. & AUBIN, T. (1990). — Decoding of distress calls in black-headed gulls (*Larus ridibundus*). Adaptation to the channel. *Anim. Behav.*, 39 : 503-511.
- BRÉMOND, J.C. & AUBIN, T. (1992). — The role of amplitude modulation in distress call recognition by the black-headed gull (*Larus ridibundus*). *Ethol. Ecol. & Evol.*, 4 : 187-191.
- BRIDGMAN, C.J. (1980). — Bio-acoustic bird scaring in Britain. *Proc IV Pan-Afr. Orn. Congr.* : 383-387.
- BUSNEL, R.G. & GIBAN, J. (1960). — *Colloque sur la protection acoustique des cultures et autres moyens d'effarouchement des oiseaux*. I.N.R.A. Press. Paris, 246 pp.
- BUSNEL, R.G. & GIBAN, J. (1965). — *Colloque sur le problème des oiseaux sur les aérodromes*. INRA Press, Paris, 326 pp.
- CONOVER, M.R. & PERITO, J.J. (1981). — Responses of starlings to distress calls and predator models holding conspecific prey. *Z. Tierpsychol.*, 57 : 163-172.
- DABELSTEEN, T. & PEDERSEN, S.M. (1985). — Correspondence between messages in the full song of the blackbird *Turdus merula* and meanings to territorial males, as inferred from responses to computerized modifications of natural song. *Z. Tierpsychol.*, 69 : 149-165.
- DABELSTEEN, T., LARSEN, O.N. & PEDERSEN, S.M. (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. A. S. A.*, 93 : 2206 - 2220.
- DOOLING, R.J. (1982). — Auditory perception in birds. pp. 95-130. *In* : D.E. Kroodsma & E.H. Miller (eds.), *Acoustic Communication in Birds.*, vol. 1. Academic Press, New York.
- FICKEN, R.W., FICKEN, M.S. & HAILMAN, J.P. (1974). — Temporal pattern shifts to avoid acoustic interference in singing birds. *Science*. 183 : 762-763.
- FRINGS, H. & JUMBER, J. (1954). — Preliminary studies on the use of a specific sound to repel starling (*Sturnus vulgaris*) from objectionable roosts. *Science*, 119 : 318-319.
- GAUNT, A.S., STEIN, R.C. & GAUNT, S.L.L. (1973). — Pressure and air flow during distress calls of the starling, *Sturnus vulgaris* (Aves ; Passeriformes). *J. Exp. Zool.*, 183 : 241-262.
- GREIG-SMITH, P.W. (1982). — Distress calling by woodlands birds. *Anim. Behav.*, 30 : 299-301.
- GREEN, D.M. (1985). — Temporal factors in psychoacoustics, pp. 122-140. *In* : Michelsen (ed.), *Time resolution in auditory systems*. Springer Press, New York.
- HILL, G.E. (1986). — The function of distress calls given by tufted titmice (*Parus bicolor*) : an experimental approach. *Anim. Behav.*, 34 : 590-598.
- HULTSCH, H. & TODT, D. (1982). — Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11 : 253-360.
- JOHNSON, R.J., COLE, P.H. & STROUP, W.W. (1985). — Starting response to three auditory stimuli. *J. Wildlf. Mgmt.*, 49 : 620-625.
- JOUVENTIN, P., GUILLOTIN, M. & CORNET, A. (1979). — Le chant du manchot empereur et sa signification adaptative. *Behaviour*, 70 : 231-250.
- KROODSMA, D.E. & VERNER, J. (1978). — Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens. *The Auk*, 95 : 703-716.
- PARK, T.J. & DOOLING, R.J. (1986). — Perception of degraded vocalizations by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Learning & Behavior*, 14 : 359-364.
- POPP, J.W., FICKEN, R.W. & REINARTZ, J.A. (1985). — Short-term temporal avoidance of interspecific acoustic interference among forest birds. *The Auk*, 102 : 744-748.
- SHANNON, W.E. & WEAVER, W. (1949). — *The Mathematical Theory of Communication*. Illinois University Press. Urbana.
- SCHERRER, B. (1984). — *Biostatistique*. Gaetan Morin Press. Québec.
- STEFANSKI, R.A. & FALLS, J.B. (1972). — A study of distress calls of song, swamp, and white-throated sparrows (Aves : Fringillidae). I. Intraspecific responses and functions. *Can. J. Zool.*, 50 : 1501-1512.
- WILEY, R.H. & RICHARDS, D.G. (1978). — Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere : implications for the evolution of animal vocalizations. *Behav. Ecol Sociobiol.* 3 : 69-94.
- WILEY, R.H. & RICHARDS, D.G. (1982). — Adaptation for acoustic communication in birds : sound transmission and signal detection. pp. 131-181. *In* : D.E. Kroodsma & E.H. Miller (eds.), *Acoustic Communication in Birds*, vol. 1. Academic Press, New York.
- WILKINSON, R. (1979). — Calls as reinforcers in bullfinches. *Behaviour*, 68 : 181-182.