



HAL
open science

Séduire à coup sûr : ce que nous apprennent les chants des canaris

Eric Marie Vallet

► **To cite this version:**

Eric Marie Vallet. Séduire à coup sûr : ce que nous apprennent les chants des canaris. 2016. hal-01347067

HAL Id: hal-01347067

<https://cnrs.hal.science/hal-01347067v1>

Preprint submitted on 20 Jul 2016

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.

Séduire à coup sûr :
Ce que nous apprennent les chants des canaris

**La virtuosité vocale du mâle canari, ses bases et son écho
neurobiologique : Un bon modèle animal à relier au « cerveau
musicien » des humains .**

Auteur : Eric-marie VALLET, Professeur de Neurosciences

Laboratoire Ethologie Cognition et Développement

Université Paris Ouest Nanterre La Défense

Informations : Site LECD Paris Ouest Nanterre La Défense

Google Scholar Eric marie Vallet

- **Mots-clés : Sélection sexuelle, oiseaux chanteurs, Copulation Solicitation Display, canari domestique, phrases « A », phrases « Sexy », Tempo des éléments acoustiques ; Modulations de fréquence et Empans fréquentiels ; Syllabes bipartites ; Syllabes complexes ; Mini-breathes ; Two-voice ou production diphonique ; rôles des muscles de la syrinx ; rôles des muscles abdominaux ; performances motrices bilatérales.**

- Key words : Sexual selection, songbirds, Copulation Solicitation Display, domestic canary, “Sexy phrases”, phrases “A”; Repetition rates; Frequency modulations; Frequency span; Bipartite syllables; Complex syllables made of brief notes; Mini-breaths; Two-voice; Bilateral Motor Skills.

- **Résumé** **P 2**
- **Virtuosité, communications entre individus et sélection sexuelle chez les oiseaux chanteurs** **P 4**
- *Mécanismes impliqués dans la détection et dans la reconnaissance des signaux chez le receveur.* **P 15**
- *Mécanismes impliqués dans la production du signal pertinent* **P 17**
- *Quelques pistes pour des interprétations ultimes* **P 20**
- **Ce que nous apprend la recherche de virtuosité chez les musiciens humains** **P 28**
- **Conclusion** **P 37**
- **Bibliographie** **P 41**

• Résumé

« Pour qu'il y ait virtuosité, il faut, certes, se trouver plongé dans une situation de face à face avec un virtuose, mais ne faut-il pas, en outre, être à même de repérer « du talent », « de la technique » dans le jeu du virtuose et de remarquer son caractère « brillant » ? c'est bien la question qu'un anthropologue peut se poser (**Laborde 2011**) et c'est cette même question que nous nous sommes posée, en tant qu'éthologues, après avoir découvert l'existence de phrases 'sexy' au sein des chants complexes de mâles canari domestique communs, ces phrases qui génèrent beaucoup de réponses sexuelles chez les femelles (**Vallet 1998a**). Afin de repérer « du talent », « de la technique » il nous fallait impérativement faire appel aux mécanismes intimes de la production vocale chez les mâles producteurs de ces vocalisations. C'est ce que nous avons fait avec **Roderick Suthers (Université de Bloomington, Indiana)**, grand spécialiste de l'étude des mécanismes respiro-phonatoires intimes chez des oiseaux virtuoses. Grâce à cette collaboration, nous avons pu récemment (**Suthers et al 2012**) démontrer et publier l'influence de modes particuliers de **respiration** et de **coordinations bilatérales subtiles** mobilisant l'organe vocal des mâles canaris de souche domestique en relation avec la musculature abdominale à des tempos très rapides lors de la production de ces phrases particulières. Nos données et les informations récentes (**2004 à 2009**) sur les paramètres acoustiques décisifs pour l'obtention de réponses non ambiguës chez les femelles, recueillies par des chercheurs du LECC (actuellement LECD) de Nanterre (**L. Nagle, M. Pasteau et M. Kreutzer**) permettent désormais de comprendre les habiletés motrices requises pour combiner 1)l'exploitation d'une large bande de fréquence, 2)un tempo élevé, 3)la production de notes à basse fréquence et 4)une complexité syllabique donnant une **information fiable** sur l'utilisation des deux hémisphères cérébraux, ainsi que la possibilité de l'émetteur d'utiliser ces capacités motrices contraignantes le plus longtemps possible (5^{ème} paramètre important pour la réaction sexuelle, découvert plus récemment que les 4 précédents). Cet ensemble de 5 paramètres est particulièrement apprécié par les femelles, surtout durant une période qui est favorable à la fécondation et à la ponte des œufs (**Leboucher et al 2012**). Grâce à notre collaboration avec R. Suthers, le phénomène appelé « **Two voice** » (diphonie) est désormais parfaitement démontré chez les canaris domestiques et l'utilisation de « **mini-breaths** » (mini inspirations entre deux syllabes complexes) est retrouvée à des tempos très rapides, deux témoignages de virtuosités hors pair chez certains individus de cette souche. Ce qui nous importe, depuis le début de ces travaux, c'est de montrer que **ces virtuosités**

ont un sens pour les récepteurs femelles et sont au service d'une communication essentielle entre individus.

J'insiste ici sur les apports d'une approche éthologique 'proximale' basée sur l'étude des réponses différentielles des femelles canaris en relation étroite avec la mise en évidence de 'talents' spécifiques cérébraux et périphériques gauches et droits. Nous retrouvons chez les humains certains de ces talents fortement latéralisés (**Lemarquis 2013**). Donc, nous pouvons dire que le modèle canari est un très bon modèle pour comprendre certaines des bases phylogénétiques des cerveaux 'musiciens' chez les oiseaux et chez les humains. Pouvons nous proposer pour la vocation séductrice de la virtuosité chez les oiseaux chanteurs ce que des anthropologues ont récemment souligné chez les musiciens virtuoses de notre espèce, un « penchant boulimique pour la difficulté et la sublimation des obstacles » (**Stoichita et al, 2011**) ? C'est peut-être ce qu'attendent ces femelles.....

Virtuosité, communications entre individus et sélection sexuelle chez les oiseaux chanteurs

- **« l'homme ne peut agir que sur des caractères extérieurs et visibles. La nature ne s'occupe aucunement des apparences, à moins que l'apparence n'ait quelque utilité pour les êtres vivants Quoi d'étonnant à ce que les productions naturelles soient infiniment mieux adaptées aux conditions les plus complexes de l'existence » (Darwin, 1859, l'origine des espèces)**
- **« En étudiant ce que les organismes veulent savoir au sujet de leur partenaire et comment des signaux imposent des coûts, nous devrions pouvoir expliquer, en principe, la diversité de la sélection sexuelle » (Grafen 1990).**

- **Ces performances sont vraiment remarquables. Quelles sont les finalités de l'emploi de ces 'clusters' (ces séries complexes de notes) seule Madame Cowbird le sait !** C. H. Greenewalt (1969), précurseur pour la description de vocalisations complexes chez les mâles de plusieurs espèces d'oiseaux virtuoses, notamment le 'brown headed Cowbird'.
- **« Plus le débit syllabique est élevé et plus long est le chant, plus le 'challenge' entre respiration et phonation est ardu ». « La coordination motrice, au timing précis, requise pour la production des 'mini-breaths' à des tempos élevés doit rivaliser avec l'adresse motrice de musiciens accomplis ».**
(R. Suthers et F. Goller (1997))

« Au lieu de chercher la facilité ou le plus court chemin, les virtuoses cherchent la complication, mettant en scène à la fois la difficulté et son dépassement. »

(Stoichita et al, 2011)

- Le chant des oiseaux est un des moyens de communication à distance les plus complexes chez les animaux et plus particulièrement chez les vertébrés supérieurs. Ceci peut être abordé dans une perspective proximale comme dans une perspective ultime. Je ne développerai ici que la perspective proximale, la perspective ultime étant très développée et documentée dans mon Habilitation à Diriger des Recherches (Vallet 1998 a), diffusée par HAL RISC CNRS depuis fin 2014.

Si l'on aborde le chant dans une perspective proximale, on comprend que différentes contraintes au niveau central (encéphale) comme à différents niveaux périphériques ont généré des adaptations anatomiques et neurobiologiques pour la production et la réception du chant. C'est la raison pour laquelle la **production vocale** des oiseaux chanteurs et

surtout celle des espèces « virtuoses » est étudiée de plus en plus finement, dans le domaine fréquentiel et dans le domaine temporel depuis une vingtaine d'années ([Suthers 1997](#), [Suthers & Goller 1997](#), [Suthers et al 1999](#) ; [Suthers et al 2004](#)). Il est clair que des coordinations rapides des deux hémisphères lors de la production des chants sont, chez certaines espèces, révélatrices de l'association de « talents » complémentaires différents de ces deux hémisphères chez l'émetteur ([Schmidt 2008](#) ; [Suthers et al 2012](#)).

Ces coordinations, associées de manière subtile aux coordinations périphériques (au niveau de l'organe vocal ou syrinx et de la musculature abdominale pour assurer la dynamique respiro-phonatoire) peuvent permettre d'alterner les inspirations et les expirations et de recharger l'air durant la production des phrases.

Il n'est pas anodin que les habiletés motrices les plus subtiles soient impérativement impliquées pour la production de vocalisations complexes, les « clusters » des cowbirds ([Suthers et al 1999](#)) ou certaines phrases des canaris, les phrases « sexy » ([Vallet & Kreutzer 1995](#) ; [Vallet et al 1997](#) ; [Vallet 1998 a](#) ; [Vallet et al. 1998](#)) et que ces vocalisations soient particulièrement appréciées par les femelles, surtout lors de la période de reproduction.

Par ailleurs, l'effet du chant des oiseaux chez le récepteur (surtout chez les femelles) et de contextes sociaux stimulants est étudié aussi bien à partir de données neuro-anatomiques ou neuro-physiologiques conditionnant la perception auditive, que de données de biologie moléculaire incluant les relations neuro-endocrines ([Mello et al, 2004](#) ; [Maney et al 2007](#)) et désormais résolument sur le thème des modulations de l'expression de certains gènes, notamment les « IEG », les 'Immediate Early Genes' en particulier au niveau des aires cérébrales responsables de la perception auditive chez les femelles de canaris ([Leitner et al 2005](#) ; [Monbureau et al 2015](#)) et au sein des systèmes catécholaminergiques, communs chez diverses espèces d'oiseaux ([Earp & Maney 2012](#) ; [Matheson & Sakata 2015](#)) et remarquablement comparables chez le rat, le singe et l'homme. Ces systèmes ont donc peu évolué au cours de l'évolution chez les mammifères et certainement même chez les vertébrés supérieurs (oiseaux

et mammifères - [Vincent 2009](#) ; [Earp & Maney 2012](#)). On sait que certains de ces systèmes, les systèmes « désirants ou hédoniques » impliquant la dopamine, les opiacés endogènes et les endocannabinoïdes sont générateurs de plaisir et sont clairement à l'origine de la plupart des addictions. Les neurones à dopamine fournissent le support logistique aux différentes régions du cerveau qui seront impliquées dans l'attention, l'initiative motrice et le soutien à l'action. Il ne fait plus aucun doute que la voie dopaminergique dite « méso- limbique » est une composante essentielle des systèmes de « récompense ». Cependant, chez les oiseaux chanteurs, les liens entre perception et discrimination parmi les différents types de vocalisations au sein des chants complexes, d'une part, mobilisation des systèmes « désirants » et mobilisations de circuiteries motrices pour les réponses comportementales différentielles des femelles à l'écoute de ces chants, d'autre part, ne sont pas encore bien maîtrisés. Seules certaines vocalisations suscitent chez le récepteur de très fortes réactions émotionnelles, c'est le cas chez les femelles canaris entendant des phrases « sexy ». Des travaux récents menés chez un modèle d'oiseau chanteur, le 'white-throated sparrow' font évoluer nos connaissances, toujours en s'appuyant sur l'expression de certains types d'IEG dans diverses structures des systèmes hédoniques à l'écoute de chants de l'espèce ([Earp & Maney 2012](#)) et tendent à suggérer que les réponses dans certaines structures du système de l'appétence mésolimbique évoquent une similarité avec l'engagement de mécanismes neuroaffectifs observés chez l'humain récepteur d'airs musicaux (nous verrons plus loin les types de manifestations observées chez l'humain en nous référant à l'ouvrage du neurologue [P. Lemaquis \(2013\)](#)).

Pour comprendre l'intérêt d'aborder les **valeurs adaptatives** de ces capacités phonatoires singulières chez le producteur et des mécanismes biologiques très spécifiques assurant des réponses comportementales immédiates et non ambiguës chez le récepteur, valeurs adaptatives que les scientifiques découvrent depuis près d'une quarantaine d'années grâce à des techniques de plus en plus sophistiquées, il faut revenir très longtemps en arrière et rappeler, comme le fait de manière si complète et si richement référencée [JC Ameisen \(2014\)](#), les intuitions de Charles Darwin

concernant la sélection sexuelle, mode de sélection auquel Wallace, par contre, n'apportait pas grand intérêt.

Dans son ouvrage publié en 1859, *l'Origine des espèces*, Darwin suggère déjà qu'un mode de sélection sexuelle, qu'il appelle **Inter-Sexuelle**, est **privilegié lors de communications acoustiques chez les oiseaux chanteurs**. Il enfoncera le clou dans son ouvrage paru en 1871 en précisant que **le chant des oiseaux était certainement un des meilleurs modèles pour comprendre la sélection sexuelle**. Pourtant, cette sélection sexuelle ne sera pas souvent mise en avant par différents éthologistes qui s'intéresseront plutôt aux fonctions de communication intra-sexuelles, bien mieux observables sur le terrain, comme la défense du territoire et l'intimidation des compétiteurs potentiels (**Catchpole & Slater 2008 ; Leboucher et al. 2012**) ; nous retrouvons de telles fonctions de communication intra-sexuelle chez notre souche domestique, (notamment informations fiables sur l'émergence d'un 'statut social', tel que défini par **Drews, 1993**) à partir des longueurs de chants, de la diversité syllabique des répertoires et des tendances à « l'overlapping » (**Amy et al. 2008 ; Bouillet, 2013**), comme cela a été démontré ou suggéré chez d'autres espèces.

En effet, les résultats d'observations récentes au sein de notre laboratoire (**Bouillet 2013**) mettent en valeur un lien entre le 'statut social' d'un individu canari observé à partir d'interactions nombreuses entre plus de 3 individus élevés ensemble de longue date, autour d'une source limitée de nourriture rare et appétente ('extra- food') et son répertoire syllabique. Un mâle dominant possède un répertoire syllabique plus varié que celui des subordonnés. Cela avait été mis en évidence chez de nombreuses espèces telles l'étourneau sansonnet, *Sturnus vulgaris*, (**Spencer et al. 2004**). **Chez le canari, cette importance du répertoire syllabique est fortement corrélée à la durée moyenne des chants** (**Bouillet, 2013**). Dans une perspective de communication inter-sexuelle, l'explication pourrait être que plus un mâle chante de phrases différentes, **plus la femelle peut avoir un aperçu fiable** de ses capacités phonatoires. Cela permettrait à cette dernière d'avoir des indices divers pour juger un partenaire sexuel potentiel. Ce postulat permettrait de

comprendre pourquoi les individus dominants ont un meilleur succès séducteur que les individus subordonnés chez le canari domestique (le nombre de femelles acceptant de copuler avec eux est plus important et les appariements plus rapides). Par ailleurs, chez cette espèce, les femelles testées sur l'extra-food et qui se révèlent dominantes sont clairement plus exploratrices que les autres ([Parisot et al. 2004](#)). Ces deux tendances pourraient contribuer au rapprochement rapide des deux sexes et favoriser les accouplements chez les individus dominants.

Il y a de même une corrélation positive entre le rang hiérarchique des mâles canaris et la durée moyenne de la production vocale de type chant. Ceci peut s'expliquer par la nécessité de procéder à des **duels vocaux consistant pour un mâle à chanter par dessus le chant d'un rival**, « l'overlapping ». Cet overlapping mis en évidence chez d'autres espèces ([Dabelsteen et al, 1997](#)) est très apprécié par les femelles chez le canari domestique commun ([Leboucher & Pallo 2004](#) ; [Amy et al 1998](#) ; [Amy & Leboucher 2009](#)). Par ailleurs, chez le canari domestique, le choix du partenaire tient compte de la production vocale telle que les chants mais également de certaines phrases hautement réactogènes, à l'intérieur des chants, les phrases « sexy » ([Vallet & Kreutzer 1995](#) ; [Vallet et al 1997](#) ; [Vallet et al 1998](#)). Ces dernières, comme nous le verrons en détail plus bas, sont plus difficiles à produire que les autres puisqu'elles sont contraignantes d'un point de vue physiologique, respiratoire et phonatoire ([Suthers et al. 2012](#)). Nous pouvons postuler que chez le canari domestique **deux stratégies phonatoires peuvent être adoptées simultanément lors des communications interindividuelles, quelque soit le type de phrases utilisé** : 1) La diversification des productions vocales qui peuvent maintenir l'attention de l'interlocuteur, éviter l'habituation et stimuler durablement le cerveau grâce aux formations réticulées du tronc cérébral ([Kreutzer et al 1994](#)); 2) L'allongement des productions vocales, en particulier celui des phrases « sexy », pour manifester des stratégies respiro-phonatoires efficaces, permettant une bonne gestion des « mini-inspirations » entre les syllabes complexes ([Suthers et al 2004](#); [Suthers et al 2012](#)). On sait que la durée des phrases « Sexy » influence les réponses sexuelles des femelles ([Pasteau et al 2009](#)) et que les mâles canaris émetteurs favorisent la

production, donc la durée totale de ces phrases dans chaque chant, en présence d'interlocuteurs mâles ou femelles au détriment des autres phrases (Kreutzer et al. 1999). Nous avons aussi, lors de ces dernières expérimentations, observé une **plasticité** de la durée des phrases sexy, en fonction du contexte social, plasticité que nous ne retrouvons pas chez les autres types de phrases des chants complexes. Pour faire augmenter la durée de ces phrases par rapport aux autres phrases du chant, les canaris domestiques peuvent utiliser **deux stratégies différentes**. La première consiste en la production de plusieurs types de phrases « sexy », la seconde, consiste en l'allongement de ces dernières, indépendamment des autres phrases du chant, tout ceci permettant d'exhiber leurs excellentes capacités phonatoires et respiratoires. (Kreutzer et al. 1999; Leboucher et al. 2012; Suthers et al. 2012).

Une autre plasticité, à l'échelle du chant et non à celle de la phrase, peut donc être utilisée par le producteur pour chercher à affirmer sa dominance ou pour se préparer à des joutes oratoires lui assurant le meilleur rôle vis-à-vis des mâles compétiteurs, comme vis-à-vis des femelles observatrices. Nous avons par ailleurs clairement démontré qu'un individu présentant un répertoire syllabique important, ne présente pas forcément un bon répertoire de phrases « sexy ». Ceci veut dire qu'un individu présentant un répertoire syllabique important, donc très susceptible d'être dominant dans un contexte intra-sexuel bien stabilisé (durant toute l'année, en période de reproduction et hors période de reproduction ; en relation avec les mêmes interlocuteurs) n'est pas forcément le mâle donnant aux femelles connues ou inconnues les assurances les plus fiables de se placer aux limites de ses contraintes motrices (Podos, 1997 ; Suthers & Goller, 1997 ; Suthers et al 2012).

Bien sûr, les mâles ne chantant pas de phrases « sexy » doivent impérativement choisir les stratégies « diversification et longue durée du chant », ce qui est particulièrement vrai face à des femelles réceptives (Vallet, observations non publiées). **Cependant, il apparait clairement que, chez les mâles produisant ces types de phrases, il n'y a aucun lien entre production préférentielle de phrases « sexy » et diversification et allongement des chants (Bouillet 2013)**. Il semble

donc que les mâles chantant ces phrases (ils sont moins de 50 %) choisissent une stratégie : soit augmenter la durée de leurs chants, corrélée à la diversification syllabique, soit se focaliser sur la production et la durée des phrases « sexy ». Un risque, cependant, le repérage du « cheating ». Nous avons clairement démontré avec R. Suthers que ce « cheating » pouvait être aisément repéré par les femelles à partir des cinq paramètres fondamentaux sur lesquelles se focalisent les récepteurs (**Knicht 2012 ; Suthers et al 2012**). A moins de concevoir que ce trucage puisse être considéré par les femelles réceptrices, au même titre que chez les humains, comme l'objet d'un savoir faire (**Stoichita et al 2011**), le repérage de ce « mensonge » doit certainement dissuader les femelles. Bien sur, il n'est pas exclu que certaines femelles soient inaptes à faire les discriminations subtiles adéquates, mais toutes les observations des diverses réponses comportementales des femelles (**Vallet 1998 a ; Nagle et al 2002 ; Amy et al 2015**) tendent à démontrer que la grande majorité des femelles sont très sensibles à la « sincérité » du signal.

Si l'on compare nos données à celles qui ont été obtenues chez d'autres espèces d'oiseaux chanteurs, la durée est un paramètre intéressant en accord avec l'hypothèse selon laquelle l'oiseau peut montrer sa « qualité » en parvenant à maintenir sur une longue durée, un chant complexe ou certaines phrases difficiles à produire. Cette « qualité » permet, dans un contexte de choix de partenaire sexuel, d'être préféré par la femelle et donc de se reproduire, et dans un contexte territorial, de maintenir durablement les rivaux potentiels à distance.

Les types de stratégies vocales des mâles déjà communément décrites dans les années 1980-1990 chez différentes espèces d'oiseaux chanteurs , comme la production de chants longs , la diversification syllabique des chants et l'utilisation de « joutes vocales » entre mâles sont donc retrouvées chez le canari domestique. Les femelles n'y sont pas insensibles, loin de là. Cependant, nos phrases « sexy » sont encore considérées comme des éléments essentiels pour la communication inter-sexuelle. Des données récemment publiées vont clairement dans ce sens (**Amy et al 2015 ; Monbureau et al, 2015**).

Pour comprendre notre démarche de 1998 à 2014 après mise en évidence de la valeur très réactogène des phrases « sexy » des canaris (**Vallet, HDR 1998 a**), nous pouvons reprendre la phrase de **Grafen (1990)** : « En étudiant ce que les organismes veulent savoir au sujet de leur partenaire et comment des signaux imposent des coûts, nous devrions pouvoir expliquer, en principe, la diversité de la sélection sexuelle ».

Sur le thème de la **sélection sexuelle**, il a fallu attendre le milieu des années 1970 pour que des travaux se multiplient chez différentes espèces, que les bases des communications inter- sexuelles soient confirmées et que les femelles d'oiseaux chanteurs redeviennent des interlocutrices appréciables (**Andersson 1994 , Leboucher et al 2012 pour des revues de question**).

Comment étudier ce que les oiseaux femelles veulent savoir au sujet de leur partenaire potentiel pour expliquer la sélection sexuelle à partir du chant? La chose n'est pas aisée, même si des données intéressantes ont été obtenues dès les années 1980 chez certaines espèces comme le merle noir (**Dabelsteen & Pedersen 1988 & 1992**). Un tournant expérimental fondamental a été pris lorsque différents auteurs (**A. King, M. West, W. Searcy et P. Marler**) utilisèrent une méthode interprétable et généralisable, le « Display Assay » (**King & West 1977 ; West et al 1981 ; Searcy & Marler 1981 ; Searcy 1992a**), basé sur l'observation d'un comportement de cour des femelles, une 'invite à l'accouplement', le Copulation Solicitation Display ou **CSD**, lors de la diffusion de certains chants de mâles. Les expérimentateurs prouvèrent que les femelles de différentes espèces étaient discriminatives car elles répondaient plus clairement et beaucoup plus souvent aux chants de leur espèce. Ces femelles étaient aussi très sensibles à des répertoires importants (**Catchpole et al 1986 ; Searcy 1992b**).

Nous avons utilisé le « Display Assay » à partir de 1990 en choisissant pour modèle le Canari domestique commun. J'ai présenté en détail les raisons du choix de cette souche en **1998 (Vallet, HDR)**. Ce choix s'est avéré très judicieux, à bien des égards, puisqu'il nous a permis de cerner **cinq paramètres acoustiques fondamentaux de certaines phrases particulières** au sein des chants complexes de cette souche, que nous

appelons désormais « sexy », puisqu'elles ont une valeur très singulière dans une perspective de communication intersexuelle (Vallet et al, 2006 ; Suthers et al 2012). Ces 5 paramètres sont des points de focalisation du récepteur femelle et sont soumis à de fortes contraintes chez le producteur, s'ils doivent être tous réunis pour la production vocale (les anglo-saxons disent que ce type de production vocale révèle des « **special motor skills** », je le traduirai par « **virtuosité de l'émetteur** »). Il s'agit :

- 1) d'un tempo syllabique élevé (plus de 15 syllabes complexes par seconde, c'est-à-dire plus de 30 notes par seconde) ;
- 2) un empan fréquentiel large (environ 4 kHz) **témoin fiable** de l'utilisation par alternances des deux bronches de la syrinx, la droite pour les notes à fréquences élevées et médianes, la gauche pour les fréquences basses et médianes, phénomène de « two-voice » (Suthers et al 2004) ;
- 3) l'inclusion impérative dans les syllabes complexes d'éléments présentant des fréquences basses, témoignage fiable de l'utilisation de la bronche gauche ;
- 4) la complexité syllabique (impérative), chaque note de la syllabe étant produite par une bronche différente, autre **témoin fiable** de l'utilisation par **alternances très rapides** des deux bronches de la syrinx (Suthers et al 2012) sans inspiration entre les deux notes successives.
- 5) les durées les plus longues possibles de ces types de phrases en maintenant le tempo syllabique élevé (plus de 30 notes par seconde) et en assurant entre deux syllabes complexes successives des « mini-breaths » (mini inspirations) grâce à des inversions très rapides des pressions abdominales sur les sacs aériens donnant à l'oiseau l'opportunité de recharger son air tout en maintenant « la syllabe », ce qui rappelle le « **circular breathing** » chez les musiciens humains. Ainsi, nous avons conclu avec R. Suthers (Suthers et al 2012) que ces phrases sexy sont de bonnes candidates pour représenter, par rapport à toutes les autres phrases des répertoires de cet oiseau aux chants complexes, des **signaux très fiables** de mobilisations bilatérales des circuiteries neuronales et de coordinations motrices très subtiles à plusieurs niveaux : central (relations inter-hémisphériques), périphérique haut (muscles de l'organe vocal, la syrinx) et périphérique bas (musculature abdominale) et entre ces différents niveaux (impérativement requis pour les recharges d'air, les « mini-breaths »). Ce sont toujours ces phrases « sexy » qui génèrent de loin le plus de réponses

comportementales chez les femelles, réponses impliquant des vibrations des ailes, des mouvements de la tête et de la queue (CSD) ou des vocalisations. Il faut souligner par ailleurs que les apprentissages précoces n'ont que très peu d'influence sur ces réponses ([Pasteau et al 2004](#) ; [Pasteau et al 2007](#) ; [Pasteau et al 2009](#)). Dans tous les cas expérimentaux, les 5 paramètres fondamentaux dont nous avons parlé plus haut interpellent les femelles, quelque soit leur expérience précédente. On le sait désormais, ces 5 paramètres sont clairement révélateurs d'habiletés motrices bilatérales particulières chez le producteur et de coordinations subtiles à différents niveaux de l'appareil respiro-phonatoire ([Suthers et al 2012](#)).

Si ces phrases sont si « sexy », nécessitent-elles de longs apprentissages chez les mâles producteurs ? Ces mâles ont-ils besoin de modèles particuliers ? Il semble bien qu'une expérience précoce soit utile, mais pas indispensable pour que l'organisation rigide de type mâle adulte émerge et véhicule un message sexuel. En effet les chants cristallisés de mâles élevés en isolement acoustique peuvent receler des éléments qui génèrent beaucoup de réponses sexuelles chez les femelles ([Kreutzer et al 1996](#)). Le potentiel attractif de ces chants cristallisés relie ces canaris élevés en isolement au « cowbird », modèle très utilisé depuis le début de la mise en évidence des CSD qui est un « spécialiste » de l'utilisation en alternance ou simultanée des deux bronches assurant deux types de diphonie à des tempos débridés ([King & West 1977 & 1983](#) ; [Suthers et al, 1999](#)) et non à d'autres espèces qui ont besoin d'apprentissages pour séduire efficacement les femelles (Swamp, Song et White-Crowned Sparrows). A l'intérieur de ces 'isolate songs', on peut trouver des phrases de type A. Ceci est vrai aussi chez d'autres souches de canari, canaris sauvages compris. L'influence de la testostérone n'est pas seule en cause, en effet, il est rarissime de trouver des phrases ayant tous les mêmes critères fondamentaux des phrases sexy chez les femelles après traitement à la testostérone même si les vocalisations de ces femelles sont proches de celles d'un mâle adulte et génèrent beaucoup de réponses ([Vallet et al 1996](#)). Le « cheating » est difficile pour les femelles, comme pour les mâles dont l'ensemble de l'appareil respiro-phonatoire n'est pas opérationnel à tout moment ([Knight 2012](#) ; [Suthers et al 2012](#)).

On peut donc suggérer que chez les canaris, comme chez certaines autres espèces d'oiseaux chanteurs, « les préférences pour des phrases sexy n'ont pas besoin d'inférences », comme démontré chez l'humain pour certains stimuli (Robert Zajonc et Robert Bornstein). **Bien sûr, ce qui est valable pour ces phrases particulières, ne l'est certainement pas pour d'autres.** Si l'on utilise des chants complets, on peut démontrer que l'expérience précoce des femelles canari est susceptible de modifier leur préférences et que ces femelles, comme celles d'autres espèces d'oiseaux chanteurs peuvent développer des préférences sexuelles pour le chant de leur partenaire ([voir Leboucher et al 2012 pour une revue de question](#)).

1) Mécanismes impliqués dans la détection et dans la reconnaissance des signaux chez le receveur.

Les mécanismes susceptibles de retenir notre attention sont, bien entendu, impliqués dans la détection et la reconnaissance de notes distinctes formant les syllabes complexes, de notes simples à modulation de fréquence forte et rapide et des séquençages temporels de ces syllabes. Chez beaucoup d'espèces d'oscines, la durée des intervalles entre les notes est un paramètre caractéristique de l'espèce ('species-specific') que les mâles utilisent lors de leurs communications intra-sexuelles. [Becker \(1982\)](#) a dressé une liste des espèces chez lesquelles ce paramètre revêt une grande importance. Cette détection subtile des intervalles entre deux émissions acoustiques a été particulièrement étudiée chez l'étourneau des deux sexes (*Sturnus vulgaris*) par Klump et ses collaborateurs ([Klump & Maier 1989](#), [Klump & Gleich 1991](#)) grâce à différentes méthodes, au niveau périphérique (oreille interne) et central (noyaux du chant).

Ces auteurs, se référant à des travaux antérieurs menés chez différentes espèces, soulignent que les seuils de détection d'intervalles (Gap-detection) sont similaires chez les mammifères et les oiseaux au niveau périphérique. Pour eux, cette similitude reflète une « propriété fondamentale de codage des signaux acoustiques chez les vertébrés supérieurs », probablement sous-tendue par « des mécanismes neuronaux

périphériques très communs ». Il est, par ailleurs, remarquable que les capacités de détection d'intervalles relevées au niveau de l'oreille interne soient très bien conservées le long des systèmes neuronaux menant aux structures centrales d'intégration. Certains neurones du télencéphale, comme certains récepteurs de l'oreille interne réagissent à des seuils d'intervalles très faibles (de l'ordre de 10 ms pour certains et même inférieurs pour quelques uns). Ces propriétés sont parfaitement susceptibles d'expliquer les capacités de discrimination dans le domaine temporel observées chez nos femelles canaris. On sait, par ailleurs, que la résolution fréquentielle dans l'oreille interne est excellente chez les oiseaux chanteurs ([Saunders & Henry 1989](#)). Donc, de très bonnes aptitudes de détection des intervalles et de résolution fréquentielle dès le niveau périphérique peuvent expliquer les capacités de discrimination très subtiles du récepteur des deux sexes concernant ces deux paramètres acoustiques. **Ces capacités de discrimination pourraient avoir été favorisées pour leur valeur fonctionnelle lors de communications inter- et intra-sexuelles.** Mais, si les capacités de détection sont avérées, que sait-on des capacités de traitement de ces paramètres dans les structures centrales d'intégration et des valeurs différentielles accordées à différents signaux? Chez les femelles oscines en général peu de données ont été acquises ([Margoliash et al. 1994](#); [Ratcliffe & Otter 1996](#); [Leboucher et al 2012](#)). Concernant les femelles canaris en particulier, ce sont surtout les modalités de contrôle moteur du chant sous dépendance de la testostérone qui ont été étudiés et non les aspects fonctionnels de la perception et de la reconnaissance des chants ([Vallet et al. 1996](#)).

Comme nous l'avons écrit plus haut, l'étude de l'influence de certains gènes (« Immediate Early Genes », comme c-Fos et zenk) paraît prometteuse pour compléter nos connaissances à partir du fonctionnement intra-cellulaire intime. L'expression de ces gènes est très étudiée depuis une vingtaine d'années et récemment leur expression a été étudiée au niveau du cerveau antérieur des femelles canari domestique, dans des régions analogues au cortex auditif secondaire des mammifères. Ce qui nous intéresse particulièrement est que les phrases 'sexy' des canaris peuvent contribuer de manière importante à la compréhension de ces mécanismes intra-cellulaires : les gènes s'expriment différemment à

l'écoute de phrases 'sexy' et 'non sexy' chez les femelles canaris (**Monbureau et al 2015**). D'autre part, on connaît mieux l'influence des oestrogènes et de la testostérone sur les récepteurs du cerveau des oiseaux chanteurs, susceptibles d'influencer la modulation des expressions de ces gènes (**Mello et al 2004 ; Leitner et al 2005 ; Monbureau et al 2015**).

Il reste à établir quelles voies neuronales peuvent conduire à des réponses motrices complexes et différenciées. **L'utilisation de l'IRM sera certainement très prometteuse dans les années à venir, si la résolution temporelle s'améliore.**

2) Mécanismes impliqués dans la production du signal pertinent :

Les corrélats neuronaux au niveau central de la production bilatérale du chant chez le mâle canari domestique commun ont été clairement mis en évidence par des membres de notre laboratoire au début des années 2000 en collaboration avec l'Institut Max Planck de Seewiesen (**Leboucher et al 2012**).

Quelque soit le siège de la lésion (droit ou gauche), les oiseaux opérés ne peuvent plus émettre des phrases contenant des syllabes bipartites, caractéristiques des phrases sexy. **Une latéralisation prononcée est observée.** En effet, ces expérimentations ont montré que le noyau du chant appelé HVC situé dans l'hémisphère droit était impliqué pour le contrôle de hautes fréquences et d'empans fréquentiels très larges, le HVC gauche étant impliqué dans le contrôle des fréquences les plus basses. D'autre part, les lésions du HVC gauche ont des effets bien plus délétères que les lésions du HVC droit, ce qui est en accord avec les premières observations effectuées à partir de lésions chez une autre souche beaucoup plus latéralisée à gauche, la souche *Wasserschläger* (**Nottebohm et al 1976**). Ceci pourrait expliquer pourquoi les femelles utilisent le critère « fréquences les plus basses » pour leurs préférences. L'effet « fréquences » est rapporté chez différentes espèces. En effet, les mâles de ces espèces donnent des informations fiables sur la taille de leur corps en utilisant des signaux de type « low pitched advertising songs » (**Hall et al 2013**). Chez différentes espèces, l'utilisation préférentielle de

basses fréquences est associée à la masse corporelle ou à la structure du tractus vocal ([Riede et al 2006](#) ; [Riede & Goller 2010](#); [Hall et al 2013](#).). Les basses fréquences pourraient être des signaux fiables concernant le tractus vocal ([Maynard Smith & Harper 1995](#)). Concernant notre souche de canari, les travaux de [Pasteau et al \(2004\)](#) montrent que les femelles présentent une préférence pour les fréquences les plus basses. De plus, des données récentes non encore publiées ([Bouillet, 2013](#)) montrent que les fréquences les plus basses sont relevées chez les mâles dominants sur 'extra-food'.

Mais chez notre souche domestique, les choses sont bien plus complexes, en effet nos données concernant les mâles produisant des phrases sexy montrent que l'empan fréquentiel est maintenu important grâce à l'intervention de la bronche droite , même si des fréquences basses sont assurées par l'intervention de la bronche gauche ([Suthers et al 2012, fig. 2](#)). Les mâles chantant des phrases sexy montrent qu'ils sont pleinement habiles à exploiter sur le long terme, les deux registres des deux bronches. On comprend aisément que les femelles se focalisent sur ce type de production vocale , car il est la prérogative de certains mâles. En effet, tous nos enregistrements de répertoires depuis plus de 20 ans tendent à démontrer que seuls 50 % des mâles produisent un ou plusieurs types de phrases 'sexy'. Ces mâles sont seuls capables de s'affranchir de contraintes motrices conflictuelles ([Podos 1996, 1997](#); [Podos et al, 2004](#); [Podos et al, 2009](#); [Wilson et al, 2014](#)). L'habileté à coordonner les expirations et les inspirations grâce au séquençage temporel précis des interventions bronchiques et abdominales permet en outre de recharger l'air en cours de production vocale et peut s'apparenter au « circular breathing » des musiciens humains qui est certainement une traduction d'un mécanisme 'anti-épuiement'. Ce mécanisme pourrait être utilisé durant le vol qui requiert une consommation d'oxygène importante. Cette recharge d'air permettrait le stockage dans les sacs aériens (l'oiseau chanteur est une véritable 'cornemuse' ambulante) pour mettre l'oxygène à disposition des cellules nerveuses, permettant ainsi la poursuite des vocalisations et/ou du vol.

Les travaux que nous avons menés concernant les mécanismes intimes des productions « sexy » confirment pleinement ce que je suspectais en 1998. C'est particulièrement vrai pour le **phénomène diphonique**.

En effet, des travaux assez anciens menés chez le canari (**Nottebohm et al 1976**) tendent à démontrer que les syllabes bipartites sont émises par le biais d'un phénomène étudié depuis les années 1940 chez d'autres espèces d'oscines, le phénomène de 'Deux voix' ('Two-voice' effect -cf infra pour plus de détails). Ce phénomène est dû aux ouvertures simultanées ou en alternance très rapide des deux lumières des bronches et aux vibrations consécutives dans cette région de la syrinx et dans les régions supérieures du tractus vocal. **C. H. Greenewalt**, l'un des premiers auteurs ayant décrit ce phénomène, soulignait il y a plus de 45 ans que ce type d'émission sonore était très utilisé chez des espèces virtuoses, comme les oiseaux moqueurs (**1968; 1969**). **R. Suthers** qui s'est intéressé lui aussi à ce phénomène, notamment chez le cardinal rouge (*Cardinalis cardinalis*), le moqueur roux ('Brown thrasher'-*Toxostoma rufum*) le moqueur chat ('Gray catbird'-*Dumetella carolensis*), le canari et le vacher à tête brune ('Cowbird') souligne (**1990; 1997**) que la virtuosité du canari est essentiellement basée sur sa capacité à produire des éléments brefs à des tempos élevés, alors que d'autres espèces sont plus habiles à utiliser le phénomène de 'deux voix' en simultané. Ces auteurs et d'autres spécialistes du 'deux voix' soulignent la dextérité requise chez l'émetteur pour produire ces vocalisations.

Il paraît donc vraisemblable que les femelles de diverses espèces d'oiseaux chanteurs aient intérêt à se focaliser sur des vocalisations de ce type pour évaluer certains aspects de la 'qualité du mâle'. **Allan & Suthers (1994)** l'ont suggéré, pour la première fois, chez un oscine, le vacher à tête brune ('Cowbird'). Ces auteurs ont clairement démontré que les notes produites en séries hétérogènes chez cette espèce (les 'note clusters') impliquent alternativement la mobilisation des parties droite et gauche de la syrinx. Or, King et West (les pionniers du 'Display assay', cf supra) avaient étudié à plusieurs reprises durant les années 1980 les valeurs fonctionnelles intersexuelles de différents 'note clusters' chez cette même espèce. Ils avaient souligné la valeur importante des alternances de notes les plus rapides. Chez le canari, comme chez le vacher à tête brune, ce sont donc des vocalisations complexes, basées sur des notes brèves émises à des tempos élevés et dans des bandes de fréquences distinctes, qui génèrent le plus de réponses sexuelles.

Avec **R. Suthers** nous avons pu étudier les effets de l'occlusion unilatérale de l'une des deux bronches après avoir enregistré les oiseaux avant opération (**Suthers et al 2004**). **Les altérations sélectives sont très visibles sur les différentes figures présentées au sein de cet article.** Nous avons pu pleinement confirmer à cette occasion les spécialisations droites et gauches, comparables à celles d'autres oiseaux virtuoses et retrouver ces spécialisations à l'œuvre chez l'oiseau au cours de la production du chant.

Quelques pistes pour des interprétations ultimes

Je viens de présenter, pour alimenter les interprétations proximales des préférences sexuelles chez le canari domestique, les connaissances récentes acquises sur les mécanismes d'émission des phrases sexy chez notre modèle d'oiseau chanteur et sur les effets non ambigus de ces types particuliers de vocalisations chez le récepteur d'un point de vue neurologique et en termes d'expression génétique.

Les connaissances actuelles sur l'émission et la réception des phrases 'sexy' peuvent nous diriger vers le mode de sélection sexuelle le plus plausible chez notre modèle. **Searcy & Yasukawa (1996)** ont présenté une revue de questions très complète sur l'évolution des chants chez les oiseaux et des préférences observées chez les femelles. Cependant, ces auteurs n'abordent pas les préférences des femelles pour des paramètres discrets des chants, certainement parce que les données étaient encore par trop fragmentaires pour tirer des enseignements généralisables.

Toutes les observations effectuées au sein de notre laboratoire suggèrent que la valeur des phrases 'sexy' n'est certainement pas déterminante pour la reconnaissance spécifique chez cette espèce, puisque des chants 'non sexy' sont reconnus comme chants de l'espèce (**Nagle et al 1993, 2002**).

Différents travaux confirment la forte valeur sexuelle de certaines phrases mais démontrent clairement que l'émission de ces phrases n'a pas d'influence significative sur l'expression des comportements de construction, de ponte et de couvain, dans les conditions 'standard' de laboratoire. Il semble donc que les bénéfices directs de la focalisation sur des phrases 'sexy' soient négligeables pour ces activités chez cette espèce. Cependant, ces données sont valables dans les conditions d'approvisionnement 'ad libitum' du laboratoire. (Leboucher et al. 2012).

En conclusion, des zones d'ombre nous empêchent encore de proposer pour cette espèce une évaluation globale de la valeur sélective directe d'une focalisation sur certains paramètres acoustiques du chant.

Cependant, il est très probable que la focalisation sur de courtes séquences du chant accélère notablement le processus de sélection du partenaire sexuel (à vocation 'conjugale' ou/et 'extraconjugale'), par rapport à une étude détaillée des répertoires. La rapidité d'un choix judicieux peut être décisive pour l'avenir de la femelle en situation de forte compétition intra-sexuelle, puisque la majorité des femelles est capable de discriminations acoustiques subtiles, alors que seule une minorité de mâles émet les phrases les plus 'sexy' (cf supra). En outre, de bonnes capacités de discrimination des phrases les plus 'coûteuses' pour l'émetteur peuvent peut-être aussi permettre à la femelle d'évaluer les capacités du mâle à exploiter au mieux les ressources du milieu. Ceci présente surtout un avantage lorsque le milieu est très restrictif.

Sur la base des théories de la sélection du signal et sur la base des récentes découvertes concernant les mécanismes neuronaux impliqués pour les discriminations chez le récepteur, il est possible de faire appel à une valeur fonctionnelle de certaines phrases liée à un « biais préexistant » (sensoriel, perceptif ou cognitif). Des enregistrements récents effectués chez 5 espèces de *Phylloscopus* tendent à suggérer que des biais du récepteur femelle pourraient avoir conduit de différentes manières à favoriser une grande diversité des notes, l'utilisation d'un empan fréquentiel important et une versatilité des chants (« song

switching »). La sélection sexuelle pourrait donc mener à des productions vocales apparemment très différentes et cependant certainement apparentées si l'on tient compte au premier chef de ces paramètres pertinents (**Singh & Price 2015**).

Un très bel article paru récemment (**Chabout et al 2015**) tend à démontrer que la complexité syllabique, l'utilisation de 'sauts' fréquentiels', de syllabes fortement modulées en fréquence ainsi que l'allongement de la durée de certains chants très diversifiés peuvent être utilisés par les **mâles de souris** pour séduire les femelles à distance, car les femelles sont très sensibles à ces différents paramètres. Nous retrouvons ici la plupart des paramètres fondamentaux des phrases les plus 'sexy' des mâles canaris chez des mammifères, **dans les registres des ultra-sons**. On peut donc raisonnablement postuler que des biais pré-existants pour ces divers paramètres peuvent diriger rapidement des femelles de vertébrés supérieurs vers des partenaires potentiels, sachant que les capacités de discrimination sont très comparables chez les oiseaux et les mammifères.

Selon les modèles postulant un biais pré-existant (**Endler 1986 & 1992, Shaw 1995, Basolo 1995**) la préférence des femelles n'est pas le fruit d'une sélection sexuelle au sens strict. Il est donc probable que les bénéfices directs restent limités (par ex.: simple réduction du temps d'accès aux mâles émetteurs du signal, quels qu'ils soient). Il n'y a pas obligatoirement de bénéfices indirects (**Pour une revue de question, voir Vallet 1998 a**).

Un phénomène d'adaptation acoustique des trilles en milieu ouvert pourrait avoir constitué un socle robuste pour le maintien de la focalisation des préférences sexuelles sur ce type de phrases chez certaines espèces, qu'il y ait ou non des bénéfices directs ou indirects supplémentaires associés. Le biais pré-existant aux trilles pourrait avoir favorisé la focalisation sur des trilles d'un type particulier (surtout de type A) ayant valeur d'indice fiable de capacités singulières de l'émetteur. Une des composantes sélectives, la composante sexuelle, pourrait avoir été source de déplacement du compromis.

Je continue à penser, cependant, comme en 1998, que ces signaux particuliers n'ont pas une valeur arbitraire.

Ils sont certainement des indices fiables de certaines capacités spécifiques et surtout individuelles. Cette fiabilité est donc garante de divers bénéfices potentiels pour la femelle par voies de sélections directe et indirecte. C'est **Amotz Zahavi** qui, le premier, a proposé une théorie de sélection sexuelle du signal susceptible de rendre compte de cette fiabilité, théorie initialement formulée comme 'théorie du handicap' (1975). Cette théorie visait à expliquer les préférences des femelles de diverses espèces pour des caractères phénotypiques «démésurés» (au sens de Darwin, 1871) des mâles. Contrairement à l'hypothèse de Darwin (bien que très attractifs, les mâles porteurs de ces traits ont une faible viabilité), l'hypothèse de Zahavi était que ces signaux 'caricaturaux' très stimulants sont fortement corrélés à d'autres aptitudes du mâle, le tout témoignant d'une excellente constitution génétique transmissible (partiellement, au moins) à la progéniture.

Ultérieurement, **Zahavi (1977, 1987)** a proposé la notion plus générale de sélection de « signaux honnêtes ». Ces signaux honnêtes sont des traits phénotypiques peu communs donnant au récepteur une information fiable sur certaines caractéristiques phénotypiques ou génotypiques associées de l'émetteur. Le signal n'est 'honnête' que s'il ne peut être correctement imité par des 'bluffeurs' et ceci implique que le signal ait un coût important pour l'émetteur, coût que seuls certains émetteurs peuvent assumer. Pour Zahavi et ses émules, la préférence est avant tout corrélée avec la viabilité du mâle d'ordre génétique. Différentes pressions évolutives favorisent certaines constitutions génétiques des mâles et par voie de conséquence, c'est-à-dire indirectement, la préférence. Cependant des acceptions restrictives de la théorie de Zahavi ont été proposées: La notion de 'marqueurs de bonne constitution génétique globale' proposée par Zahavi a été relativisée par **Hamilton & Zuk (1982)**. Selon ces auteurs, la sélection sexuelle s'est plus particulièrement focalisée sur des marqueurs phénotypiques de résistance à des parasites susceptibles d'altérer la vitalité des individus-hôtes. Cette hypothèse a été vérifiée depuis chez différentes espèces mais pas, à notre connaissance, pour des

phénotypes acoustiques. Cette acception de la théorie de Zahavi est très restrictive car elle se fonde sur la notion de coévolution hôte-parasite, sous le contrôle d'un nombre limité de gènes. Cette coévolution peut être très rapide (de l'ordre de quelques dizaines d'années- **Combes 1995**) car de nouvelles formes parasitaires apparaissent très fréquemment. Donc, selon Hamilton et Zuk, la sélection sexuelle ne pourrait être basée que sur des marqueurs de résistance à des parasites 'contemporains', garantie importante de l'adaptabilité d'une partie du génome de l'hôte à des 'défis' parasitaires renouvelés. Une telle acception, par trop restrictive selon moi est cependant intéressante dans la perspective qui est la nôtre car elle présuppose qu'il ne peut y avoir un 'marqueur honnête global' pour chaque organisme, basé sur la résultante des expressions conjuguées d'un très grand nombre de gènes. Ce serait faire fi des 'égoïsmes génétiques' postulés par Dawkins et vérifiés depuis chez divers organismes (**Dawkins 1996 ; Ameisen 2003**).

Un courant plus récent suggère l'influence de contraintes à la mise en forme, au développement et, par voie de conséquence aux fonctionnalités de certains systèmes de chaque organisme, sous dépendance d'un ensemble restreint de gènes et du contexte susceptible d'affecter leur expression. Ce courant s'appuie sur les découvertes les plus récentes des généticiens et des biologistes du développement (voir par ex. **Duboule 1994, Hérault & Duboule 1998, Ameisen 2003 & 2014**). Selon certains tenants de ce courant, des corrélats de l'expression de chaque groupe discret de gènes pourraient être des indicateurs fiables des fonctionnalités du système mis en place. C'est dans ce courant que se situent les hypothèses de contraintes motrices particulières sur l'évolution des signaux acoustiques du chant (**Nowicki et al. 1992, Westneat et al. 1993, Podos 1996 & 1997; Podos et al 2004 ; Goller & Suthers 1997 ; Wilson et al 2014**). Nous avons présenté ces hypothèses (cf supra) qui sont fondamentalement basées sur des interprétations proximales, tout comme les modèles de biais pré-existants. **Pour tester ces hypothèses il est nécessaire de confronter les capacités motrices requises chez l'émetteur pour la production de certains signaux ainsi que le coût probable de ces signaux à la valeur de ces signaux pour le récepteur.** Le grand intérêt est qu'il n'y a pas de passage obligé par le milieu et par

des considérations phylogénétiques, ce qui est particulièrement adapté aux souches domestiques.

Nos interprétations proximales nous ont permis de suggérer que seuls certains paramètres des chants de canaris pouvaient être révélateurs de limitations motrices chez les émetteurs. Ce sont précisément des signaux basés sur des paramètres similaires qui sont limitants chez d'autres espèces. Il n'est certainement pas anodin que les préférences les plus nettes se manifestent pour ces signaux et il était par conséquent très vraisemblable que ces signaux étaient des indices fiables de capacités spéciales de l'émetteur. **Nos travaux des années 2000 nous ont permis de le vérifier.**

En l'état actuel de nos connaissances, la théorie du signal honnête me paraît donc la plus appropriée pour expliquer les préférences pour les phrases « sexy ». Les femelles canaris, comme les femelles d'autres espèces d'oscines, se fondent certainement sur des 'marqueurs de limites motrices respiro-phonatoires' pour évaluer avec fiabilité certaines qualités de l'émetteur. Ces signaux n'ont donc pas une nature essentiellement arbitraire, contrairement à ce que proposait Fisher. De ce fait, les femelles sont certainement susceptibles de recueillir certains bénéfices directs autres que liés à la simple sélection du partenaire sexuel et des bénéfices indirects pour leur progéniture. **Mais, pour autant, ces signaux sont - ils forcément des indices de 'bonne constitution génétique globale'** et par conséquent de forte viabilité du mâle ou ont-ils une valeur plus restrictive? Il est difficile de le démontrer chez une espèce domestiquée de longue date comme le canari. Certains auteurs observant les espèces en nature le pensent et on retrouve souvent dans les articles scientifiques la notion de 'male quality' couramment utilisée par les anglo-saxons (**voir par ex. Lampe & Espmark 1994 ; Catchpole 1996**).

La notion d'honnêteté du signal n'exclut nullement, par ailleurs, le passage par une étape évolutive des préférences à partir de biais pré-existants pour des signaux plus simples à produire (par ex. certains types de trilles à tempos et empanns fréquentiels moyens, certaines complexités syllabiques certaines modulations de fréquence ...).

Darwin ne voyait pas de difficulté à supposer qu'un caractère

phénotypique finisse par se trouver en corrélation avec un autre, même s'il s'agissait de la stérilité de certains membres de communautés d'insectes. Cependant, ses conceptions fondamentalement gradualistes l'amenaient à s'interroger sur le foisonnement de corrélations dans le monde vivant. Selon lui (1859) «La vraie difficulté est d'expliquer comment la sélection naturelle a pu accumuler de semblables modifications corrélatives». Nous savons depuis peu, grâce aux travaux de généticiens et d'embryologistes du développement, que la multifonctionnalité de certains gènes, comme les gènes architectes ou 'homéogènes' (Hox) restreint sévèrement la capacité d'une structure isolée à évoluer en dehors du contexte global auquel elle appartient (Hérault & Duboule 1998 ; Ameisen 2003 & 2014). L'interdépendance génétique sous-tendant l'organisation de systèmes entiers ne permet à l'organisme de produire qu'un nombre restreint d'innovations morphologiques et fonctionnelles. Des 'modifications corrélatives' peuvent donc être liées aux conséquences de certaines interdépendances génétiques lors des phases précoces du développement.

Les indices phénotypiques de ces corrélations peuvent être très robustes et très fiables. Cependant, s'ils peuvent témoigner valablement de certaines caractéristiques morphologiques et fonctionnelles au niveau de systèmes entiers (par ex. respiratoire et phonatoire), ils sont certainement de piètres Indicateurs d'autres processus de développement s'étant déroulés chez le même organisme sous dépendance d'autres gènes multifonctionnels.

Une interprétation restrictive de la théorie du signal honnête me paraît donc toujours tout à fait adaptée au cas du canari, à condition de faire appel à un mode de sélection sexuelle (Darwinienne par excellence): la sélection directionnelle. L'idée de l'adaptabilité à des 'conditions complexes' a amené Darwin à proposer un mode de sélection phénotypique similaire à la 'sélection de seuil' habituellement utilisée dans les élevages d'animaux. Ce type de sélection a été appelé 'sélection directionnelle' par Mather (1953). Seuls les individus ayant une valeur phénotypique supérieure à un point seuil sont sélectionnés. Il est actuellement admis que ce type de sélection est assez rare, le meilleur exemple authentifié étant celui du mélanisme industriel chez les

lépidoptères. Or, il est très probable que les préférences des femelles canaris, en particulier pour les seuls tempos syllabiques les plus élevés des trilles, s'appuient sur ce modèle (**Vallet 1998 a**).

Comme l'exprime **Kimura (1983)**: «La sélection directionnelle doit principalement se limiter au cas où une espèce est placée en face d'un nouveau défi de l'environnement». Or, des défis environnementaux importants peuvent s'exercer localement sur de courtes périodes et influencer significativement sur des phénotypes: un auteur a recensé plus de 100 études décrivant les mécanismes de la sélection naturelle à l'échelle de générations (**Endler 1986 in Grant 1997**). Un exemple très illustratif est celui de l'évolution phénotypique importante de l'épaisseur du bec observable sur 10 ans chez différentes espèces de pinsons dits 'de Darwin', du genre *Geospiza* aux îles Galapagos, sous l'effet de modifications climatiques saisonnières (**Grant 1986 & 1997**). Selon **Nowicki et al. (1992)** des changements évolutifs de ce type, favorables à la survie des individus en périodes de sécheresses, pourraient devenir limitants pour certaines vocalisations. C'est une des interprétations possibles des limitations singulières des performances vocales chez le genre *Geospiza* par rapport à d'autres genres d'embérizidés (**Podós 1997**). Si des événements environnementaux, même peu probables, sont susceptibles d'exercer une pression sélective drastique sur des caractères phénotypiques particuliers en très peu de temps, il est concevable que des mécanismes de discrimination subtile visant l'optimisation du choix des femelles se soient développés et maintenus au fil des générations. Ces mécanismes de discrimination, peu utiles en périodes fastes pour la reproduction et la vitalité de la progéniture peuvent s'avérer cruciaux l'année suivante ou plusieurs générations plus tard. Les préférences marquées des femelles canaris pour des combinaisons de phénotypes vocaux rares et sous-tendues par de fortes limitations motrices (cf supra) pourraient donc apporter des bénéfices directs et indirects. Les bénéfices directs essentiels seraient obtenus lors de la phase de sélection du partenaire, en particulier pour des relations durables ('conjugales') conditionnant la transmission orale des signaux et plus généralement lors de l'exploitation des ressources alimentaires. Plusieurs types de bénéfices indirects pourraient être escomptés, notamment la transmission à la progéniture de certaines

qualités génétiques liées aux signaux honnêtes et la transmission de ces indices par voie d'apprentissage acoustique, d'où affinement des modèles sexuels chez les jeunes pour la production du chant ou l'établissement de préférences à l'âge adulte.

L'intérêt des femelles pour ces signaux particuliers témoignerait d'un mode de sélection sexuelle directionnel. Le 'désir' du récepteur reflèterait une 'anticipation Darwinienne' basée sur des mécanismes précâblés. Ce désir ne trouverait sa validation que dans des conditions environnementales éprouvantes pour l'émetteur.

Ce que nous apprend la recherche de virtuosité chez les musiciens humains :

Comme l'exprime remarquablement **Antoine Hennion (2011)** : « La virtuosité est au cœur de l'interprétation musicale, mais elle a un statut ambivalent. Elle est à la fois le comble de l'art et une tentation dangereuse ». Selon cet auteur, la performance musicale renvoie à une attraction lointaine , une tentation dangereuse, une injonction impossible dont, tout en tendant vers elle, on sait qu'il faut se méfier. **Don divin ou prouesse diabolique, comble de l'art ou perversion séductrice de l'illusionniste ???**

Le pianiste Art Tatum a participé au début des années 1930 à de nombreux « cutting contests », ces duels que se lancent les instrumentistes et en sortait vainqueur chaque fois (**Francis & Schwarz, 2009a**). **Un soir où il assistait à une prestation de Fats Waller (Francis & Schwarz, 2009a et b), celui-ci aurait déclaré : « Ce soir, Dieu est parmi nous ».** Le plus souvent, la plupart des musiciens sont morts de trac et acceptent difficilement de se mesurer à lui. On comprend la peur de ces musiciens, sachant qu'en 1949, sur « I know that you know », thème au tempo original très enlevé, Art Tatum amène la virtuosité à « l'effarante

fréquence » de près de mille notes à la minute !!!! (**francis & Schwarz, 2009a**). Notons au passage que ce tempo est proche du tempo syllabique requis pour obtenir des réponses sexuelles claires chez les femelles de nos canaris (15 syllabes complexes par seconde minimum). Notons aussi que ces « cutting contests » rappellent la recherche des « overlappings » chez les mâles d'oiseaux chanteurs (**Leboucher & Pallot 2004 ; Amy et al 2008 ; Amy & Leboucher 2009 ; Leboucher et al 2012**). Mais les overlappings ne sont pas la seule manière de réagir chez les oiseaux chanteurs à un signal témoin de virtuosité : Nous avons démontré que la réponse la plus fiable des mâles canaris, à l'écoute de phrases « sexy » et non à l'écoute d'autres phrases, est l'arrêt total d'émission de cris (**Parisot et al 2002**), contrairement aux réponses des femelles, dont la tendance à émettre des vocalisations diverses augmente de manière significative (**Nagle et al, 2002 ; Amy et al 2015**). De là à dire que les mâles sont morts de trac à l'écoute de leurs congénères utilisant pleinement leurs capacités virtuoses dans les domaines fréquentiel et temporel et hésitent à se mesurer à eux !!! Nos données des années 2000 à 2015 le suggèrent (**Vallet, Parisot & Bouillet, données non publiées**).

La fascination que peuvent avoir certains artistes très habiles pour des « compétiteurs potentiels » est très bien exprimée par le pianiste G. Cziffra face à un élève de sa classe : « je ne voyais en lui qu'un rival. Sa virtuosité instrumentale, l'aisance, l'apparente facilité avec laquelle il se jouait des embûches techniques que nous tous peinions à exécuter correctement, me rendaient malade d'admiration. Sa maîtrise me paraissait tellement fascinante que j'en oubliais d'observer la finesse musicale et le goût irréprochable de ses interprétations » (**Laborde, 2011**). Aisance, apparente facilité..... Nous y sommes. Ce qui est forcément coûteux (« costly » pour les auteurs anglo-saxons) pour la plupart des individus, ne l'est pas chez eux. Ainsi, s'ils s'affranchissent des contraintes s'exprimant irrémédiablement chez les autres, c'est forcément parce qu'une inspiration externe s'impose !!! Dieu sera de retour à la fin des années 1960 lorsque les murs se couvriront des graffitis « Eric Clapton is God ». Mais Dieu n'est pas seul en cause !!!

Le Diabole apporte sa contribution. Il suffit de voir un interprète orfèvre jouer la Méphisto-Valse ou le grand galop chromatique de Franz Liszt. C'est par exemple le cas de G. Cziffra dont la virtuosité a été comparée à une « sorcellerie manuelle » ou à une « virtuosité technique diabolique » ([Laborde, 2011](#)).

Liszt lui-même était souvent comparé à un mi-homme, mi-démon au piano.

Les trilles de Tartini et de Paganini semblaient inspirés par le Diable. N'a-t-on pas dit de Jasha Heifetz que son violon était diabolique et qu'on le conjurait de faire une fausse note afin de ne pas éveiller la colère des dieux ? Ceci nous rappelle la précision avec laquelle les alternances de notes complexes doivent être exécutées à des tempos débridés par le mâle canari séducteur ([Voir les figures dans Suthers et al 2012](#)). Cette précision révèle chez cette espèce d'oiseau chanteur les influences hormonales centrales et périphériques, puisqu'on ne trouve jamais ces précisions chez des femelles de cette souche chantant spontanément ([Vallet et al 1996](#)).

Le guitariste Al di Meola a interprété quelques « Race with the Devil » très inspirés. L'album « Friday night in San Francisco » donne quelques exemples de ce qu'il pouvait, en duo avec John Mc Laughling et surtout Paco de Lucia produire sur ce registre.

On pouvait aussi, avec le guitariste Rory Gallagher (Irish Tour 1974) marcher sur des charbons ardents (« Walk on hot coals ») et à la fin de ce titre retrouver des tempos proches des syllabes « sexy » de nos mâles canaris (environ 14 /s). Bien sûr, Jeff Beck et Mark Knopfler ne sont pas en reste..... Ne seraient-ce pas aussi des chants d'oiseaux « enchanteurs » qui sont suggérés par la flûte traversière de Ian Andersson en compagnie de son groupe Jethro Tull grâce au titre « the Whistler » ????

Ces allusions à des influences divines ou diaboliques pour donner une étiquette émotionnelle à des œuvres dont la caractéristique majeure peut être la virtuosité dans le domaine temporel et dans le domaine fréquentiel suggèrent que le producteur comme les récepteurs humains possèdent des capacités singulières d'exprimer et/ ou de ressentir des facultés « hors

norme » sur le registre musical. Et ce « hors norme » est certainement lié au fait que le producteur exprime une aisance (comme l'a si bien exprimé G. Cziffra) qui paraît « déplacée ». Comme cette aisance est cependant fondamentale !!! Comment récupérer cette aisance perdue après lésions difficilement réversibles. Cziffra a su ce que cela représentait (**Laborde, 2011**). Nos mâles canaris après opération unilatérale ne produisent plus les mêmes vocalisations (**Suthers et al 2004 & 2012**). Les femelles ne s'y trompent pas (**Knight, 2012**). Le « cheating » est interdit !!!

La focalisation sur l'aisance de l'exécution individuelle, y compris dans les passages les plus difficiles, est retrouvée chez les joueurs des « steelbands » en compétitions perpétuelles (**Helmlinger, 2011**).

De plus, comme l'exprime **A. Hennion (2011)**, une contrainte pèse fortement sur la félicité de ces séquences de virtuosité époustouflante, comme sur la réussite d'une brillante improvisation : le fait qu'elles ne peuvent avancer qu'un peu masquées, parce qu'elles ne font pleinement leur effet que si elles semblent surgir de l'instant. Si « elles sentent trop la sueur », si elles font trop préparées, elles perdent aussitôt leur charme..... Encore et toujours l'aisance Ici encore, la comparaison avec les productions vocales d'oiseaux ayant des répertoires syllabiques importants est illustrative. Les chants où l'on retrouve ces phrases « sexy » chez le canari sont, somme toute, peu nombreux, si l'on ramène cette production à la totalité des productions vocales. On peut évoquer, à ce propos un mécanisme 'anti-habituat' très efficace chez le récepteur attentif, clairement mis en évidence chez notre souche, à la seule condition que les séquences les plus réactogènes soient produites **après les autres**, sinon le récepteur répond comme un individu incapable de discrimination (**Kreuzer et al 1994**). Pourrait on dire que dans ce dernier cas, ces séquences réactogènes font « perdre leur charme » aux autres ? Très dangereux pour un mâle qui veut bénéficier d'une démonstration d'utilisation rationnelle de la diversité syllabique à des fins inter-sexuelles, en particulier.

L'imagerie médicale nous renseigne depuis une dizaine d'années sur les zones cérébrales activées préférentiellement chez des humains musiciens ou mélomanes à l'écoute d'un morceau particulier de musique ([Lemarquis, 2013](#)). Deux tiers des pianistes dont le cerveau a été exploré récemment par IRM présentent un lobe temporal GAUCHE prédominant et privilégient la virtuosité et les rythmes complexes. Le tiers restant, plus attaché aux timbres, préfère les morceaux plus lents, les mélodies plus subtiles et les ambiances impressionnistes. Nous sommes, fort heureusement, loin du monde bipolaire (« grand musicien » versus « virtuose ») dont furent victimes Glenn Gould et Georges Cziffra ([Laborde, 2011](#)).

Hervé PLATEL, à Caen, a présenté en 1997 une étude grâce à une technique d'imagerie, la TEP. Cette étude montre que la détection du changement de rythme est plutôt le fait de l'hémisphère GAUCHE (aire de Broca et Insula), tandis que la discrimination des timbres est le plus souvent le fait de l'hémisphère DROIT (régions frontales). Les travaux menés par Isabelle PERETZ et son équipe (université Mc Gill, Montréal) depuis 1990, permettent désormais d'affiner les connaissances sur les fondements neuronaux spécifiques de tel ou tel type de discriminations auditives permettant d'échapper aux « amusies ». Bien évidemment, c'est l'étude de ces pathologies qui permet d'en savoir plus sur les corrélats neurobiologiques des perceptions de paramètres spécifiques ([Peretz et al in Sacks 2009 & Lemarquis 2013](#)). Clairement, les altérations du sens de la **mélodie** vont généralement de pair avec des **lésions de l'hémisphère droit**. Ce qui explique les Agnosies tonales observées, les sujets comprenant le sens d'un discours (grâce aux régions « langagières » du Planum temporale de l'hémisphère gauche) mais ne percevant pas la Prosodie (l'enveloppe mélodique du discours) permettant au producteur d'exprimer l'évolution temporelle de ses émotions sur un nuancier émotionnel subtil. Un exemple très illustratif de ce type de pathologie est présenté par Oliver Sacks ([1988- Le discours du Président](#)).

Par contre, la représentation du **rythme** est plus diffuse et par voie de conséquence moins fragile. Elle dépend de l'hémisphère gauche, certes,

mais aussi de nombreux systèmes sous corticaux et du **cervelet**, qui, on le sait, s'est beaucoup développé chez les vertébrés supérieurs (oiseaux et mammifères). Il est très impliqué dans la coordination des mouvements volontaires chez les primates et certainement pour le vol chez les oiseaux. Son activité est très mal connue lors de la production du chant chez les oiseaux et mériterait une attention toute particulière dans les années à venir si l'on parvient à cerner par IRM les zones impliquées lors de productions du type « phrases sexy ». En effet, **il est clair que chez les humains, cette structure est certainement très impliquée pour le contrôle précis du 'timing' moteur à des échelles de temps très courtes (de l'ordre de la milliseconde)**, de la synchronisation motrice et de la planification temporelle à ces échelles courtes (**Ivry & Spencer, 2004 ; Buhusi & Meck, 2005**). D'autres structures comme les ganglions de la base et les aires prémotrices et motrices supplémentaires (SMA) seraient impliquées pour le 'timing' à des échelles de temps plus longues, de l'ordre de la seconde ([voir Zatorre et al 2007 pour une revue de questions très complète](#)).

Comme l'expriment ces auteurs, chez l'humain, contrairement à la plupart des autres activités sensori- motrices, la musique requiert un séquençage temporel précis de plusieurs interventions organisées de manière hiérarchique ainsi que le contrôle précis des intervalles fréquentiels , grâce aux différents types d' effecteurs impliqués au premier chef pour la production des sons sur chaque instrument.

Une dextérité exceptionnelle dans le domaine temporel peut être assurée par divers instruments comme la guitare (exemple : les 'trémolos' de Recuerdos de la Alhambra du compositeur Francisco Tarrega et plusieurs œuvres de Pablo de Sarasate), le violon (exemple : les six sonates opus 27 d'Eugène Isayé dédiées à six grands violonistes), le vibraphone dont la technique de frappe à Quatre maillets diffusée par Gary Burton a fait merveille durant ces 40 dernières années

Si l'on tient compte des observations effectuées récemment par les spécialistes tels que ceux et celles de l'Université Mc Gill de Montréal, en particulier, l'intégration de données sur les amusies et la neuro-imagerie du 'timing' perceptuel et moteur permettront désormais d'obtenir des

modèles fiables montrant les contributions des structures sous corticales pour le séquençage temporel dans le domaine musical.

Ceci doit interpeller les éthologistes car nos expériences (**Suthers et al 2012**) démontrent que le timing temporel très subtil et les coordinations très rapides de différentes régions cérébrales et périphériques sont impliqués pour les préférences sexuelles très claires des femelles.

Sur le thème du « sens du rythme » **et des répartitions des tâches au niveau cérébral**, voici le témoignage d'un patient et ami que rapporte **Oliver Sacks** dans son ouvrage Musicophilia (**2009**) : « Mon excellent sens du rythme ne m'empêche pas d'être presque totalement amusical en un autre sens ; En ce qui me concerne, l'élément manquant consiste dans la capacité d'entendre les relations entre les notes et donc d'être auditivement sensible à leurs interactions et à leurs entrelacs Si, par exemple, n'importe quelle suite de notes que vous viendriez de jouer montait, descendait puis remontait ou le contraire. Si curieux que cela paraisse, j'ai un sens assez bon de la mélodie ou une assez bonne mémoire mélodique, plutôt.... Mais je serais incapable de préciser si tel ou tel trille mélodique de mon fredonnement monte ou descend – et c'est ainsi depuis toujours.

Isabelle PERETZ considère qu'il existe un « système de reconnaissance musical ». Selon cette chercheuse :

- **1) L'enveloppe, le contour de la mélodie sont décodés dans l'hémisphère DROIT, de même que la PROSODIE langagière.**
- **2) L'intervalle entre les hauteurs des notes est reconnu à GAUCHE. Les musiciens professionnels optent préférentiellement pour cette voie, contrairement aux amateurs.**

On peut cependant suggérer que des capacités transmises par phylogenèse ont favorisé l'utilisation de l'hémisphère droit chez les hominidés pour des communications vocales à partir de la mélodie, bases de protolangages (**Lenti Boero, 2015 pour une revue de questions**). Des enfants perçoivent la prosodie, même en dormant. Des recueils conséquents de

données suggèrent que des coévolutions entre receveur et émetteur peuvent expliquer les discriminations basées sur les fréquences et ceci avant même l'expression langagière chez l'enfant (**Lenti Boero, 2015**).

De plus, l'apprentissage précoce d'une pratique d'un instrument entraîne des réorganisations bilatérales au niveau de la partie supérieure des lobes TEMPORAUX, permettant des discriminations fréquentielles plus fines (**Lemarquis 2013**). Ceci a été démontré récemment par IRM fonctionnelle. Les GAINES de MYELINE se développent aussi sous l'influence de la pratique d'un instrument (par exemple celles des voies pyramidales pour la motricité volontaire, les fibres du corps calleux qui permettent les « dialogues » interhémisphériques et même les fibres intra-hémisphériques du faisceau arqué qui relie l'aire de BROCA à l'aire de Wernike pour la fonction langagière).

De plus, dès 1977, grâce à la méthode dichotique, des travaux ont démontré que les hauteurs des notes entendues par l'oreille gauche étaient mieux perçues (traitement par l'hémisphère DROIT, qui a, on le sait maintenant, le « goût » des mélodies). Très récemment (**Güntürkün et al 2015**), des spécialistes des **langues sifflées** (plus de 40 types de langues sifflées dans le monde, certaines utilisées par les berbères et, probablement, d'autres ethnies en Afrique du Nord bien longtemps avant JC) ont étudié par une méthode dichotique la perception de syllabes sifflées ou parlées par l'oreille gauche (destination hémisphère droit) ou par l'oreille droite (destination hémisphère gauche) de 31 siffleurs turcs. Les chercheurs retrouvent la **prééminence de l'hémisphère gauche pour la reconnaissance des syllabes parlées**, comme chez la plupart des individus utilisant une langue tonale ou atonale ou bien la langue des signes. **Résultat original, cependant : la latéralisation disparaît pour les syllabes sifflées.**

Ceci permet d'insister sur la nécessité, dans le cas de ce langage sifflé à minima, du **dialogue inter hémisphérique rapide pour associer la prosodie aux syllabes prononcées**. Ce dialogue inter-hémisphérique rapide décrit depuis plusieurs années par des spécialistes des productions vocales, notamment chez les oiseaux (**Schmidt 2008**) est **impérativement requis pour l'émission des syllabes bipartites**

(basées sur un phénomène de « two-voice ») composant les trilles « sexy » de nos mâles canaris (Suthers et al 2012).

Chez les humains, des recherches expérimentales menées par des ethnomusicologues ont permis de mieux comprendre les modes de production du chant diphonique des bergers de l'Altai (Tran Quang Hai & Zemp 1991 ; Tran Quang Hai 1994). Différentes ethnies utilisent des stratégies vocales diverses pour obtenir un effet de « two voice », c'est le cas du chant diphonique très bien décrit, pratiqué et enseigné par l'ethnomusicologue Tran Quang Hai. Ce type de production diphonique du chant, associé au « circular breathing » des musiciens est retrouvé chez des oiseaux chanteurs virtuoses dont les productions vocales ont interpellé Greenwalt (1968 & 1969). 30 ans plus tard, les mécanismes intimes bilatéraux étaient clairement démontrés (Suthers & Goller 1997 ; Suthers et al 1999).

Si certaines langues sifflées des humains peuvent être assimilées dans un avenir proche à des « proto-langages » (il faut être prudent dans ce domaine), elles peuvent peut-être aussi avoir eu des avantages comparables à certaines vocalisations de diverses espèces d'oiseaux chanteurs de type « two voice » (Suthers 1997 ; Suthers & Goller 1997): mobiliser les deux hémisphères pour élargir le spectre des compétences motrices chez l'émetteur et permettre une stimulation bilatérale susceptible d'éveiller l'attention des destinataires et peut-être même de susciter des réponses émotionnelles à valences différentes à droite et à gauche de l'encéphale (hypothèse proposée par « Bud » Craig in Handbook of emotions , 2010, Chapitre 16). Comme le soulignent Earp & Maney (2012), le chant des oiseaux et la musique produite par les humains génèrent des réponses chez le receveur dans des régions cérébrales interconnectées impliquées au premier chef dans les régulations des émotions. Ces régions sont certainement sur des circuits très anciens, d'un point de vue phylogénétique. Chez les oiseaux chanteurs ces régulations émotionnelles sont en partie au service de la reproduction, a minima au service de la séduction.

Par ailleurs, des données récentes tendent à démontrer que l'apprentissage du chant chez les oiseaux mobilise de manière différentielle des circuits

neuronaux gauches et droits et cet apprentissage est fondamental chez la plupart des espèces (**Moorman & Nicol 2015**). On sait, grâce aux données pathologiques et à l'imagerie médicale que chez l'humain la régulation des émotions est très latéralisée. Il est donc probable que certains apprentissages des oiseaux chanteurs soient affectés par une latéralisation des régulations émotionnelles.

Si les investigations neurobiologiques s'orientent généralement vers les zones les plus récentes du cerveau humain, comprenant des régions de néocortex cérébral, il n'en demeure pas moins que, comme l'a proposé Robert Zajonc, dans bien des cas « les préférences n'ont pas besoin d'inférences » et des circuits sous-corticaux « archaïques », du type « **thalamo-amygdalien** » peuvent assurer très rapidement une réponse émotionnelle assez discriminative (les « low roads » mises en évidence par Joseph Ledoux- **Ledoux 2005 ; Ledoux & A. Phelps 2010**). Ces low roads sont en prise directe sur l'hypothalamus et l'hypophyse, ainsi que sur les circuiteries « hédoniques » génératrices de plaisir (**Vincent 2009 & 2015**). Les endorphines impliquées sur ces circuiteries hédoniques sont clairement nécessaires pour la manifestation de frissons générés en réponse à des stimuli émotionnels. Si l'on administre de la naloxone (antagoniste des opiacés et de la morphine) à des musiciens, ces frissons disparaissent. Or, ces frissons sont très impliqués pour l'évaluation du ressenti émotionnel par le sujet. Les débits sanguins cérébraux au niveau de ces circuiteries « hédoniques » augmentent de manière significative chez des musiciens écoutant une œuvre musicale très appréciée (en particulier le 3^{ème} concerto pour piano de Rachmaninoff) et, simultanément, ces musiciens ressentent des frissons (**Lemarquis 2013**).

Déjà **Berlioz** insistait sur sa réaction émotionnelle **inconsciente** à l'écoute de certaines œuvres qu'il appréciait beaucoup: « Tout mon être semble entrer en vibration, c'est d'abord un plaisir délicieux où le raisonnement n'entre pour rien, l'habitude de l'analyse vient ensuite d'elle-même faire naître l'admiration, l'émotion croissant en raison directe de l'énergie ou de la grandeur des idées de l'auteur produit une agitation étrange dans la circulation du sang ; mes artères battent avec violence un tremblement de tous les membres, un engourdissement total des

pieds et des mains, une paralysie partielle des nerfs, de la vision et de l'audition, vertige, demi-évanouissement. ».

Il est donc clair depuis longtemps que des démonstrations de virtuosité chez les musiciens humains et en particulier des chanteurs, sont avant tout au service de la séduction du public . **Des réponses somatiques ou viscérales d'origine émotionnelle ont été signalées depuis longtemps à l'écoute de vocalisations particulières** ou d'extraits musicaux particuliers. Il suffit de lire les témoignages concernant les « orgasmes musicaux » en réponse à la virtuosité de certains chanteurs (le castrat Farinelli, le « Maestro orgasmo » gaetano Donizetti, Franck Sinatra, Tino Rossi (voir [Lemarquis 2013](#) pour plus de détails).

- Ces différentes données peuvent donc suffire à convaincre le lecteur que notre modèle oiseau peut être sérieusement rapproché du modèle humain, car la notion de 'dialogue inter-hémisphérique' s'impose chez ces vertébrés supérieurs pour assurer des communications clairement révélatrices de virtuosité. Dans quel but ? Nous commençons à le comprendre chez les oiseaux chanteurs en abordant l'efficacité des communications inter-sexuelles, parce que nous pouvons désormais poser la question aux oiseaux eux-mêmes en nous basant sur des réponses non ambiguës et ne pas nous contenter d'une interprétation humaine basée sur des hypothèses hautement spéculatives. La tentation de la séduction est, en tout cas, manifeste chez les musiciens humains comme chez les oiseaux. **La recherche de dépassement des limites est certainement un point commun. La valeur adaptative de cette recherche a probablement été, elle aussi, un point commun chez des individus soumis à une pression environnementale très forte.** Ceci a probablement alimenté la sélection directionnelle pour des signaux très singuliers et non pour d'autres signaux acoustiques qui n'apportent pas toutes les informations fiables.

Conclusion

Les données récentes concernant les productions musicales virtuoses et les réactions émotionnelles chez les humains au niveau central et au niveau périphérique ne sont pas sans évoquer des analogies avec la recherche d'émission d'ensembles de paramètres acoustiques évoquant de manière fiable, peu ambiguë, les capacités ou habiletés motrices particulières (« motor skills » des anglo-saxons) de l'émetteur.

Nous retrouvons les **compétences basées sur des coordinations bilatérales rapides** permettant l'exploitation efficace des « talents » hémisphériques particuliers (au sens du neuropsychologue M. Gazzaniga). **Certains de ces « talents » sont communs aux oiseaux chanteurs et aux humains** : L'exploitation d'un grand empan fréquentiel, incluant des sons aigus, à partir de l'Hémisphère Droit, impliqué chez l'humain pour la gestion fine de la Prosodie, et un « partage des tâches » dans le domaine fréquentiel, impliquant des dialogues interhémisphériques rapides. La gestion des rythmes, des tempos, de préférence à partir de l'hémisphère gauche en relation étroite avec des régions plus archaïques de l'encéphale, au sein du tronc cérébral et probablement du cervelet.

Chez les femelles d'oiseaux chanteurs réceptrices, des dispositifs basés sur des gènes dont l'expression est spécifiquement modulée à partir de signaux ayant une valeur de communication intersexuelle très forte et non sur d'autres signaux émis par le même émetteur lors de la production de chants complexes, présentant pourtant une grande diversité syllabique. Ces dispositifs sont trouvés au sein même des régions auditives secondaires, peut-être en prise rapide sur des régions motrices, par le biais de circuiteries émotionnelles courtes impliquant l'expression de gènes particuliers comme les « Immediate Early Genes » à l'origine de l'activation des voies « hédoniques » méso-limbiques très proches de celles que l'on retrouve chez les mammifères. 5 paramètres « incontournables » sont requis. Si ces 5 paramètres apparaissent de manière concomitante durant un peu plus d'une seconde, ces dispositifs vont déclarer le signal « sincère », excluant le « cheating », révélateur de coordinations motrices indispensables au maintien de la vitalité de l'individu à moyen terme, en

particulier dans des conditions environnementales éprouvantes, susceptibles de placer l'individu en recherche « de dépassement de ses limites ». Ces dispositifs vont déclencher très rapidement des réponses motrices somatiques et végétatives non ambiguës : le frisson, la tachycardie, la sudation émotionnelle chez les humains, les vibrations alaires et les mobilisations de la tête et de la queue chez les femelles d'oiseaux en CSD. On observe clairement une résistance à l'habituation chez les femelles d'oiseaux qui permettra le maintien de ces réponses sélectives durant la période favorable aux accouplements pour le choix définitif du partenaire. Ensuite, cette résistance à l'habituation pourrait être au service des 'extra-pair copulations' observées depuis plus de 25 ans chez des espèces prétendues monogames. Comme l'écrit **JD Vincent (2015)**, même les oiseaux d'espèces dites monogames sont bien volages Mais ceci est une autre histoire.

Pour conclure, notre présentation des données récentes sur le « cerveau musicien » des humains et nos comparaisons avec les acquis, récents eux aussi, sur les mécanismes intimes impliqués pour la détection et la production de messages fiables chez notre modèle d'oiseau chanteur tendent à suggérer que le « système de reconnaissance musical » humain proposé par Isabelle PERETZ pourrait bien avoir des racines phylogénétiques très profondes.... **Amis chercheurs, croyez bien que nos fidèles modèles et amis les oiseaux chanteurs n'ont pas encore sifflé l'heure de la récré...**

Remerciements

- **Je remercie tout d'abord Sébastien Derégnaucourt, professeur de Neurosciences et directeur du LECD de Paris Ouest Nanterre La Défense pour sa lecture attentive du document et pour ses suggestions ayant permis son enrichissement.**
- **Bien entendu, je remercie tous les chercheurs et chercheuses de divers champs disciplinaires qui considèrent que mon approche est digne d'intérêt, en particulier Pascal Mallet,**

professeur de psychologie du développement, membre du LECD de paris Ouest Nanterre La Défense.

- Je remercie Tran Quang Hai, ethnomusicologue, qui nous a très chaleureusement reçus, moi et mes étudiants de 5^{ème} année, ainsi que mon collègue Roderick Suthers pour échanger nos points de vue sur l'importance et la pratique des chants diphoniques ainsi que l'importance et les mécanismes de production du « two voice » chez les oiseaux chanteurs.
- Je remercie A. Helmlinger (Centre de Recherches en Ethno Musicologie de Paris Ouest Nanterre La Défense) qui a bien compris mon projet d'associer la virtuosité chez les oiseaux chanteurs et celle des musiciens et m'a rapidement conseillé la référence au numéro spécial des Ateliers d'Anthropologie 35/ 2011 : Virtuosité ou les sublimes aventures de la technique.

Bibliographie

- Allan SE & Suthers RA (1994): Lateralization and motor stereotypy of song production in the Brown-headed Cowbird (1994). J. Neurobiol. 25, 1154-1166.
- Ameisen JC (2003): La sculpture du vivant. Seuil, Sciences.
- Ameisen JC (2014): Dans la lumière et les ombres. Darwin et le bouleversement du monde. Seuil, Sciences.
- Amy M & Leboucher G (2009) : Effects of eavesdropping on subsequent signalling behaviours in male canaries. Ethology 115, 239-246.

- Amy M, Monbureau M, Durand C, Gomez D, Théry M, Leboucher G (2008): Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male-male interactions. *Animal Behaviour* 76: 971-982.
- Amy M, Salvin P, Naguib M, Leboucher G (2015): Female signalling to male song in the domestic canary (*Serinus canaria*) *Royal Society Open Science* 2: 140-196.
- Andersson MB (1994:) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Basolo AL(1995): Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* 249, 307-311.
- Becker PH (1982): The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In : *Acoustic Communication in Birds*. Vol 1. 213-252. New York Academic Press.
- Bouillet Ophélie (2013) : Plasticité individuelle: influence du statut social et de l'ontogenèse chez le canari domestique, *serinus canaria*. Thèse de doctorat en neurosciences. Paris Ouest Nanterre La Défense. *Direction : Eric Vallet*. Version électronique disponible sur le site « theses.fr ».
- Buhusi CV & Meck WH. (2005) What makes us tick ? Functional and neural mechanisms of interval timing. *Nature Rev. Neurosci.* 6, 755-765 (2005)
- Catchpole CK, Leisler B & Dittami J, 1986: Sexual differences in the response of captive great reed Warblers (*Acrocephalus paludicola*) in response to playback of different song structures. *Behaviour*, 108, 125-138.
- Catchpole CK (1996): Song and female choice: good genes and big brains? *TREE.* 9, 358-360.

- Catchpole CK & Slater PJB (2008) Bird song: Biological themes and variations. 2nd edition, Cambridge University Press : Cambridge.
- Chabout J, Sarkar A, Dunson DB & Jarvis E (2015): Male mice song syntax depends on social contexts and influences female preferences. *Front Behav Neurosci* 2015; 9: 76.
- Combes, C. (1995). Interactions durables : Ecologie et Evolution du Parasitisme. *Masson. Paris.*
- Craig AD ('Bud') (2010): Interoception and Emotion, Ch. 16, in: *Handbook of Emotions*. Eds.: Lewis, Haviland- Jones & Feldman Barrett. Third edition. Guilford.
- Dabelsteen T & Pedersen SB (1988) Do females blackbirds, *Turdus merula*, decode song in the same way as males? *Animal Behaviour* 36: 1858-1869
- Dabelsteen T & Pedersen SB(1992): Song features essential for species discrimination and behavior assessment by female blackbirds (*Turdus merula*). *Behaviour*. 121, 259-287.
- Dabelsteen T, McGregor PK, Holland J, Tobias JA & Pedersen SB (1997): The signal function of overlapping singing in male robins (*Erithacus rubecula*). *Animal Behaviour* 53: 249-256
- Darwin CR (1859): L'origine des espèces. *Réédition Flammarion, Paris, 1992.*
- Darwin CR (1871): The descent of man, and selection in relation to sex. London: John Murray. Volume 1. 1st edition
- Dawkins, R. (1996): Le gène égoïste, 2ème édition. *Traduction française. Odile Jacob, Opus.*
- Drews C (1993): The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125: 283-313

- Duboule D (1994): Guidebook to the homeobox genes. Oxford University Press.
- Earp SE & Maney D (2012): Birdsong: is it music to their ears? *Frontiers in evolutionary Neuroscience*. November 2012/Volume 4/ Article 14, 1-10.
- Endler J (1986): *Natural selection in the wild*. Princeton University Press.
- Endler JA (1992): Sensory drive: does sensory biology bias or constrain the direction of evolution? *Am. Nat.* 139, 1-3.
- Francis A & Schwarz J (2009): Fats Waller, the panic is on. *Le monde du jazz, le chant du monde*.
- Francis A & Schwarz J (2009): Art Tatum, tea for two. *Le monde du jazz, le chant du monde*.
- Goller F. & Suthers RA (1996): The role of syringeal muscles in controlling phonology of bird song. *J. Neurophysiol.* 76, 287-300.
- Grafen A (1990): Sexual selection unhandicapped by the Fisher Process. *J. Theor. Biol.* 144, 473-516.
- Grant A (1986): *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press.
- Grant A (1997): la sélection et les pinsons de Darwin. In : *L'évolution. Dossier Pour la science hors série*, 140-145.
- Greenewalt CH (1968): *Bird song: acoustics and physiology*. Smithsonian Inst. Press, Washington.
- Greenewalt CH (1969): How birds sing. *Scientific American* Nov 1969, 126-139.

- Guilford T & Dawkins MS (1991): Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Anim. Behav.* 42, 1-15.
- Güntürkün OM & Hahn C (2015): Whistled Turkish alters language asymmetries. *Current Biology*, vol. 25, issue 16, 706-708. (17 Août 2015).
- Hall ML, Kingma SA & Peters A (2013) Male songbird indicates body size with low-pitched advertising songs. *PLoS ONE* 8(2): e56717
- Hamilton WD & Zuk M(1982): heritable true fitness and bright birds : a role for parasites ? *Science* 218, 384-387.
- Hérault Y & Duboule D (1998): Comment se construisent les doigts ? In : *L'origine des formes. La Recherche. N° spécial 305*, 40-44.
- Hennion A. (2011): Aussi vite que possible... La virtuosité, une vérité de la performance musicale ? *Ateliers d'anthropologie*. 35 / 2011. *Virtuosité ou les sublimes aventures de la technique*.
- Helmlinger A. (2011): La virtuosité comme arme de guerre psychologique. La compétition des steelbands de Trinidad et Tobago. *Ateliers d'anthropologie*. 35 / 2011. *Virtuosité ou les sublimes aventures de la technique*.
- Ivry RB & Spencer RM (2004) The neural representation of time. *Curr. Opin. Neurobiol.* 14, 225-232.
- Kimura M (1983): *Théorie neutraliste de l'évolution*. Nouvelle bibliothèque Scientifique. Flammarion.
- King AP, West MJ (1977): Species identification in the North American Cowbird: Appropriate responses to abnormal song. *Science* 195: 1002-1004.

- King AP, West MJ (1983): Dissecting cowbird song potency: assessing a song's geographic identity and relative appeal. *Z. Tierpsychol.* 63, 37-50.
- Klump GM & Gleich O (1991): Gap detection in the starling (*Sturnus vulgaris*). III. Processing in the peripheral auditory system. *J. Comp. Physiol. A* 168, 469- 476.
- Knight K. (2012): Canaries can't cheat on sexy A syllables . *J Exp Biol* 215.
- Konishi, M. 1994. Pattern generation in Birdsong. *Current opinion in Neurobiology* 4, 827-831.
- Kreutzer M, Vallet E & Nagle L (1994): Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour* 129, 293-305.
- Kreutzer M, Vallet E, Nagle L (1996): Female canaries display to songs of early isolated males. *Experientia* 52: 277-280.
- Kreutzer M, Beme I, Vallet E & Kiosseva L (1999): Social stimulation modulates the use of the "A" phrase in male canary songs. *Behaviour* 136: 1325-1334.
- Laborde D. (2011): L'ermite et le virtuose- Glenn Gould et Georges Cziffra en figures de l'ascèse pianistique. *Ateliers d'anthropologie.* 35 / 2011. Virtuosit  ou les sublimes aventures de la technique.
- Lampe HM, Espmark YO (1994) Song structure reflects male quality in pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Anim Behav* 47: 869-876.
- Leboucher G, Pallot K (2004): Is he all he says he is? Intersexual eavesdropping in the domestic canary, *Serinus canaria*. *Animal Behaviour* 68: 957-963.
- Leboucher G, Vallet E, Nagle L, B guin N, Bovet D, Hall  F, Draganoiu TI, Amy M, Kreutzer M (2012): Studying female

reproductive activities in relation to male song: the domestic canary as a model. *Advances in the study of behavior* 44: 184-224.

- Ledoux J (2005) : *Le cerveau des émotions. Odile Jacob.*
- Ledoux JE & A. Phelps E. (2010): *Emotional Networks in the Brain*, ch. 10 in: *Handbook of Emotions*. Eds. : Lewis, Haviland- Jones & Feldman Barrett. Third edition. Guilford.
- Leitner S, Voigt C, Metzdorf R, Catchpole CK (2005): Immediate early gene (ZENC, Arc) expression in the auditory forebrain of female canaries in response to male song quality. *J. Neurobiol.* 64 (2005) 275- 284.
- Lemarquis P (2013): *Sérénade pour un cerveau musicien. Odile Jacob poche. Sciences.*
- Lenti Boero D. (2015): *Sounds of protolanguages: Some preliminary insights from developmental psychology. Theoria et Historia Scientiarum, Vol XI. First published online 31. 01. 2015.*
- Maney DL, Goode CT & Ball GF (2007): Transduction of a non photic cue: from the auditory system to a neuro-endocrine response? *J. Ornitho.* 148 (2007) 5527-5538.
- Margoliash D, Fortune ES, Sutter ML, Yu AC, Wren Hardin BD & Dave A et al (1994) : *Distributed representations in the song system of oscines : evolutionary implications and functional consequences . Brain Behav. Evol.* 44, 247- 264.
- Mather K (1953): *The genetical structure of populations. Sym. Soc. Exp. Biol.* 7, 66- 95.

- Matheson L. & Sakata J. T. (2015): Catecholaminergic contributions to vocal communication signals. *European Journal of Neuroscience*, Vol 41, issue 9, 1180-1194, May 2015.
- Maynard Smith J & Harper DGC (1995) *Animal signals: models and terminology*. *Journal of Theoretical Biology* 177: 305-311.
- Mello CV, Velbo TA & Pinaud R (2004): Song-induced gene expression: a window on song auditory processing and perception. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1016 (2004) 263-281.
- Monbureau M, Barker JM, Leboucher G & Balthazard J (2015): Male song quality modulates c-Fos expression in the auditory forebrain of the female canary. *Physiology & Behavior* 147 (2015) 7-15.
- Moorman S. & Nicol A. U (2015): Memory-related brain lateralisation in birds and humans. *Neuroscience and Biobehavioral reviews*. Vol 50, March 2015, 86-102.
- Moseley DL, Lahti DC & Podos J (2013) Responses to song playback vary with the vocal performance of both signal senders and receivers. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1768) 20131401.
- Nagle L, Kreutzer M & Vallet E (1993): Obtaining Copulation Solicitation Displays in female canaries without estradiol implants. *Experientia* 49, 1022-1023.
- Nagle L, Kreutzer M & Vallet E (2002) Adult female canaries respond to male song by calling. *Ethology* 108: 463-472.
- Nottebohm F, Stokes TM & Leonard CM (1976): Central control of song in the canary, *Serinus canarius*; *J. Comp. Neurol.* 165, 457-486.
- Nowicki S, Westneat MW & Hoese W (1992): Birdsong: motor function and the evolution of communication. *Semin. Neurosci.* 4, 385-390.

- Parisot M, Vallet E, Nagle L & Kreutzer M (2002) Male canaries discriminate among songs: call rate is a reliable measure. *Behaviour* 139: 55-63.
- Parisot M, Nagle L, Vallet E & Kreutzer M (2004) Dominance-related foraging in female domesticated canaries under laboratory conditions. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1246-1250.
- Pasteau M, Nagle L & Kreutzer M (2004): Preferences and predispositions for intra-syllabic diversity in female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour* 141: 571-583.
- Pasteau M., Nagle L & Kreutzer M (2007): Influences of learning and predispositions on frequency level preferences on female canaries (*Serinus canaria*). *Behaviour* 144: 1103-1118.
- Pasteau M, Nagle L, Monbureau M & Kreutzer M (2009) Aviary experience has no effect on predisposition of female common canaries (*Serinus canaria*) for longer sexy phrases. *The Auk* 000: 1-6.
- Podos J (1996) Motor constraints on vocal development in a songbird. *Anim. Behav.* 51, 1061- 1070.
- Podos J (1997): A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: *Emberizidae*). *Evolution* 51: 537-551.
- Podos J, Huber SK & Taft B (2004): Bird song: the interface of evolution and mechanism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 55-87.
- Podos J , Lahti DC & Moseley DL (2009) Vocal performance and sensorimotor learning in songbirds. *Adv. Study Behav.* 40, 159-195.
- Ratcliffe L & Otter K (1996): Sex differences in song recognition. In: *Ecology and evolution of acoustic*

communication in birds, 339-355. Cornell University Press, Ithaca & London.

- Riede T & Goller F (2010) Functional morphology of the sound-generating labia in the syrinx of two songbird species. *Journal of Anatomy* 216: 23-36.
- Riede T, Suthers RA, Fletcher NH & Blevins WE (2006) Songbirds tune their vocal tract to the fundamental frequency of their song. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 5543-5548.
- Sacks O. (1988): *L'homme qui prenait sa femme pour un chapeau*. Seuil.
- Sacks O. (2009): *Musicophilia. La musique, le cerveau et nous*. Seuil.
- Saunders JC & Henry WJ (1989): The peripheral auditory system in birds : structural and functional contributions to auditory perception. In *The comparative psychology of audition* (Eds: Dooling RJ & Hulse SH) 35-64. Lawrence Erlbaum Associates. Hove and London.
- Schmidt MF (2008): Using both sides of your brain : the case for rapid interhemispheric switching. *PloS Biol.* 6, e269.
- Searcy WA & Marler PR (1981): A test for responsiveness to song structure and programming in female sparrows. *Science NY* 213, 926-928.
- Searcy WA (1992a): Measuring responses of female birds to male song. In: *Responses of female birds to male song* (McGregor, P. K. edition) Plenum Press: New York 175-189.
- Searcy WA (1992b): Song repertoires and mate choice in birds. *Am. Zool.* 32, 71-80.

- Searcy WA & Yasukawa K (1996): Song and female choice. In: Ecology and evolution of acoustic communication in birds, 339-355. Cornell University Press, Ithaca & London.
- Shaw K (1995): Phylogenetic tests of the sensory exploitation model of sexual selection. TREE 10, 117-120.
- Singh P. & Price TD (2015): Causes of the latitudinal gradient in birdsong complexity assessed from geographical variation within two Himalayan Warbler species. IBIS. Wiley Online Library, issue 3, pp 511-527 (July 2015);
- Spencer KA, Buchanan KL, Goldsmith AR & Catchpole CK (2004) Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Stumus vulgaris*). Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences 271: 121-123.
- Stoichita VA, Grimaud E & Jones G (2011): Préambule. De la technique comme contorsion. Ateliers d'anthropologie. 35 / 2011. Virtuosit  ou les sublimes aventures de la technique.
- Suthers RA (1990): Contributions to birdsong from the left and right sides of the intact syrinx. Nature 347, 473-477.
- Suthers RA (1997) Peripheral control and lateralization of birdsong. J. Neurobiol. 33, 632-652
- SuthersRA & Goller F(1997): Motor correlates of vocal diversity in songbirds. In Current Ornithology. Plenum Press, NY Vol 14.
- Suthers RA, Goller F & Pytte C (1999): The neuromuscular control of birdsong. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences 354: 927-939.
- Suthers RA, Vallet E, Tanvez A & Kreutzer M (2004): Bilateral song production in domestic canaries. Journal of Neurobiology 60: 381-393.
- Suthers RA, Vallet E & Kreutzer M (2012): Bilateral coordination and the motor basis of female preference for

sexual signals in canary song. *Journal of Experimental Biology* 215: 2950-2959.

- Trân Quang Hai & Zemp H. 1991. Recherches expérimentales sur le chant diphonique. In: *Cahiers de Musiques Traditionnelles, VOIX, vol 4, pp 27-68. Ateliers d'Ethnomusicologie/ AIMP, Genève.*
- Trân Quang Hai 1995. Survey of Overtone singing style. *EVTA, Dokumentation 1994* (actes du Congrès), pp 49-62. *Detmold.*
- Vallet EM & Kreutzer M (1995) : Females canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour* 49: 1603-1610.
- Vallet E, Kreutzer M & Gahr M (1996) : Testosterone induces sexual release quality in the song of female canaries. *Ethology* 102, 617-628.
- Vallet EM, Kreutzer ML, Beme I & Kiosseva L (1997): 'Sexy' syllables in male canary songs: honest signals of motor constraints on male vocal production? *Advances in Ethology* 32, 132.
- Vallet E (1998 a): Communication inter-sexuelle chez un modèle d'oiseau chanteur : Le Canari. Du Chant à la Syllabe. Habilitation à Diriger des Recherches en Neurosciences. Tome 1 : Synthèse des activités de recherche (en français). Diffusé par HAL RISC-CNRS (N° H 0257-1) en Novembre 2014.
- Vallet E (1998 b): Communication inter-sexuelle chez un modèle d'oiseau chanteur: Le Canari. Du Chant à la Syllabe. HDR. Tome 2 : Dossier de publications (en anglais). Diffusé par HAL RISC-CNRS (N° H 0257-2) en Novembre 2014.
- Vallet EM, Beme I & Kreutzer ML (1998): Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual displays. *Animal Behaviour* 55: 291-297.

- Vallet E, Suthers RA, Kreutzer M & Tanvez A (2006): Bilateral motor skills in domestic canary song. *Acta Zoologica Sinica* 52: 475-477.
 - Vincent JD (2009): *Voyage extraordinaire au centre du cerveau*. Odile Jacob poche.
 - Vincent JD (2015): *Biologie du Couple*. Robert Laffont.
 - West MJ, King AP & Easter DH (1981): Validating the female bioassay of cowbird song: relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour* 29, 490-501.
 - Westneat MW, Long JH, Hoese W & Nowicki S (1993): Kinematics of birdsong: Functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *J. Exp. Biol.* 186, 147-171.
 - Wilson DR, Bitton PP, Podos J & Mennill DJ (2014): Uneven sampling and the analysis of vocal performance constraints. *The American Naturalist* 183 (2), 214-228.
 - Zahavy A (1975): Mate selection- a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53, 205-214.
 - Zahavy A (1977): The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67, 603-605.
 - Zahavy A (1987): The theory of signal selection and some of its implications. In: *International Symposium of Biological Evolution*, 305-327. Bari: Adriatica Editrice.
 - Zatorre R, Chen JL & Penhune VB (2007). When the brain plays music: auditory-motor interactions in music perception and production. *Nature reviews/ Neuroscience*. Vol 8 July 2007, 547-558.
-

