

ARTICLE ORIGINAL

# Vocalisations du grèbe huppé (*Podiceps cristatus* L.)

## Contexte comportemental et variabilité<sup>1</sup>

par

Christine NOEL<sup>2</sup> et Christine KEULEN<sup>3</sup>

### SUMMARY • Vocal communication in the Great Crested Grebe : behavioural context and variability

Vocalisations play a major role in Passerines social life, but for non-Passerines, their functions are reduced, especially in species presenting ritualised displays, although vocal recognition is important in marine birds. Recent studies focused on variability in the song of the Corncrake (*Crex crex*), the Bittern (*Botaurus stellaris*), the Black-throated diver (*Gavia artica*), the Capercaillie (*Tetrao urogallus*) and the Black Grouse (*Tetrao tetrix*). These variations could be used for individual and population recognition systems in the same way as the variations of the Passerines song. It was then very interesting to investigate the vocalisations of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*), a species well known for its behaviour often associated to vocal signals.

An old cut-off of the river Meuse, on the Belgian-Dutch border, was chosen as the main study site, but other meanders or gravel pits along the river, from Visé in Belgium to Thorn in the Netherlands, were also investigated. The birds vocalisations were recorded during the 1996 breeding season.

We described the species vocal repertoire together with its behavioural context, by sonagrams and video sequences analysis.

---

<sup>1</sup> Ce travail réalisé sous la direction de Christine KEULEN a valu à Christine NOEL l'attribution du Prix Biennal d'Honneur « Comte Léon LIPPENS » - période 1995-1996. Il a été réalisé sous l'égide du Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Université de Liège (Prof. J.-C. RUWET, 22 quai Van Beneden, 4020 Liège).

<sup>2</sup> Adresse : 16 rue du Pont, 4910 Theux, Belgique.

<sup>3</sup> Adresse : 22 quai Van Beneden, 4020 Liège.

One of these vocalisations, the crowing or « double trumpet », presents an inter-individual variation based on frequency modulation. This allows a potential for discriminations between and among populations and individuals as well. They are produced by birds when visual signals are not efficient. Grebes living in the city of Visé use more shrill calls.

This study shows that vocal variability can be found within a bird species also able to display complex visual signals.

## RESUME

Chez les non-passereaux et en particulier chez les espèces possédant des parades visuelles très élaborées, le rôle des vocalisations a longtemps été considéré comme mineur dans la plupart des interactions sociales, si l'on excepte du moins les travaux relatifs à la reconnaissance du jeune ou du partenaire chez les oiseaux marins coloniaux. Néanmoins, de fines variations portant sur le rythme d'émission, l'amplitude ou plus rarement sur la fréquence des notes ont été mises en évidence chez des espèces telles le râle des genêts (*Crex crex*), le butor étoilé (*Botaurus stellaris*), le plongeon arctique (*Gavia artica*), le grand et le petit téttras (*Tetrao urogallus* et *Tetrao tetrix*)...

Tout comme chez les oscines, passereaux chanteurs, ces variations entraîneraient une reconnaissance individuelle et par-delà populationnelle. Il nous est dès lors apparu intéressant d'étudier les vocalisations du grèbe huppé (*Podiceps cristatus*), espèce chez qui des comportements hautement ritualisés s'accompagnent d'émissions sonores assez nombreuses. Nous avons choisi, pour site principal d'étude, une noue de la Meuse située à Lanaye (sur la frontière belgo-néerlandaise) et, pour sites secondaires, d'autres plans d'eau échelonnés au long du fleuve depuis l'amont de Visé jusqu'à Thorn aux Pays-Bas. Les oiseaux y ont été enregistrés durant une grande partie de la saison de reproduction 1996. L'analyse sonographique de ces enregistrements nous a permis de dresser l'inventaire des vocalisations de l'espèce, de les décrire et d'en caractériser le contexte comportemental. L'une de ces vocalisations, le croassement, encore appelé *double trumpet* par HUXLEY, présente des variations inter-individuelles importantes basées sur la durée et sur la modulation de fréquences de l'émission sonore. Ces variations permettraient une reconnaissance individuelle des oiseaux et sous-tendrait aussi une reconnaissance sexuelle. Il est intéressant de noter que ces variations sont émises entre des oiseaux assez éloignés les uns des autres et dans des contextes où les stimuli visuels sont moins apparents. Par ailleurs, des oiseaux habitant en milieu urbain, donc plus bruyants, présentent des croassements occupant des gammes de fréquences plus élevées que celles observées sur les autres sites d'étude.

Quoiqu'il soit présomptueux de conclure à des variations géographiques, ces résultats montrent néanmoins la variabilité existant au sein du répertoire vocal d'une espèce autrefois réputée pour la stéréotypie de ses émissions sonores.

## Introduction

Dans le monde aviaire, chaque espèce développe son propre système de communication, mélangeant souvent stimuli auditifs et visuels (LEROY, 1979). Ceux-ci interviennent dans les comportements de défense, de reproduction, de cohésion sociale. L'importance relative donnée à chaque type de signal dépendrait du milieu dans lequel évolue l'espèce, les signaux vocaux ayant plus d'importance lorsque la visibilité est réduite (WILEY, 1971 ; EVANS, 1982 ; GAILLY, 1984).

L'appareil phonatoire des oiseaux, la syrinx, est situé au point d'intersection des bronches et de la trachée. La complexité de sa musculature détermine les potentialités de modulation des fréquences ; cette complexité n'a pas atteint le même niveau chez toutes les espèces d'oiseaux. Des modèles tentent d'ailleurs de relier la complexité de la production sonore à celle des structures anatomiques de la syrinx (LOCKNER et YOUNGREN, 1976).

Chez les oscines, passereaux chanteurs, la complexité de la syrinx permet l'élaboration de systèmes de vocalisations très complexes, présentant de larges possibilités de variations au niveau individuel et, par là au niveau populationnel. Ces variations peuvent porter à la fois sur des modulations de fréquence, sur l'amplitude et le rythme. De nombreuses études ont été consacrées à ce phénomène [voir à ce propos notamment les synthèses de CATCHPOLE (1979, 1993), LEROY (1979), GAILLY (1982)].

Par contre, les non-passereaux possèdent seulement deux ou trois paires de muscles opérationnels sur la syrinx et ont généralement de petits répertoires de cris répétés. Les vocalisations de ces espèces ont été peu étudiées, si l'on excepte du moins les travaux relatifs aux problèmes de reconnaissance du partenaire et du jeune, notamment ceux réalisés sur les oiseaux marins coloniaux (TCHANZ, 1968 ; JOUVENTIN, 1972 ; JOUVENTIN et ROUX, 1979 ; JOUVENTIN, GUILLOTIN et CORNET, 1979). Des variations individuelles ou géographiques ont aussi été mises en évidence chez des non chanteurs tels le puffin -*Puffinus puffinus*- (BROOKE, 1978), les cailles japonaises -*Coturnix coturnix japonica*- (GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1985), le râle des genets -*Crex crex*- (PEAKE, Mc GREGOR et SMITH, 1993 ; RYELANDT et VASSEN, 1995), le plongeon arctique -*Gavia artica*- et le butor étoilé -*Botaurus stellaris*- (GILBERT, Mc GREGOR et TYLER, 1994), les tétraonidés (SAMUEL, 1974 ; KERMOTT et ORING, 1975)... Les variations chez ces espèces portent généralement non pas sur des modulations de fréquences mais sur des variations d'intensité, de rythme ou de durée des émissions sonores. Citons néanmoins le cas du grand tétras (*Tetrao urogallus*) et du tétras lyre (*Tetrao tetrix*) dont certaines vocalisations présentent des variations basées sur des modulations de fréquences (KEULEN *et al.*, 1995).

Dès lors il nous est apparu intéressant d'étudier les vocalisations d'une autre espèce à syrinx peu développée et réputée auprès des éthologistes pour ses comportements de parade ritualisés, à savoir : le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*). Ces comportements spectaculaires et complexes, permettant la synchronisation des partenaires, ont fait l'objet de nombreuses études parmi lesquelles celles de HUXLEY (1914), HANZAK (1952), SIMMONS (1955), CRAMP et SIMMONS (1977), PIETTE et RUWET (1990) (**fig. 1**).

Certains auteurs comme SIMMONS (1955) affirment que la complexité des vocalisations du grèbe huppé est inversement proportionnelle à celle de ses parades visuelles. Par contre, RUWET (1984) suggère qu'il pourrait être possible de distinguer les sexes sur base de certaines vocalisations.

La seule description complète et détaillée des vocalisations du grèbe huppé et de leur contexte d'utilisation est celle réalisée par SIMMONS en 1970 (*in* CRAMP et SIMMONS, 1977). Néanmoins ses travaux se basent sur une description « à l'ouïe » et non sur une analyse sonographique précise. SIMMONS établit, pour les adultes, un répertoire de dix cris distincts utilisés tant par les mâles que par les femelles ainsi que trois cris propres aux jeunes. Néanmoins, le rôle des vocalisations dans la consolidation des liens parents-jeunes n'a jamais été étudié chez les grèbes huppés alors qu'il a été démontré chez d'autres espèces de grèbes, comme par exemple le grèbe à cou noir -*Podiceps nigricollis*- (BUITRON et NUECHTERLEIN, 1993).

Au cours de la présente étude, nous nous sommes donc attachées à dresser l'inventaire du répertoire vocal du grèbe huppé en replaçant les différentes émissions sonores dans leur contexte comportemental. Ensuite, nous nous sommes intéressées à l'étude de la variabilité de ces vocalisations.

Ce travail s'inscrit également dans le cadre d'un programme d'étude du comportement et de la dynamique des populations du grèbe huppé mené sur le site de Lanaye par le service d'Éthologie de l'Université de Liège depuis 1986 (PIETTE et RUWET, 1990 ; MARÉCHAL, 1993 ; KEULEN *et al.*, 1994 et 1996).



**Fig. 1.** Grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) lors de la parade nuptiale : ici « attitude du chat » (dessin Ch. NOEL).

## Matériel et méthodes

### Choix des sites d'étude

#### Le site principal

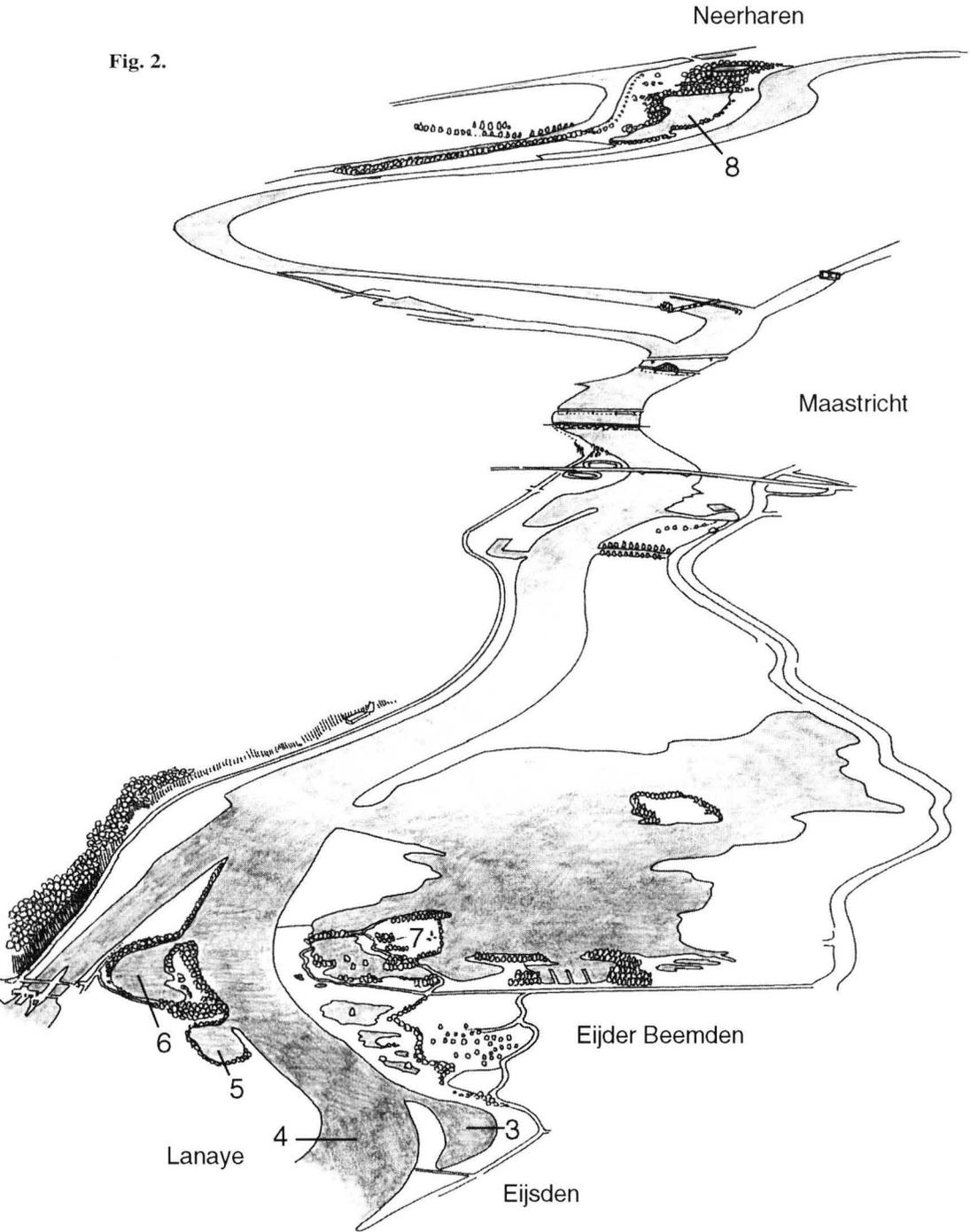
Les enregistrements ont été réalisés, pour la plupart, sur le site de la « Vieille Meuse » à Petit Lanaye, à la frontière belgo-néerlandaise entre Visé et Maastricht. Cette frayère est un ancien méandre de la Meuse, fortement remanié et isolé du cours du fleuve lors de grands travaux hydrauliques survenus dans les années 1960 ; il reste néanmoins en communication avec la Meuse par un étroit chenal creusé en aval (**fig. 2 et 3**). Ce plan d'eau s'étend sur environ 4 hectares 40 ares et développe 1422 mètres de berges colonisées principalement par des saules (*Salix sp.*) et des aulnes (*Alnus sp.*) dont les branches retombantes et les troncs immergés servent de supports aux nids des grèbes (KEULEN *et al.*, 1994).

Pour diverses raisons, le site de Lanaye s'est révélé être l'endroit idéal pour réaliser le suivi régulier et les enregistrements nécessaires à notre étude. En effet, il s'agit d'un site important de reproduction du grèbe huppé. En 1993, 60 à 80 individus s'y répartissaient sur une trentaine d'endroits propices à la nidification (KEULEN *et al.*, 1994). Cette promiscuité relative engendre des interactions fréquentes entre les différents individus et, partant, la production de nombreuses vocalisations. De plus, les berges sont aisément accessibles et les oiseaux relativement proches de l'observateur. Enfin, un balisage mis en place lors des études précédentes (PIETTE et RUWET 1990 ; MARÉCHAL, 1993 ; KEULEN *et al.*, 1994) favorise le repérage et l'identification des individus (**fig. 4**). C'est pourquoi la « Vieille Meuse » a été choisie comme site d'enregistrement principal lors de la détermination de l'étendue du répertoire vocal du grèbe huppé, lors de la recherche des paramètres spécifiques ainsi que lors de l'appréhension de variations individuelles ou saisonnières dans l'émission des vocalisations. Les oiseaux de ce site (14 couples en 1996) ont donc été suivis tout au long de la saison de reproduction alors que nos visites sur les sites secondaires ont été plus ponctuelles.

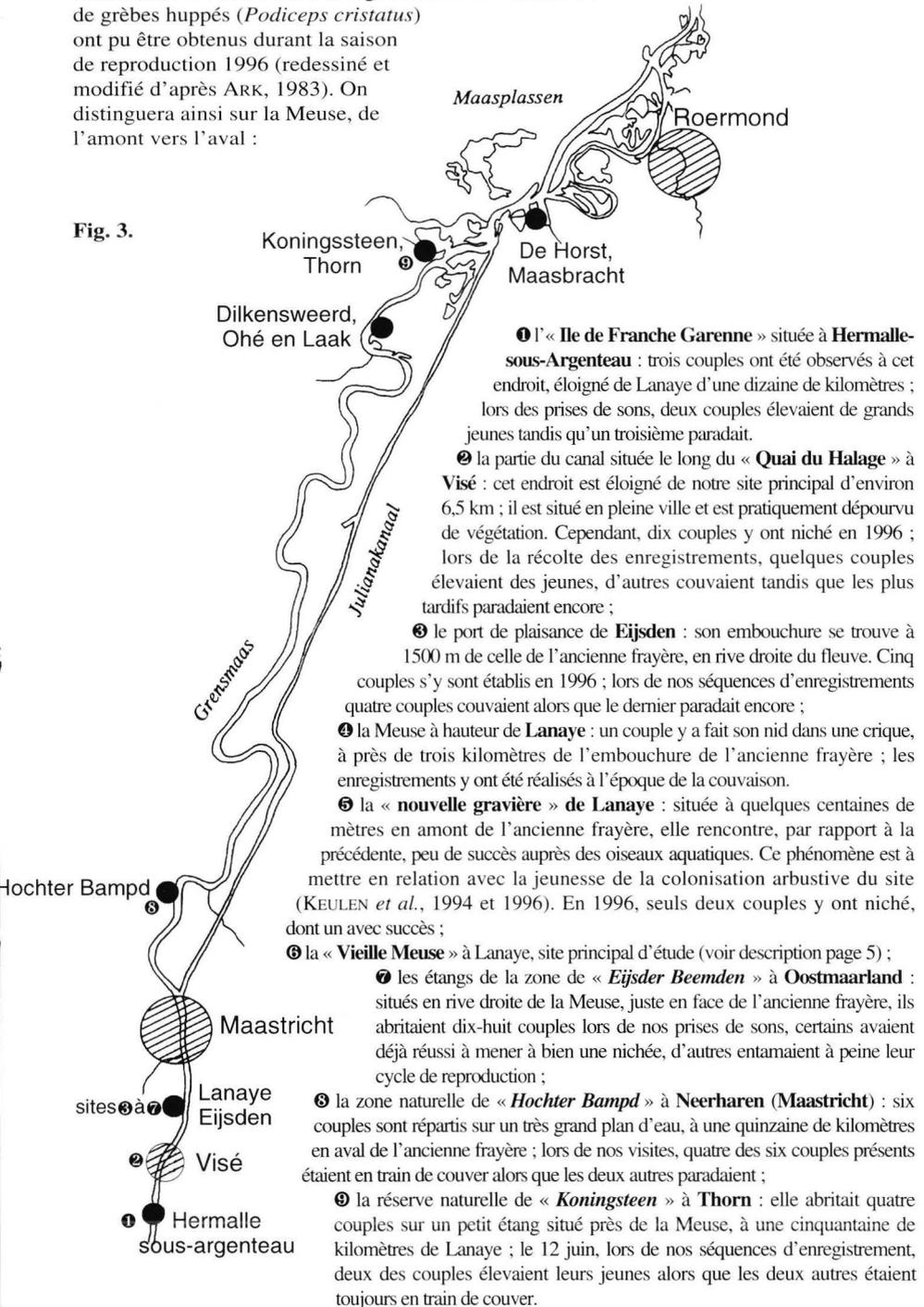
#### Les sites secondaires

Afin de mettre en évidence d'éventuelles variations géographiques existant dans les vocalisations chez le grèbe huppé, nous avons visité une série de sites secondaires où les grèbes nichent généralement. Huit d'entre eux ont été visités avec succès et se trouvent en Meuse belge ou néerlandaise (**fig. 2 et 3**) tandis que d'autres sites ont été visités infructueusement (la réserve naturelle « De Maten » à Genk, la réserve naturelle « Het Zwin » à Knokke et les étangs « Mellaerts » à Bruxelles).

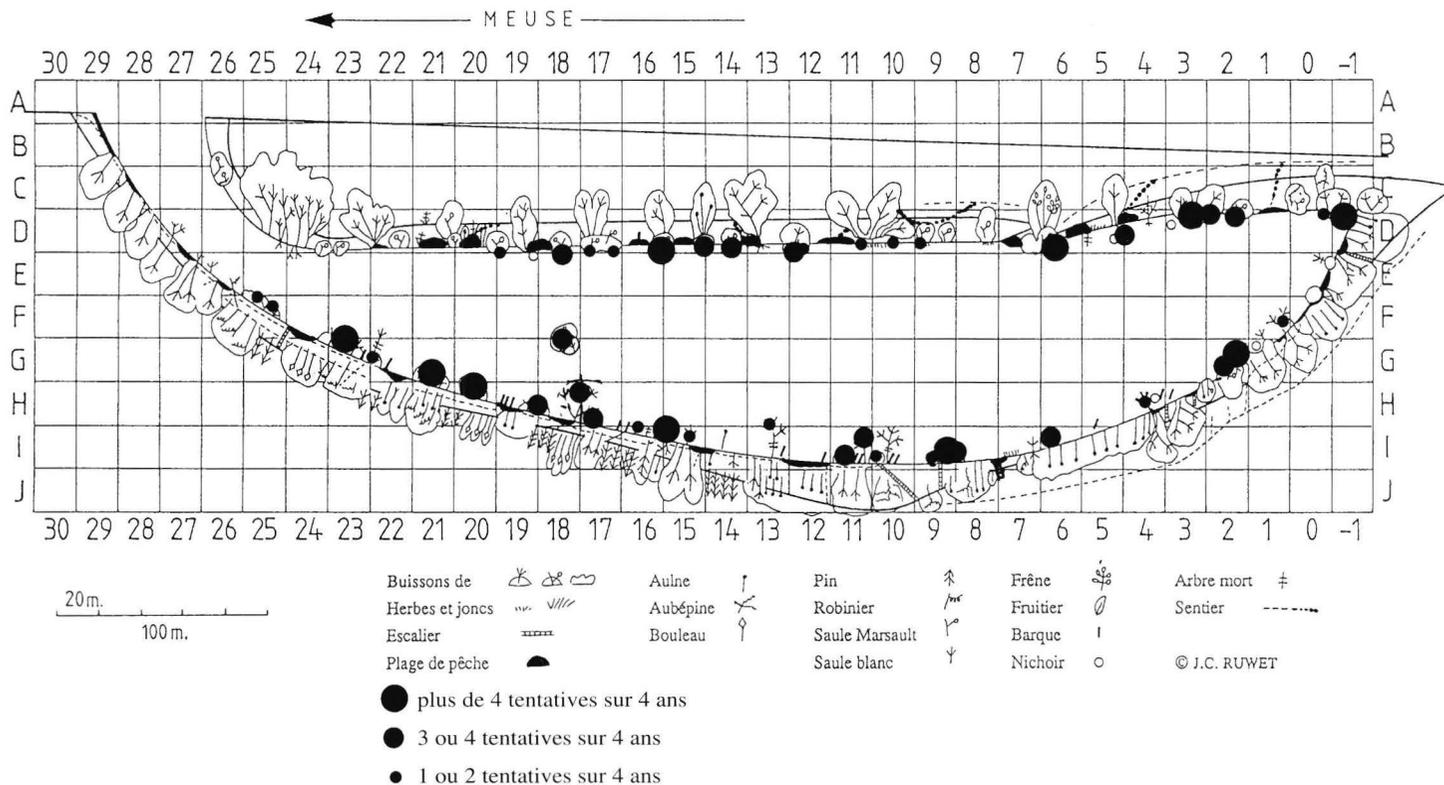
Fig. 2.



**Fig. 2 et 3.** Localisation du site principal et des sites secondaires d'étude où des enregistrements de vocalisations de grèbes huppés (*Podiceps cristatus*) ont pu être obtenus durant la saison de reproduction 1996 (redessiné et modifié d'après ARK, 1983). On distinguera ainsi sur la Meuse, de l'amont vers l'aval :



**Fig. 4.** Localisation des nids de grèbes huppés (*Podiceps cristatus*) sur le site de la «Vieille Meuse» de Lanaye : synthèse des observations de 1991 à 1994. Le quadrillage illustre le balisage mis en place sur le site.



## Matériel

### Matériel d'enregistrement

Les enregistrements audio ont été réalisés sur des cassettes de marque SONY type II/IEC II (à l'oxyde de chrome) à l'aide d'un WALKMAN PROFESSIONAL WM-D6C de marque SONY (courbe de réponse : 40-15 000 Hz +/- 3 db) relié à un micro canon SENNHEISER de type ME88 (courbe de fréquences : 5-15 000 Hz +/- 5db) équipé d'une coque anti-vent.

Des prises de vues ont également été réalisées à l'ancienne frayère de Lanaye grâce à une caméra Hi 8 CANON type EX1 équipée d'un téléobjectif 200 m 8-120 mm.

### Matériel d'analyse

Les sonogrammes ont été réalisés grâce au programme informatique AVISOFT-SONOGRAPH Pro de Windows pour PC IBM compatibles, remis à jour en janvier 1995 (R. SPECHT, Berlin). Tous les enregistrements ont été analysés visuellement à l'écran et nous avons sélectionné parmi ceux-ci près de deux mille sonogrammes qui ont ainsi pu être imprimés, observés et classés. Par ailleurs, le programme « Avisoft-sonograph » réalise simultanément des oscillogrammes ; ceux-ci ont été examinés à titre anecdotique, les vocalisations des grèbes se situant trop bas dans l'échelle des fréquences pour permettre un filtrage correct du bruit de fond.

## Méthodes

### Méthode d'enregistrement

- **Sur le site principal**

Du 11 au 15 mars 1996, 34 heures d'observation nous ont permis de réaliser deux heures d'enregistrement vidéo des parades. Durant toute la période de reproduction considérée (c'est-à-dire du 6 mars au 30 juin 1996), les prises de son ont été réalisées, dans la mesure du possible, à raison de 40 heures par semaine, celles-ci étant réparties sur une période minimale de cinq jours. Si la pluie empêchait les enregistrements plusieurs jours de suite, le site était quand même visité afin de réduire les risques d'identification dus à des changements de couples sur un territoire donné. Au total, 18 heures d'enregistrements ont été récoltées durant 427 heures d'observation sur le site principal d'étude (**fig. 5**). Chaque vocalisation enregistrée était directement suivie d'un commentaire précisant la date et l'heure, l'identité de l'individu émetteur et le contexte comportemental d'émission.

- **Sur les sites secondaires**

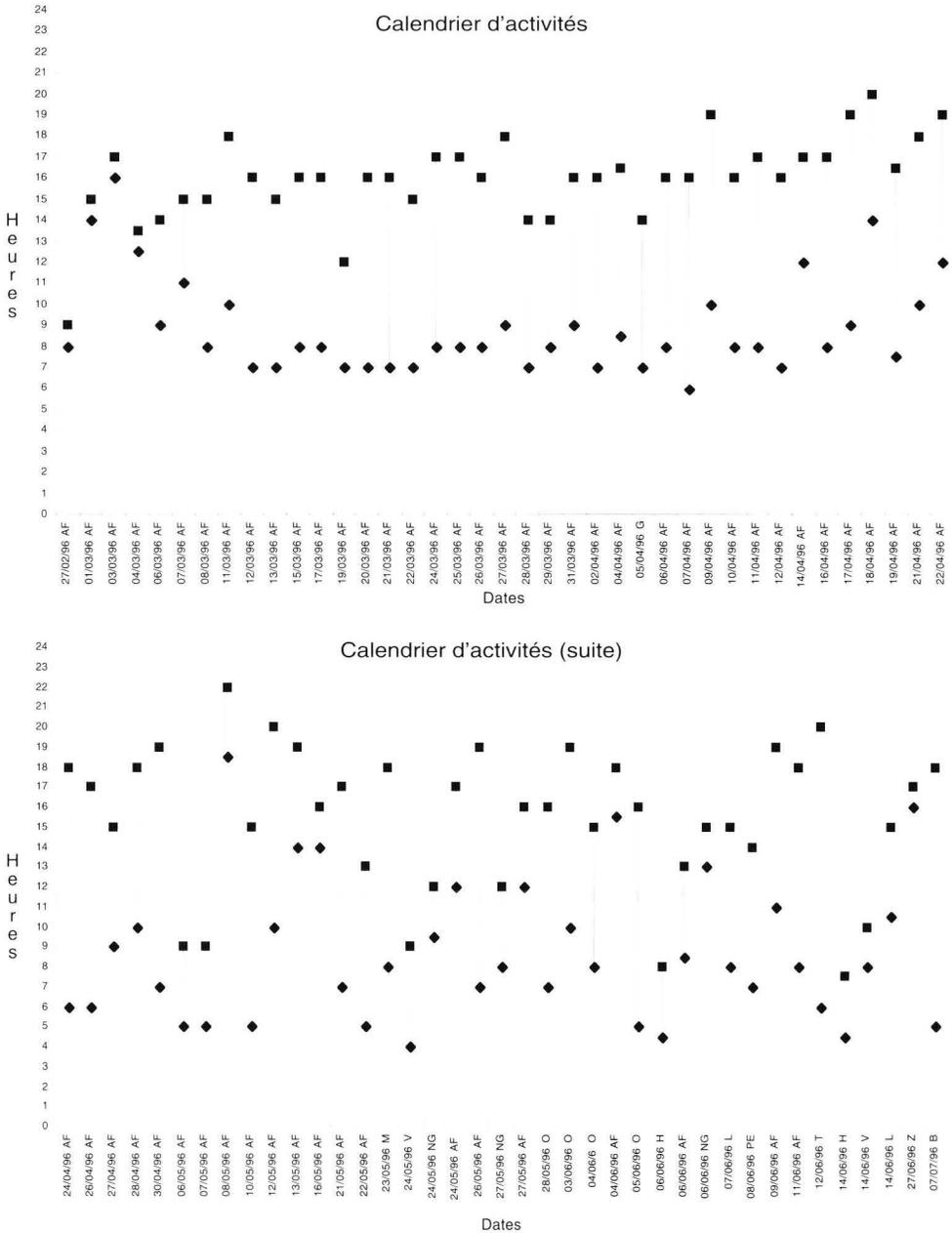
Les différents sites secondaires ont été visités de une à quatre fois suivant les cas (voir **fig. 5**). Les enregistrements des vocalisations ont été réalisés selon la méthode décrite précédemment. Au total, 106 heures d'observations ont permis de réaliser 4 heures d'enregistrements sur les sites secondaires.

AF : Ancienne frayère  
 G : Genk  
 M : Maastricht

V : Visé  
 NG : Nouvelle gravière  
 O : Oostmaerland

H : Hermalle-sous-Argenteau  
 L : Lanay (Meuse)  
 PE : Port de Eijsden

Z : Zwin  
 B : Bruxelles



**Fig. 5.** Calendrier des observations réalisées sur les différents sites au cours de la saison de reproduction 1996.

## Méthodes d'analyses

### Etablissement du contexte comportemental

Une première approche permet de classer les vocalisations en un certain nombre de types distincts, reconnaissables à l'oreille. Chaque catégorie de vocalisations a ensuite été mise en relation avec le contexte comportemental dans lequel elle survient par analyse des enregistrements vidéo et audio. Les différents types de vocalisations sont ensuite décrits par leurs caractéristiques mesurables sur les sonogrammes. Les moyennes et écarts types sont calculés sur base d'un maximum de vocalisations du type considéré, provenant du plus grand nombre possible d'individus. Ne sont toutefois pris en compte que les sonogrammes où le bruit de fond ne camoufle pas la limite inférieure des gammes de fréquences occupées.

### Recherche de variabilité

- **Méthodes de comparaison**

Nous avons choisi, pour comparer les sonogrammes, des méthodes objectives comme la mesure de différents paramètres tels la longueur des notes, les fréquences moyennes, le nombre et l'ordre des différents éléments,... (RAITT et HARDY, 1970) ainsi que la mesure d'un indice de différence permettant de tenir compte de paramètres supplémentaires comme par exemple la modulation de fréquences (*cf.* les méthodes mises au point par BERTRAM, 1970 ; HAUSBERGER, 1979 ; MILLER, 1979 ; KEULEN, 1982).

Le principe de base de la méthode utilisée est la comparaison d'un sonogramme à une trace modèle reproduite sur un transparent millimétré. Le degré de divergence entre la trace et le sonogramme est déterminé en comptant le nombre de carrés où les deux sons ne coïncident pas et en calculant, à partir de ceux-ci, un indice de différence.

- **Description de la méthode de l'indice de différence utilisée**

#### *1° Choix de la trace modèle*

Pour chaque type de cri, contrairement à BERTRAM (1970), MILLER (1979) et KEULEN (1982) et à l'instar d'HAUSBERGER (1979), nous avons choisi de comparer les sonogrammes à l'un d'entre eux, choisi comme référence et non, à une grille standard réalisée en cumulant les données obtenues pour tous les sonogrammes de la vocalisation considérée. En effet, chez les grèbes, étant donné l'étendue de la variabilité au sein d'un même type de cri, il nous a semblé difficile et aléatoire de réaliser une telle grille modèle. Le sonogramme de référence est donc choisi parmi ceux qui se rapprochent le plus d'une forme moyenne.

Les contours de la trace choisie sont redessinés sur un transparent quadrillé en 2 x 2 mm qui sera posé sur les différents sonogrammes afin de réaliser les comptages nécessaires. Lorsqu'un cri comporte des harmoniques bien marquées, il suffit de considérer l'une d'entre elles. En effet, comme le font remarquer HAUSBERGER (1979) et KEULEN (1982), celles-ci sont le reflet du fondamental. Cependant, chez les grèbes, les fréquences utilisées ne se répartissent pas toujours en bandes bien distinctes et nous devons considérer l'ensemble du cri lors de nos analyses, tout comme le faisait BERTRAM (1970). Quand un cri est constitué de deux parties séparées par un silence, celles-ci sont comparées séparément.

## 2° Positionnement de la trace modèle

Le positionnement des deux traces l'une par rapport à l'autre doit s'effectuer selon l'échelle des fréquences et selon celle des temps. Le point de référence temporel est difficile à choisir. C'est pourquoi, tout comme KEULEN (1982), nous positionnerons les sonogrammes selon l'échelle des temps de façon à ce que le recouvrement soit le plus exact possible.

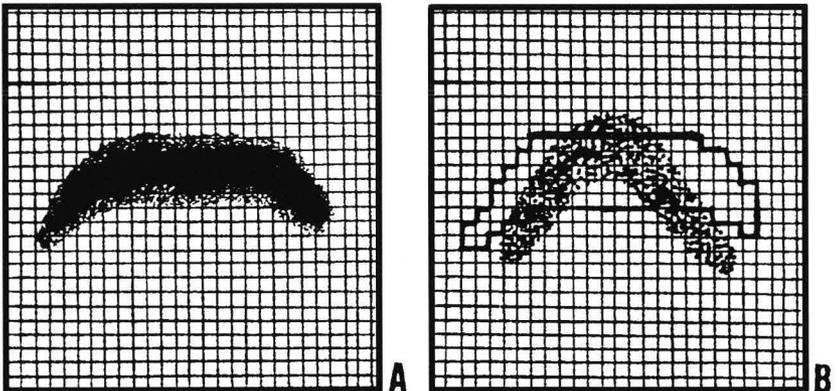
Le positionnement selon l'échelle des fréquences peut s'effectuer de deux manières. HAUSBERGER, MILLER et KEULEN (*op. cit.*) décident de maintenir l'échelle donnée par le sonographe car l'importance des variations de hauteur dans le cadre d'une étude sur les dialectes a été mise en évidence par d'autres auteurs (EMLEN, 1972). Cependant, une telle rigidité pourrait nuire à la recherche d'éventuelles relations structurales entre les diverses formes alors que la méthode de BERTRAM, qui effectue une translation le long de l'axe des fréquences pour obtenir un meilleur recouvrement des deux traces, les mettrait en évidence. C'est pourquoi nous avons choisi de comparer les indices de différence obtenus à partir des deux méthodes ; cette comparaison nous permettra de voir si la gamme de fréquences occupée peut intervenir dans les processus de reconnaissance individuelle ou régionale.

## 3° Calcul de l'indice de différence (ID)

L'indice de différence traduit le degré de divergence du sonogramme analysé par rapport à celui choisi comme modèle. Il est déterminé en comptant le nombre de carrés où les deux formes ne se recouvrent pas (voir **fig. 6**). Il se calcule comme suit :

$$ID = (\text{nombre de carrés du sonogramme hors de la trace modèle} / \text{nombre total de carrés couverts par le sonogramme}) + (\text{nombre de carrés blancs dans trace} / \text{nombre total de carrés de la trace}).$$

Lors des comptages, ne sont pris en considération que les carrés couverts à plus de 50 %.



**Fig. 6.** Méthode de comparaison des sonogrammes : **A.** trace choisie comme modèle. **B.** comparaison d'un sonogramme à la trace modèle.

#### 4° *Critiques de la méthode*

La méthode utilisée permet de tenir compte de beaucoup de paramètres en même temps, tout en donnant une mesure facile à interpréter du degré de différence entre les sonogrammes. Elle permet aussi de mettre en évidence une éventuelle gradation entre eux. Cependant, elle présente quelques désavantages :

- comme le fait remarquer HAUSBERGER (1979), la méthode n'indique pas la nature exacte de la divergence entre deux vocalisations. Ainsi, deux cris présentant un même indice de différence par rapport au modèle ne sont pas pour autant semblables. Cependant, contrairement aux études préalablement réalisées, le fait d'avoir comparé ici deux ajustements différents nous permet de préciser si les éventuelles variations notées portent plutôt sur la modulation ou plutôt sur la hauteur des cris. De même, la mesure de la durée des notes apporte des informations complémentaires sur la nature de la différence.

- **Recherche de variations individuelles**

Pour un même type de vocalisation, la variabilité intra-individuelle est comparée à la variabilité interindividuelle. Pour cela, un sonogramme du thème considéré est pris au hasard pour chaque individu puis, comparé à tous les sonogrammes du même thème de cet individu d'une part, à un exemplaire du même thème de chacun des autres individus d'un même site, d'autre part.

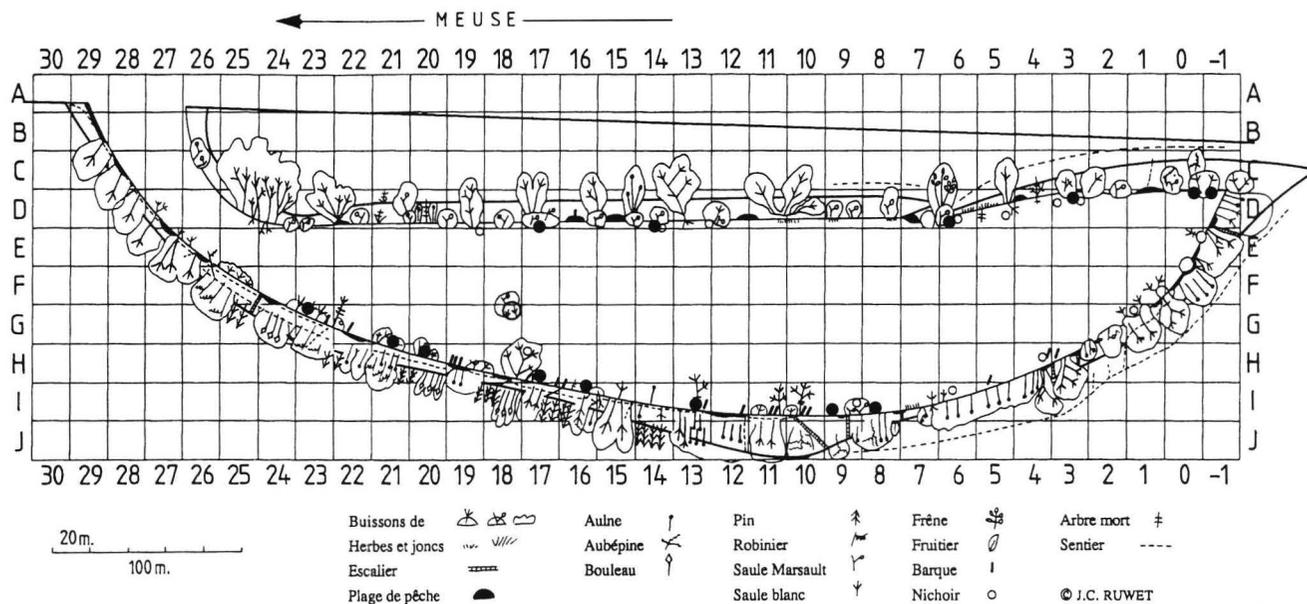
- **Recherche de variations géographiques**

La recherche de variations dialectales s'est effectuée selon le même principe que celle des variations individuelles : un exemple du thème est pris au hasard pour chaque individu puis, comparé à tous les sonogrammes du même thème de cet individu d'une part, et à un sonogramme de la même vocalisation chez chacun des individus choisis pour représenter les diverses régions. Les différences obtenues seront ensuite comparées à celles trouvées lors de la recherche de variations interindividuelles.

- **Traitement statistique des données**

- 1° Afin de voir si des différences se marquent quant à la stéréotypie des croisements, une analyse de variance a été effectuée. Elle a été réalisée de manière paramétrique (ANOVA) et de manière non paramétrique (test de KRUSKAL WALLIS).
- 2° Des dendrogrammes ont aussi été réalisés afin de comparer les indices de différence des individus et de mettre en évidence d'éventuelles similitudes au sein de groupes particuliers (couples, individus du même sexe ou de la même région,...).

Fig. 7. Répartition des sites de nidification du grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) en 1996, sur le site de la « Vieille Meuse » de Lanaye.



## Résultats

### Bref bilan de la saison de reproduction 1996 sur le site de l'ancienne frayère de Lanaye et ses environs

Suite à la rigueur et à la ténacité de l'hiver et contrairement à ce qui se passait durant les années antérieures, le plan d'eau était totalement déserté par les grèbes huppés à la fin de la période hivernale. Le retour des premiers oiseaux est ainsi observé le 4 mars. Dès ce moment, les différentes parades ont lieu entre les membres des couples, probablement formés avant même leur arrivée sur le site. Les grèbes non appariés lancent quant à eux des appels fréquents ou foncent, cou tendu au ras de l'eau, vers les couples qui les approchent.

Le 11 mars, plusieurs couples et quelques individus isolés semblent avoir choisi leur territoire et le défendent contre les intrus. Certains couples commencent déjà la construction de leur nid.

Le 13 mars, les premiers accouplements sont observés. Au cours des jours suivants, de nouveaux couples arrivent. Au total, 14 couples ont niché en 1996 sur l'ancienne frayère de Lanaye (**fig. 7**), ce qui représente moins de la moitié du nombre observé en 1993.

A cela, deux explications possibles :

- la rigueur de l'hiver a causé une forte mortalité chez les grèbes ;
- le froid les a poussés loin de leur site de reproduction et à proximité de nouveaux endroits où ils ont trouvé des conditions favorables à la nidification.

Durant cette première période du cycle de reproduction, nous avons pu observer toutes les phases de parades décrites dans la littérature et ce, à de nombreuses reprises. La « danse du pingouin<sup>1</sup> », pourtant signalée comme très rare par de nombreux auteurs, a notamment été observée 23 fois. Nous avons d'ailleurs pu observer, à Hermalle-sous-Argenteau, une variante très particulière de cette « danse des pingouins ». Après une série de secouements de tête, le mâle a plongé et est remonté avec une touffe de matériaux dans le bec tandis que la femelle restait à côté du nid. Celle-ci a alors pris une branche sur le nid et s'est dirigée vers son partenaire pour effectuer la fin de la parade normalement. D'autres variations par rapport au déroulement habituel de la cour peuvent se présenter. Nous avons notamment observé des échanges fréquents de

<sup>1</sup> « pingouin » traduit ici l'anglais « penguin » qui désigne familièrement les guillemots, oiseaux dont les comportements de parade complexes comprennent des séances de glissades sur l'eau suivies de confrontations faciales.

partenaires entre deux couples : le mâle d'une des paires et la femelle de l'autre se rejoignant régulièrement en pleine eau pour parader. Nous avons aussi observé un mâle bigame, partageant son temps entre deux femelles et deux nids. Il fut ainsi le père de deux nichées mais abandonna l'une d'entre elles, qui échoua peu de temps après.

Le 26 avril et les jours suivants, les premiers oeufs sont pondus et la couvaison commence. Dès la ponte, les interactions entre partenaires et les affrontements entre couples diminuent fortement. Très peu de vocalisations peuvent encore être entendues.

Le 24 mai, le plumage gonflé de certains grèbes et des pépiements trahissent la naissance des premiers jeunes. Les éclosions se succèdent jusqu'au début du mois de juin. Les sites sont progressivement abandonnés par les couples qui partent élever leurs jeunes en pleine eau. Par contre, ceux dont la nichée a échoué commencent un nouveau cycle de reproduction.

Sur les autres sites mosans, nous retrouvons globalement les mêmes schémas d'occupation des lieux mais, comme à Lanaye, il convient de souligner des différences importantes dans l'état de nidification des couples en présence.



**Photo 1.** Sur le site de la « Vieille Meuse », Le feuillage retombant des osiers ainsi que leurs branches immergées fournissent aux grèbes huppés des conditions idéales pour installer leur nid (photo M. BOCKIAU).

## Etude des vocalisations

### Etendue du répertoire vocal du grèbe huppé et contexte d'émission

Nos observations et l'analyse de tous les enregistrements audio et vidéo réalisés, à la fois sur le site principal d'étude et sur les sites secondaires, nous ont permis de distinguer les diverses vocalisations émises par les grèbes huppés et d'appréhender leur contexte d'émission. Pour les nommer nous nous sommes référés, dans la mesure du possible, à la classification établie à « l'ouïe » par SIMMONS (1955). Nous avons ainsi pu distinguer :

- chez les adultes : les **croassements**, les **grousements**, les **grognements**, les **cliquetis**, les **tic-tac**, les **nasillements**, les **meuglements**, les **caquetages** ;
- chez les jeunes : les **couinements**, les **câlineries** et les **pépiements**.

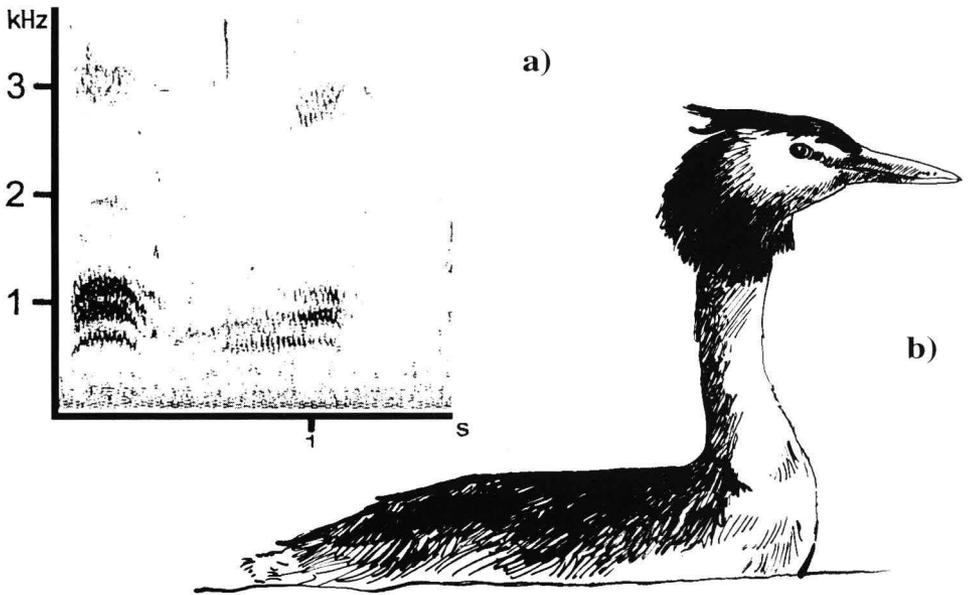
Toutes les vocalisations précédemment citées ont donc également été reconnues par SIMMONS mais celui-ci fait aussi mention d'autres types de vocalisations impliquées dans des interactions agonistiques. Il les nomme **grousements** (*growling*) et **aboissements** (*barking*). Cependant, les descriptions qu'il en donne sont insuffisantes pour attribuer ces termes à des types d'émissions particuliers. Pour notre part, nous avons distingué, par l'analyse sonographique, non pas deux, mais quatre vocalisations impliquées dans les comportements agonistiques. En outre, ces émissions vocales semblent présenter toute une série de formes intermédiaires. En nous basant sur l'onomatopée couramment utilisée pour les décrire, nous avons nommé les vocalisations intervenant dans les interactions agonistiques : **rha 1**, **rha 2**, **rha 3** et **rha 4**. En plus de ces différentes vocalisations, nous avons encore relevé un type de cri dont SIMMONS ne semble pas parler. Il intervient dans les interactions parents-jeunes et pourrait être qualifié de **cri de contact**.

Le **tableau I** page 31 résume les caractéristiques de toutes les vocalisations déterminées tandis que leur contexte d'émission est énoncé ci-contre en regard des sonogrammes concernés.

### Vocalisations propres aux adultes

- **Les croassements** (*croaking* or *crowing* in SIMMONS), aussi appelés *dubble trumpet* par HUXLEY (1914), sont presque toujours émis par un oiseau solitaire. Cette émission a lieu en pleine eau, avant et après la formation des couples, ou à proximité du nid, lors d'une absence momentanée du partenaire. Cependant, un des couples observés utilisait régulièrement ce cri alors que mâle et femelle se trouvaient réunis, au moment où le couple s'éloignait du nid.

Le grèbe qui émet une telle vocalisation est aisément reconnaissable à l'attitude typique qu'il adopte en dressant le cou (**fig. 8**). Contrairement à ce que pensait SIMMONS (1955), nos observations montrent que ce cri n'est pas émis uniquement par la femelle mais bien par les individus des deux sexes. SIMMONS présentait que des variations considérables dans l'émission des « double trompette » pourraient permettre une identification individuelle des grèbes et c'est en effet ce qui semble ressortir de nos travaux (voir à ce propos les pages 33-35).

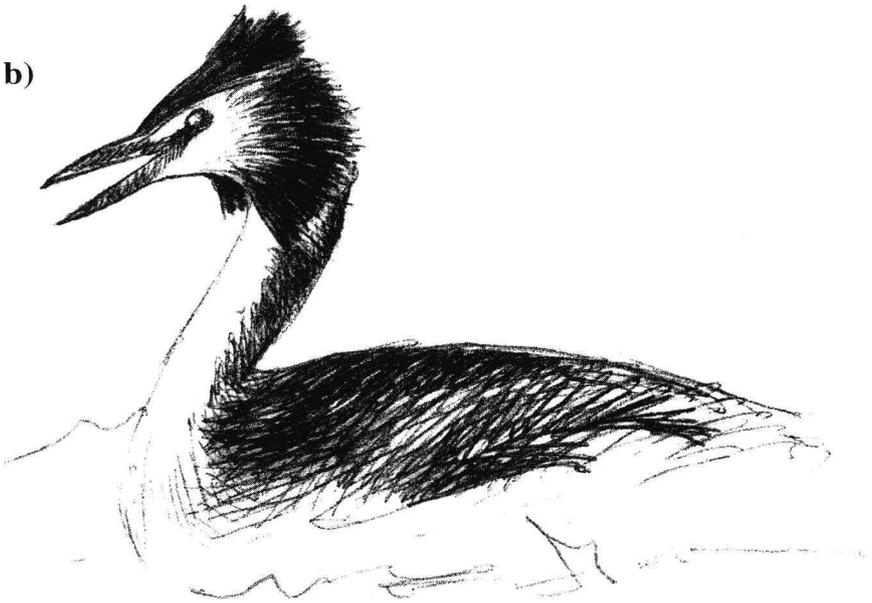
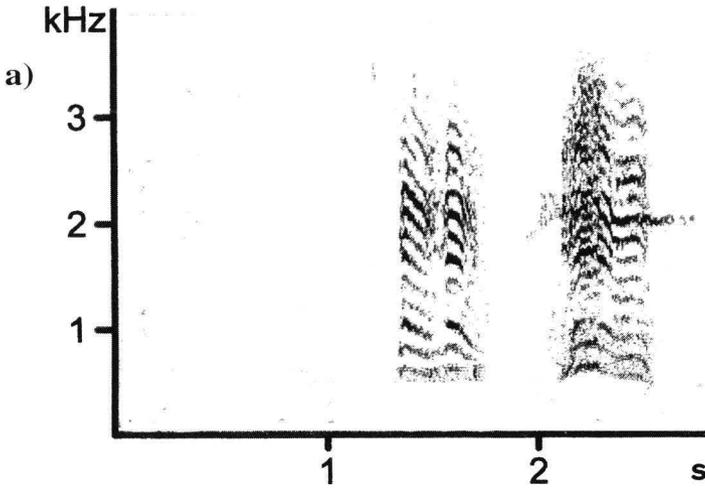


**Fig. 8.** Sonogramme d'un croassement émis par un grèbe huppé sur l'ancienne frayère de Lanaye (**fig. 8a**) et position de l'individu émetteur (**8b**) (dessin Ch. NOEL).

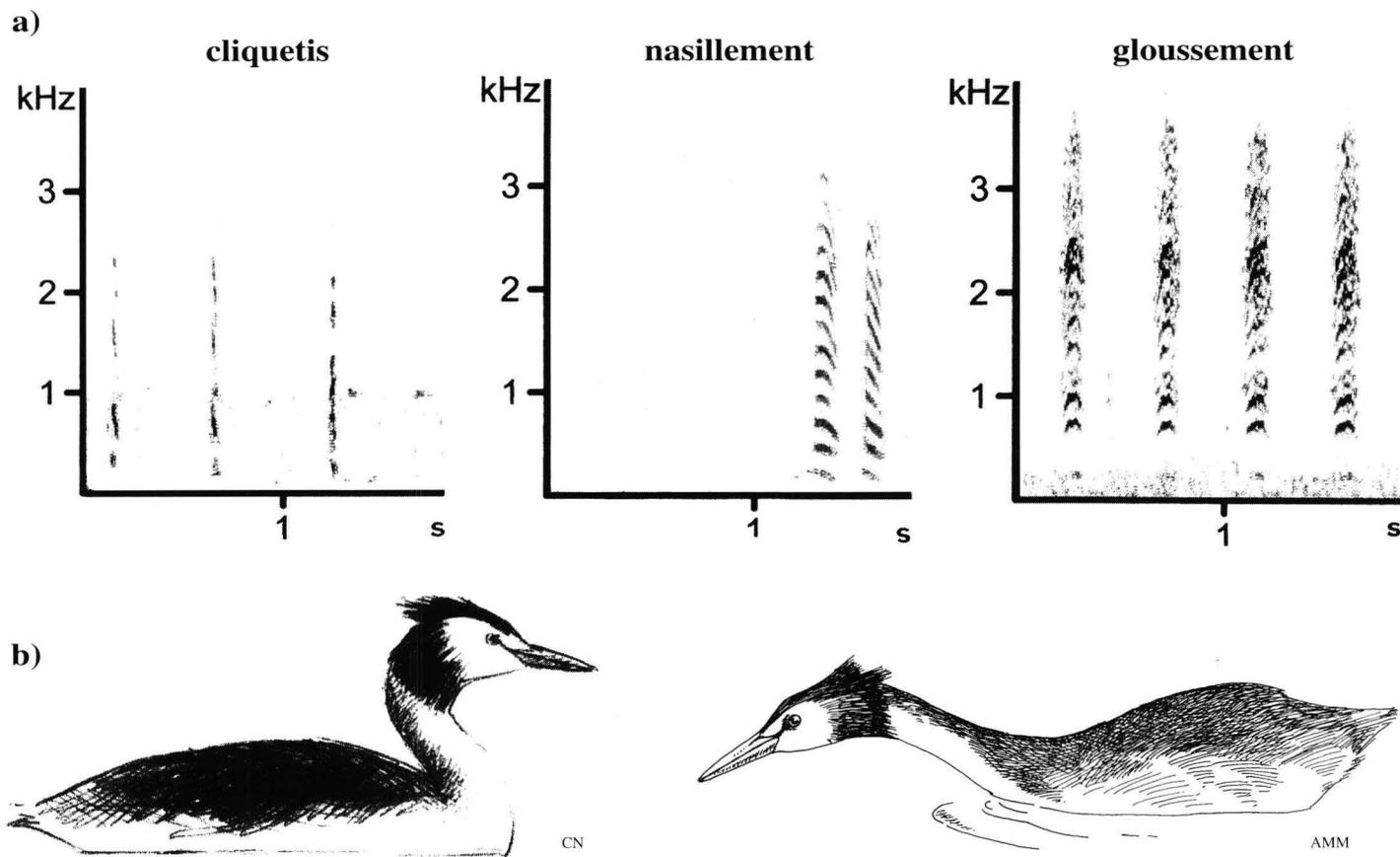


**Photo 2.** Les grognements sont émis au nid ou à proximité immédiate de celui-ci, en présence d'un prédateur potentiel ou lors d'une situation d'insécurité (photo M. BOCKIAU).

• **Les grognements** (*smarling*) sont utilisés lors de rencontres avec des prédateurs potentiels. Le grèbe qui les émet a le bec légèrement ouvert et dirigé vers l'intrus, qu'il s'agisse d'un foulque, d'un héron ou même d'un homme. A chaque fois que nous avons relevé ce cri, il était produit par un grèbe sur, ou à proximité de son nid (**fig. 9**).



**Fig. 9.** Sonogramme d'un grognement de grèbe huppé (**fig. 9a**) et position typique de l'oiseau lors de l'émission (**9b**) (dessin Ch. NOËL).



**Fig. 10.** Sonogrammes de cliquetis, nasillements et glossements (**fig. 10a**). Ces vocalisations sont émises dans deux attitudes différentes : soit par un individu en position de nage normale (à gauche sur la **figure 10b**), soit par un individu (tournant sur lui-même) cou tendu au ras de l'eau et collerette aplatie (à droite sur la **figure 10b**). Dans les deux cas, le bec de l'oiseau reste fermé (dessins Ch. NOËL et A.M. MASSIN).

- **Les cliquetis** (*clicking*) sont utilisés de manière répétée dans des situations très variées. Ils peuvent être émis par des individus seuls ou en couple, à proximité ou à distance du nid, au début d'une invitation à l'accouplement, à la fin d'un accouplement ou encore lors de rencontres agonistiques. Dans ce dernier cas, les cliquetis sont plus rapides lorsque les antagonistes sont proches. Bien que SIMMONS (1955) ait opéré une distinction entre les tic-tac et les cliquetis, la différence se situe à un niveau comportemental et non structural. La représentation sonographique des notes est en effet semblable et la différence perçue à l'oreille provient du fait que les tic-tac sont émis alternativement par les deux membres du couple alors que les cliquetis sont émis par un individu à la fois (**fig. 10**).

- **Les nasillements** (*twanging*) sont utilisés durant les interactions agonistiques par un oiseau qui ne montre pas de tendance à attaquer ou comme cri de contact régulier quand le couple est réuni, qu'il soit près du nid ou en déplacement. Les nasillements sont aussi utilisés comme cri de nourrissage des jeunes. Tout comme les glossements, ils sont émis le bec fermé et il est donc souvent impossible de savoir lequel des membres du couple les a lancés (**fig. 10**).

- **Les glossements** (*clucking*) sont lancés de manière répétée pendant les déplacements du couple autour du territoire et principalement lors du retour au nid. Ils sont alors généralement suivis de nasillements. Ces vocalisations sont émises sans que le bec de l'oiseau ne soit ouvert et il est très difficile de les attribuer à un individu en particulier lorsqu'il se trouve à proximité de son partenaire. Ces vocalisations peuvent aussi être dirigées vers un intrus, par un oiseau qui ne montre pas de tendance à attaquer. Il nage alors en tournant sur place, cou tendu au ras de l'eau, les ornements de la tête aplatis. Dans ce cas, la série de glossements est souvent suivie de grondements.

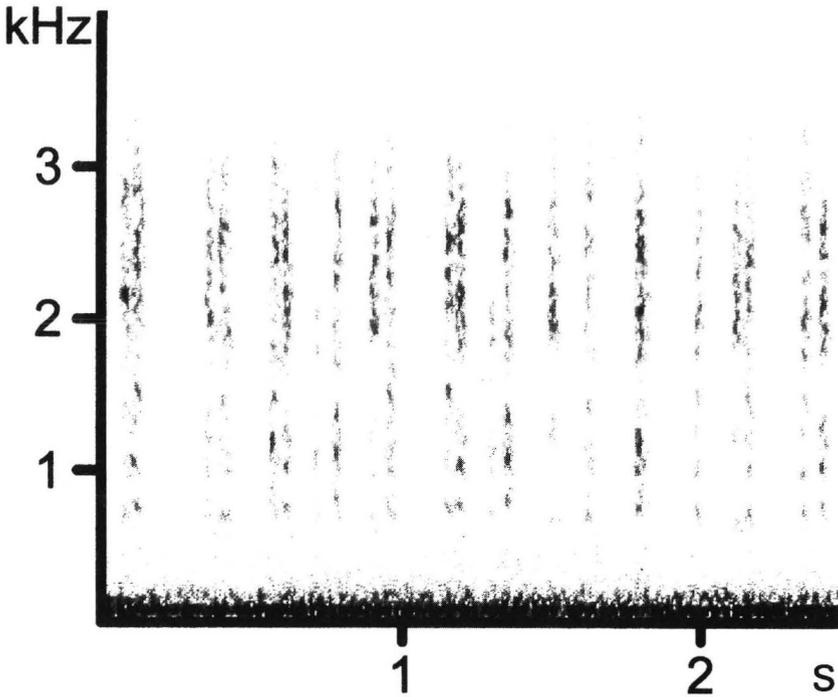
Nous avons aussi observé une femelle à proximité de son nid, lançant des glossements dans la même attitude que celle décrite plus haut, alors que son mâle s'était éloigné pour échanger une série de secouements de tête avec une autre femelle (**fig. 10**).



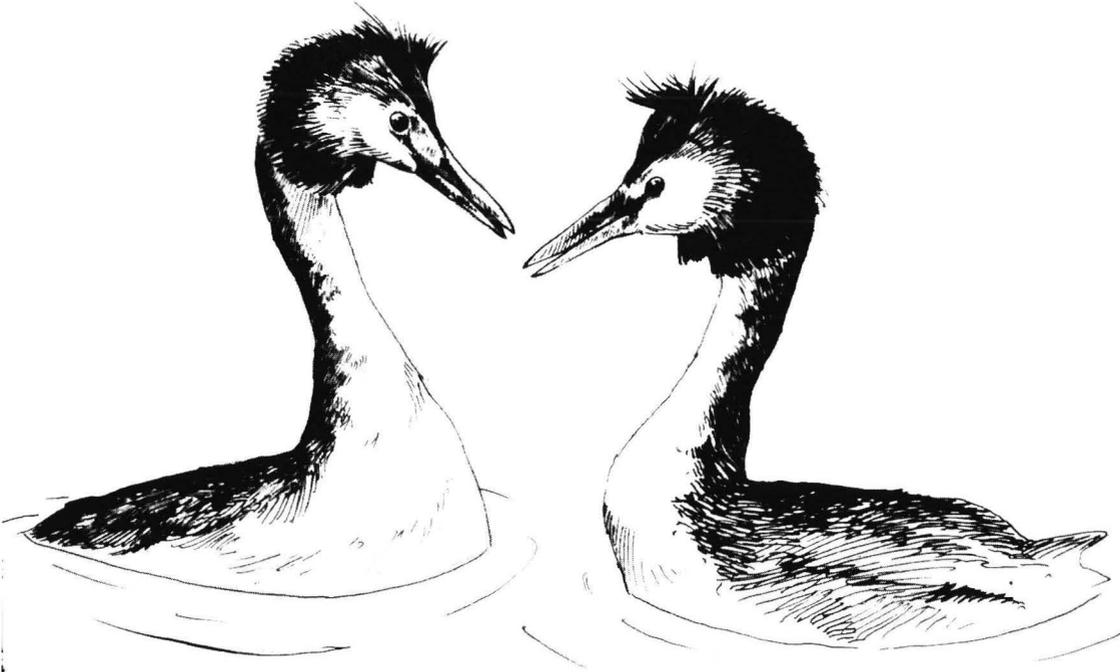
**Photo 3.** Attitude du grèbe huppé émettant des glossements, cou tendu au ras de l'eau et ornements de la tête aplatis (photo M. LONEUX).



**Photo 4.** Lors du retour au nid, des glossements sont émis, bec fermé, ce qui complique l'identification de l'individu émetteur (photo M. BOCKIAU).



**Fig. 11.** Sonogramme de « tic-tac » émis par deux individus face à face.



**Fig. 12.** Attitudes des individus émetteurs lors de la production des « tic-tac ». Ceux-ci accompagnent les hochements de tête de grande intensité (dessin Ch. NOEL).

- **Les tic-tac** (*ticking*) sont répétés continuellement pendant les secouements de tête de haute intensité qui ont lieu après une séparation ou un affrontement. S'ils sont séparés, le mâle et la femelle se dirigent tout d'abord l'un vers l'autre, ornements de la tête déployés, parfois dans une version de la position de menace et en lançant des **rha**. Lorsqu'ils s'approchent l'un de l'autre, ils relèvent progressivement la tête, bec dirigé vers le bas. Pendant les derniers stades de l'approche et au début de la cérémonie qui la suit, les grèbes poussent, bec ouvert, le « tic-tac » caractéristique qui alterne deux sons sur deux notes, un son sur une note haute et un, deux ou trois tons plus bas. Si les deux oiseaux sont déjà proches, ils commencent immédiatement les tic-tac. Il est à noter que, lors de la cérémonie de la découverte, lors de la « danse des pingouins », ou après un accouplement voire encore pendant la couvaison, les secouements de tête ont lieu en silence (**fig. 11 et 12**).

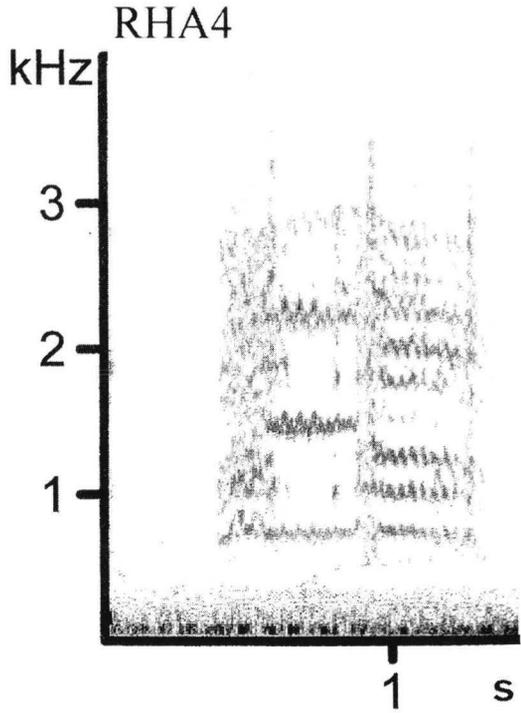
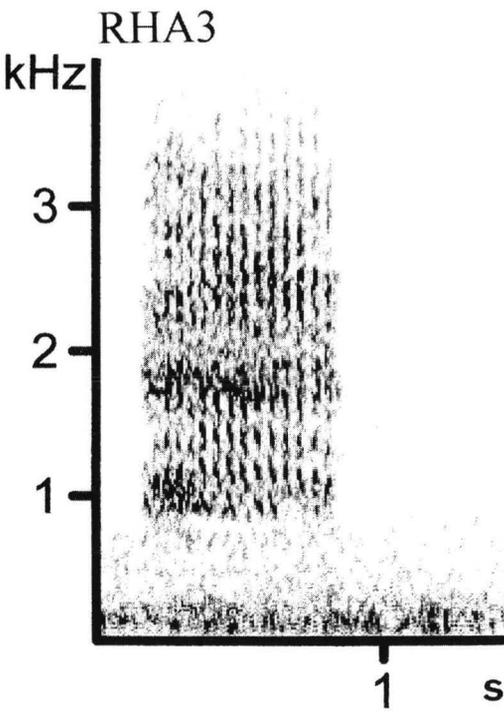
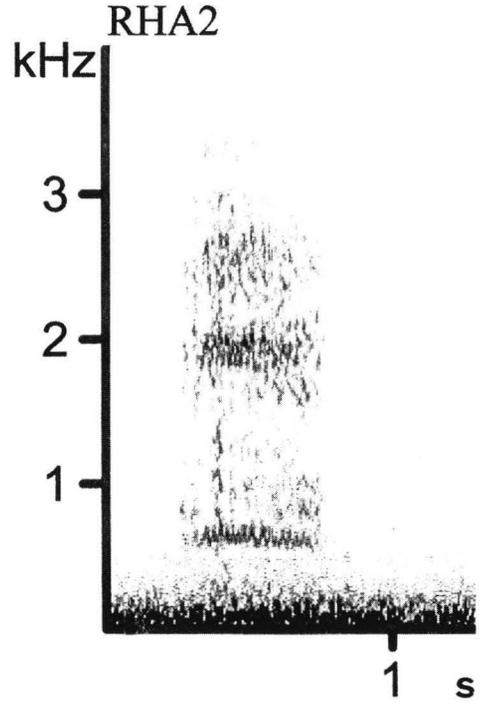
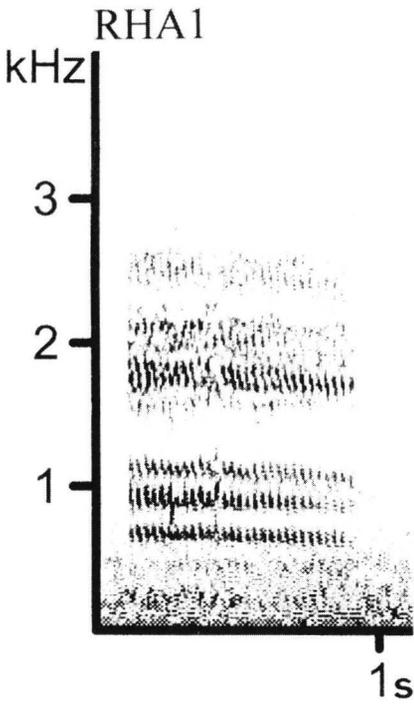
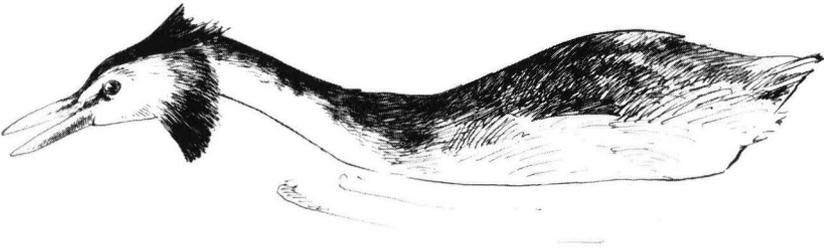


Fig. 13. Sonogrammes des différents types de « rha » émis par les grèbes huppés sur le site de Lanaye « Vieille Meuse ».

• **Les rha** sont utilisés comme manifestation de menace ou, plus rarement, lors des retrouvailles de deux partenaires. Ils sont, dans ce cas, suivis d'une série de secouements de tête. Un **rha 3** est aussi parfois émis avant une série de croassements, pendant que l'oiseau dresse le cou. Durant les affrontements territoriaux, les individus qui émettent des **rha** ont le cou tendu au ras de l'eau, le bec ouvert, la crête séparée en deux huppées, la collerette étalée et avancent sur l'eau. Cependant, généralement, tous les grèbes impliqués dans une rencontre agonistique émettent des vocalisations et il est presque toujours impossible d'attribuer ces derniers aux individus qui les ont produits. Les différents types de **rha** peuvent être émis par un même grèbe dans des situations apparemment semblables. Cependant, il semble, au vu de nos observations, que le **rha 4** n'intervienne que lorsque les antagonistes sont vraiment très proches (**fig. 13** et **14**).



**Fig. 14.** Attitude de l'individu émetteur lors de la production d'un « rha » (dessin Ch. NOEL).

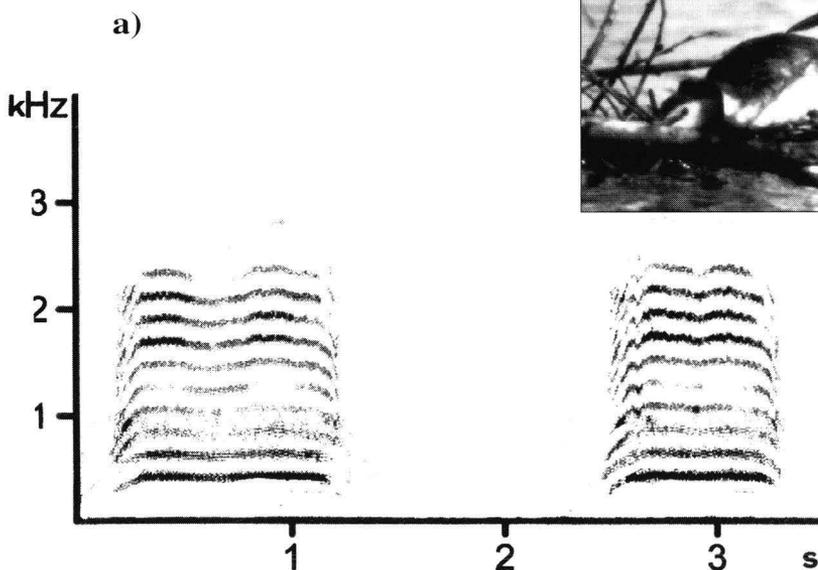


**Photo 5.** Sur le site de la « Vieille Meuse » de Lanaye, la proximité des sites de nidification rend les interactions entre individus très nombreuses. Les vocalisations y sont donc entendues fréquemment (photo M. LONEUX).

• **Les meuglements** (*mooring*) sont poussés en de longs crescendos juste avant la copulation. Ils sont émis par un individu couché sur le nid, en position d'invitation à l'accouplement (généralement la femelle). Celui-ci rabat crête et collerette, étend le cou sur le nid et balance la tête latéralement. Durant les meuglements, le bec de l'oiseau reste fermé. Le plus souvent, le partenaire se trouve alors juste à côté du nid. Une série de meuglements est parfois entrecoupée de secouements du corps de l'oiseau (**fig. 15** et **photo 6**).

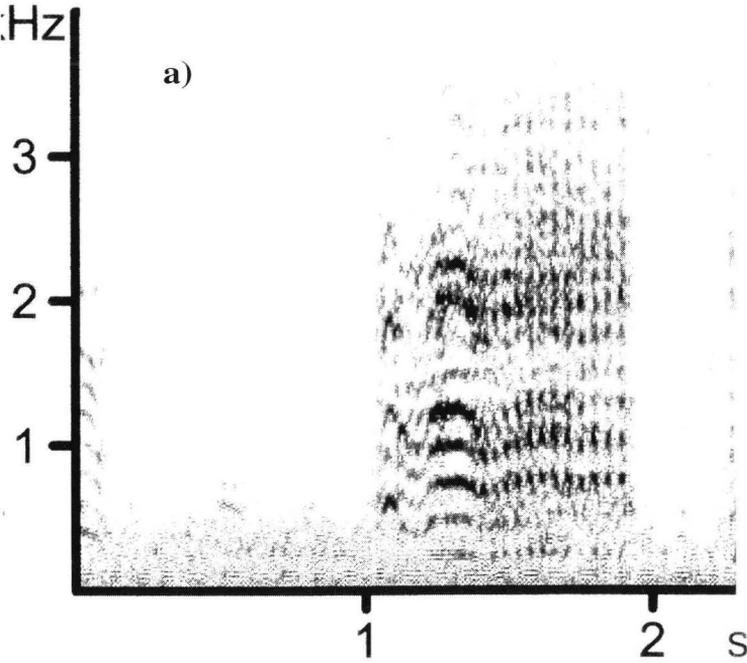


**Photo 6.**  
(L. DUMONT).



**Fig. 15.** Sonogramme d'un meuglement (**15a**) et position de l'individu émetteur (**fig. 15b** et **photo 6**) (dessin Ch. NOEL).

• **Le caquetage** (*rattling*) est émis lors de la copulation. Suite à une série de meuglements, le grèbe qui se trouvait sur l'eau (généralement le mâle) saute brusquement sur le dos de son partenaire. Pendant l'accouplement, il pousse, bec ouvert, les vocalisations appelées caquetages. A ce moment, sa collerette est étalée et sa huppe dressée. A la fin de l'accouplement, le caquetage se change progressivement en cliquetis (**fig. 16**).



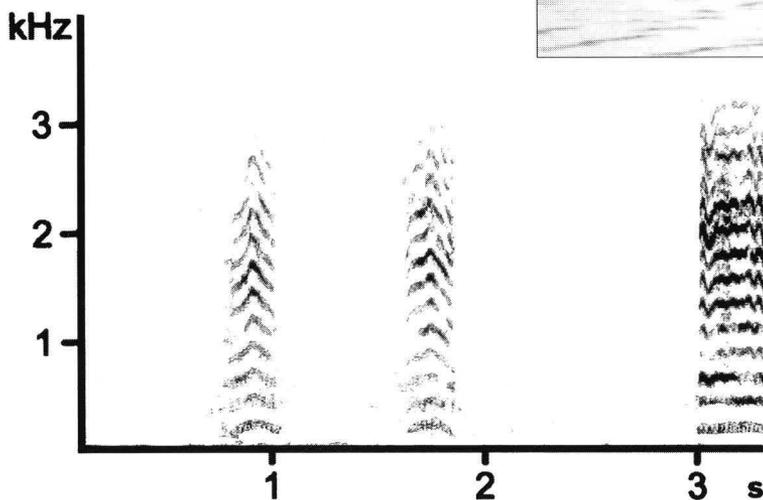
**Photo 7.**  
(L. DUMONT).



**Fig. 16.** Sonogramme d'un caquetage (16a) émis lors de l'accouplement et position des individus émetteurs (**fig. 16b** et **photo 7**) (dessin Ch. NOEL).

- **Les cris de contact** sont émis par les parents, lors du retour au nid après une absence ou lorsque le poussin tente de remonter sur le nid ou sur le dos d'un adulte. Ils n'ont jamais été observés lors du nourrissage des jeunes. Ils sont difficilement enregistrables puisque les grèbes s'en vont élever leurs jeunes en pleine eau (**fig. 17** et **photo 8**).

**Photo 8.**  
(M. LONEUX).



**Fig. 17.** Sonogramme d'un cri de contact et contexte d'émission.

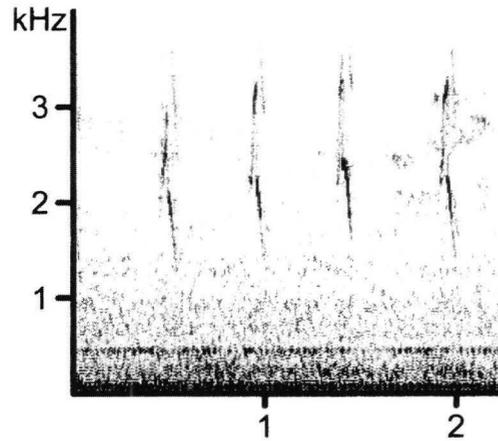
### Cris propres aux jeunes

- **les couinements** (*squeaking*) sont lancés dans les moments de stress, lorsque les parents se sont éloignés ou ont plongé, lorsque le jeune tombe dans l'eau ou ne parvient pas à remonter sur le dos d'un adulte (**fig. 18a** et **photo 9**).

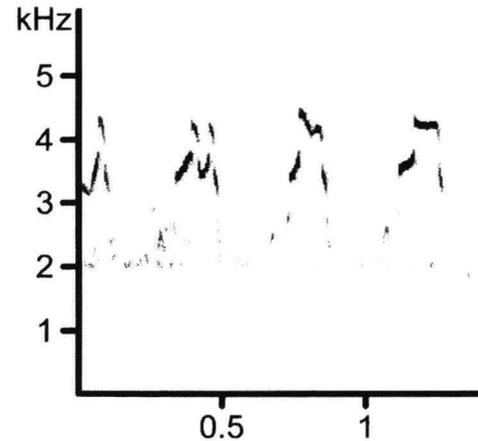
- **les pépiements** (*peeping*) sont émis presque continuellement par les jeunes, lors des périodes de repos, sur le nid ou sur le dos d'un parent, ainsi qu'après des apports de nourriture réalisés par les parents (**fig. 18b**).

- **les câlineries** (*wheedling*) sont émises avec insistance en présence des parents et semblent fournir à ces derniers les stimuli incitant au nourrissage (**fig. 18c** et **photo 10**).

a) Couinements



b) câlineries



c) pépiements

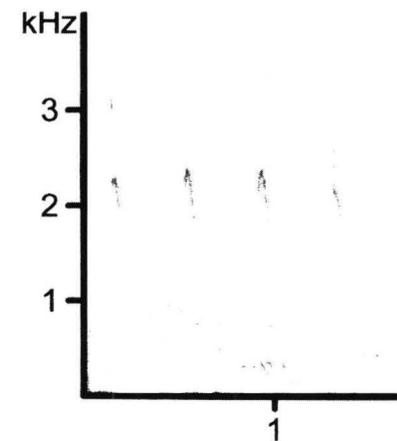


Photo 10.



Photo 9.

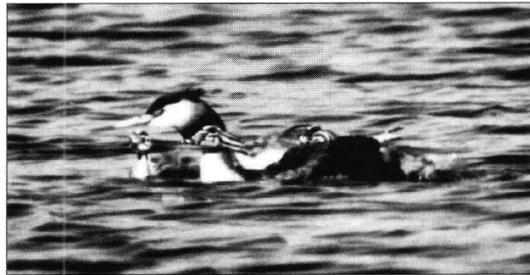


Fig. 18. Sonogrammes des différents cris émis par les jeunes : **18a** : couinements ; **18b** : câlineries ; **18c** : pépiements. Les **photos 9** et **10** illustrent respectivement les contextes d'émission des couinements et des câlineries (photos M. LONEUX).

**Tableau I.** Caractéristiques des vocalisations propres aux adultes de grèbes huppés.

Type de vocalisations	Contexte	Position	Durée des notes (en secondes)	Durée des intervalles (en secondes)	Fréquences minimales (en kHz)	Fréquences maximales (en kHz)	Nombres de notes par phrase
<b>Cliquetis</b>	Déplacements sur le territoire Activité à proximité du nid Rencontres agonistiques	Normale	(*)	0,253 ± 0,120 n = 360	0,5 (***)	3,5 (***)	Longues phrases pouvant durer plusieurs minutes
<b>Croassement (1<sup>e</sup> partie)</b>	Individu isolé	Cou dressé	0,384 ± 0,079 n = 109	dépend de la présence ou l'absence de la deuxième partie	0,632 ± 0,034	de 1,5 à 4 selon les individus	1 à 4
<b>Croassement (2<sup>e</sup> partie)</b>	Individu isolé	Cou dressé	0,444 ± 0,195 n = 79	idem	0,592 ± 0,026 n = 79	de 1,5 à 4 selon les individus	idem
<b>Grognement</b>	Approche d'un prédateur potentiel	Cou dressé, bec ouvert	0,788 ± 0,290 n = 10	0,788 ± 0,290 n = 10	0,524 ± 0,202 n = 10	2,93 ± 1,05 n = 10	1 à 3 (****)
<b>Rha 1</b>	Rencontres agonistiques	Cou tendu au ras de l'eau	0,781 ± 0,198 n = 216	0,697 ± 0,192 n = 180	0,621 ± 0,034 n = 216	3,5 (***)	1 à 12 (****)
<b>Rha 2</b>	Rencontres agonistiques	Cou tendu au ras de l'eau	0,349 ± 0,098 n = 28	0,318 ± 0,122 n = 17	0,572 ± 0,134 n = 28	3,5 (***)	1 à 10 (****)
<b>Rha 3</b>	Rencontres agonistiques ou avant grognement	Cou tendu au ras de l'eau	0,526 ± 0,074 n = 23	0,487 ± 0,230 n = 4	0,5 (***)	4 (***)	1 ou 2 (****)
<b>Rha 4</b>	Rencontres agonistiques de haute intensité	Cou tendu au ras de l'eau	0,649 ± 0,114 n = 64	0,586 ± 0,145 n = 17	0,648 ± 0,049 n = 64	3 (***)	1 à 4 (****)
<b>Nasillement</b>	Cri de contact Rencontres agonistiques Nourrissage des jeunes	Normale Cou tendu au ras de l'eau	0,132 ± 0,028 n = 372	0,170 ± 0,047 n = 184	0,18 ± 0,01 n = 372	4 (***)	2,199 ± 0,571 n = 372
<b>Tic-tac</b>	Secouements de tête de haute intensité	Cou dressé, bec dirigé vers le bas	(*)	quelques dixièmes de secondes (**)	0,5 (***)	3,5 (***)	(***)
<b>Meuglement</b>	Invitation à l'accouplement	Couché sur le nid	0,690 ± 0,266 n = 110	1,365 ± 0,225 n = 110	0,083 ± 0,25 n = 110	2,866 ± 0,758 n = 0,758	3 à 25 (***)
<b>Caquetage</b>	Accouplement	Au-dessus pendant l'accouplement	0,603 ± 0,278 n = 22	0,343 ± 0,192 n = 20	0,198 ± 0,044 n = 32	3,660 ± 0,239 n = 32	
<b>Gloussissement</b>	Pendant les déplacements sur le territoire Lors d'interactions agonistiques	Normale Cou tendu au ras de l'eau	0,178 ± 0,078 n = 250	0,275 ± 0,125 n = 220	0,210 ± 0,010 n = 250	4 (***)	de 1 à 20 (****)
<b>Cri de contact</b>	En présence des jeunes	normale	0,188 ± 0,030 n = 15	0,378 ± 0,111 n = 15	2,719 ± 0,225 n = 15	2,719 ± 0,225 n = 15	3

(\*) vocalisations dont la durée est trop courte pour être mesurée,

(\*\*) intervalle entre les vocalisations difficilement déterminable car elles sont émises simultanément par les deux membres du couple,

(\*\*\*) limite de la gamme de fréquences donnée à titre indicatif lorsqu'elle dépend fortement des conditions d'enregistrement,

(\*\*\*\*) le nombre de notes émises dépend fortement du contexte.

## Recherche de variabilité au sein des vocalisations

### Variations saisonnières

De larges variations quant à l'importance d'utilisation des différentes vocalisations ont été observées au cours de la saison de reproduction. La plupart d'entre elles ne sont émises que durant les parades (gloussements, rha, tic-tac, croassements, meuglements et caquetage), D'autres continuent à être émises mais plus rarement durant la couvaison et l'élevage des jeunes (nasillements et cliquetis). Les cris de contact ne sont produits qu'en présence des jeunes et les grognements, lorsqu'un prédateur s'approche du nid.

### Choix des vocalisations analysées

Parmi les vocalisations répertoriées, il nous fallait écarter celles qui ne pourraient présenter des variations individuelles ou géographiques décelables. En effet, diverses caractéristiques des vocalisations rendent très difficile la recherche de variabilité. Nous avons ainsi écarté d'emblée plusieurs types de vocalisations sur base des critères suivants :

- vocalisations de durée trop courte pour être mesurée ;
- vocalisations dont les limites des spectres de fréquences ne peuvent être déterminées avec précision ;
- vocalisations présentant une trop grande variabilité intra-individuelle ;
- vocalisations émises dans des contextes qui permettent rarement de déterminer avec certitude l'identité de l'émetteur, que ce soit parce que les vocalisations sont produites simultanément par plusieurs individus ou parce qu'elles sont émises, bec fermé, en présence d'autre(s) grèbe(s) ;
- vocalisations pour lesquelles nous possédons un échantillonnage trop faible.

Le **tableau II** résume les raisons qui nous ont poussé à écarter bon nombre des vocalisations du grèbe huppé lors de notre recherche d'éventuelles variations individuelles ou géographiques.

**Tableau II.** Inventaire des raisons qui nous ont poussé à écarter différentes vocalisations de la recherche de variabilité.

	Durées trop courtes	Limites du spectre de fréquences imprécises	Variabilité individuelle trop importante	Identité de l'émetteur inconnue	Trop peu de données
Gloussements		x	x		
Croassements					
Grognements			x		x
Cliquetis	x	x	x		
Rha		x	x	x	
Nasillements				x	
Tic-tac	x	x		x	
Meuglements			x		
Caquetages		x			
Contact			x		x

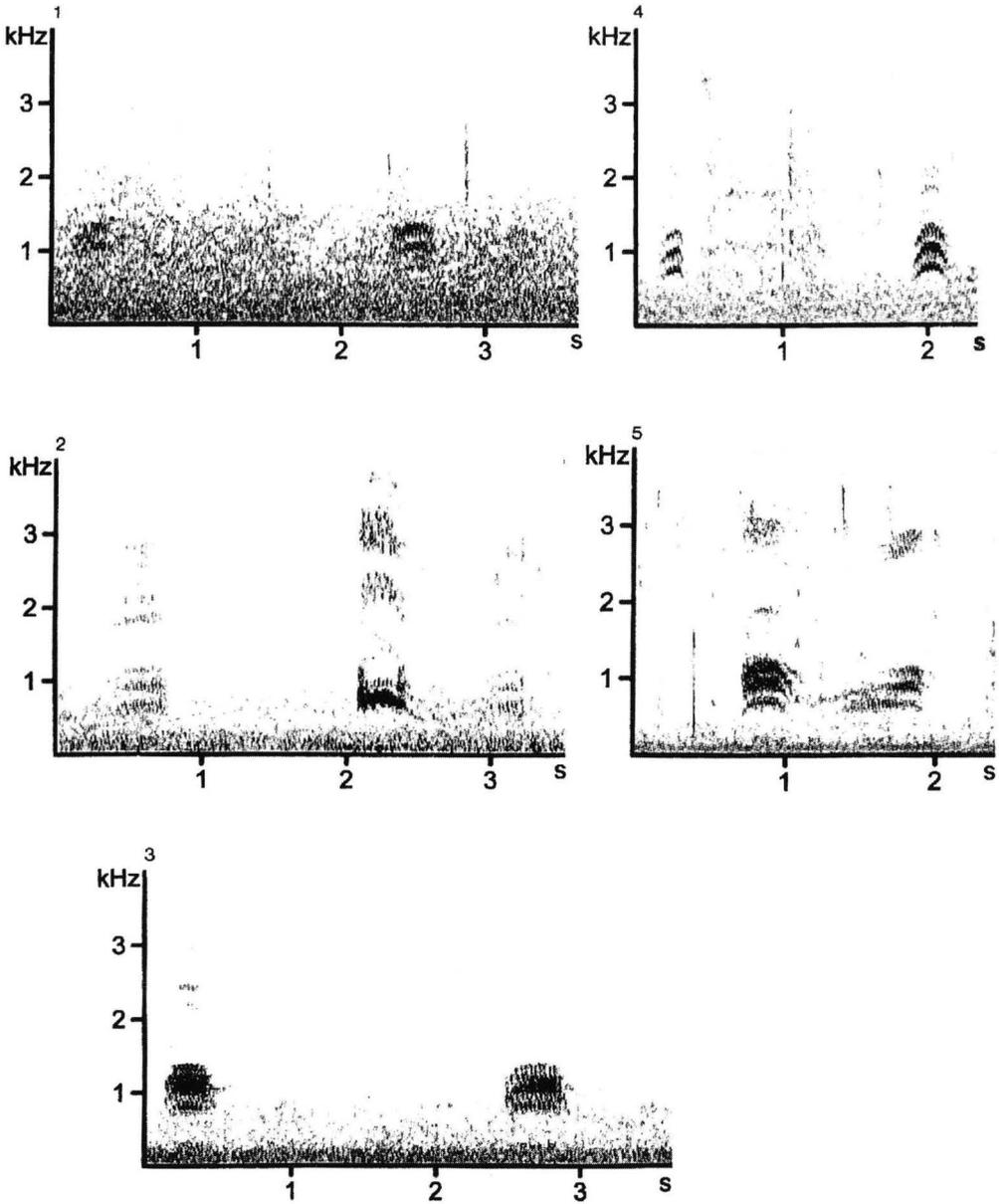


Fig. 19. Sonogrammes de croassements de grèbes huppés provenant de différentes localités. Les individus de Visé se distinguent des autres par des fréquences plus élevées.

On remarque donc que les croisements sont les vocalisations du grèbe huppé qui se prêtent le mieux à une étude de variabilité.

### *Recherche de variabilité au sein des croisements*

- **Variabilité intra-individuelle**

Les **tableaux** repris en **annexes I et II** illustrent la variabilité intra-individuelle de la première et de la deuxième partie du croisement pour différents individus sur différents sites concernés tandis que les **tableaux** repris en **annexes III et IV** donnent la durée de la première et de la deuxième partie respectivement des croisements des mêmes individus.

L'analyse de la variance des indices de différence obtenus pour les différentes vocalisations de chaque individu est hautement significative, qu'elle soit réalisée par des méthodes paramétriques ( $p < 0,001$ ) ou par le test de KRUSKAL WALLIS ( $p < 0,0006$ ). En clair, cela signifie que les croisements sont significativement plus stéréotypés chez certains individus que chez d'autres.

La variabilité constatée ne provient pas de différences dans les gammes de fréquences occupées par les vocalisations d'un même individu. En effet, lors de la recherche des indices de différence, le meilleur recouvrement, obtenu pour les sonogrammes des différents croisements d'un même grèbe, correspondait toujours à celui réalisé en ajustant les fréquences selon la référence donnée par le sonographe. Par contre, le calcul des écarts types de durée des notes montre des différences importantes entre les individus.

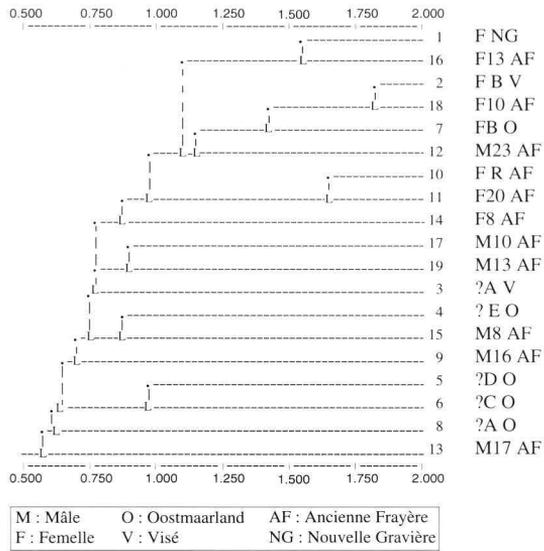
- **Variabilité interindividuelle**

La méthode des indices de différences nous montre qu'au sein de chaque site où des enregistrements ont été réalisés sur une quantité suffisante d'individus, la moyenne des différences intra-individuelles est inférieure à celle des différences interindividuelles.

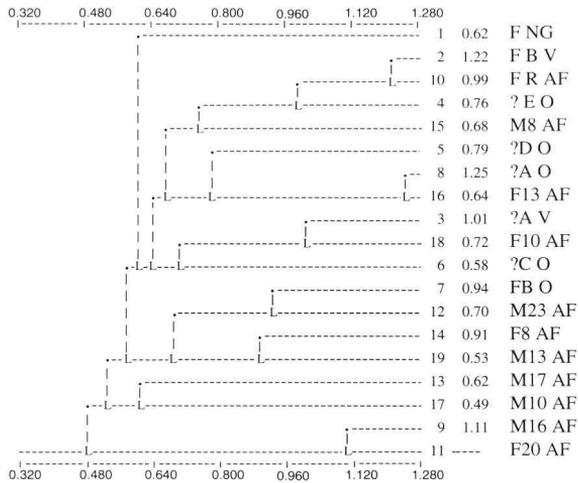
**Tableau III.** Comparaison des indices de différence intra- et interindividuels respectivement sur les sites de l'ancienne frayère et d'Oostmaerland.

Sites	Moyenne intra-individuelle des ID	Moyenne inter-individuelle des ID
Ancienne Frayère	0,317 ± 0,245	0,816 ± 0,299
Oostmaerland	0,133 ± 0,049	0,626 ± 0,246

Cependant, ces résultats sont à considérer avec une certaine réserve, en gardant à l'esprit que le nombre d'enregistrements pris en considération varie d'un grèbe à l'autre et que des différences de variabilité existent entre les individus.



**Fig. 20.** Comparaison de la première partie du croassement chez les différents individus (ajustement des fréquences selon la référence du sonographe).



**Fig. 21.** Comparaison de la première partie du croassement chez les différents individus (ajustement des fréquences selon le meilleur recouvrement).

## Variabilité régionale

Les **tableaux** figurant en **annexes V, VI, VII et VIII** nous donnent les ID obtenus en comparant la première et la deuxième partie du croisement pour les différents sites étudiés que l'ajustement des sonogrammes ait été fait ou non suivant l'échelle des fréquences.

Lorsque l'on compare les ID interindividuels pour un même site et les ID de divers sites, on ne remarque pas de différence significative entre les enregistrements réalisés sur l'ancienne frayère, sur la nouvelle gravière ainsi qu'à Oostmaerland. Par contre, les moyennes des ID sont plus élevées lorsque l'on compare les sonogrammes réalisés sur l'un de ces sites à ceux obtenus à Visé. Cependant, lorsque l'on calcule les ID en ajustant les fréquences de manière à obtenir le meilleur recouvrement possible de la trace et du sonogramme, les différences s'estompent. Les variations constatées proviendraient donc d'un changement (vers le haut) des gammes de fréquences occupées par les croisements des grèbes de Visé (**fig. 19**).

**Tableau IV.** Comparaison des indices de différence interindividuels obtenus sur les différents sites d'enregistrement.

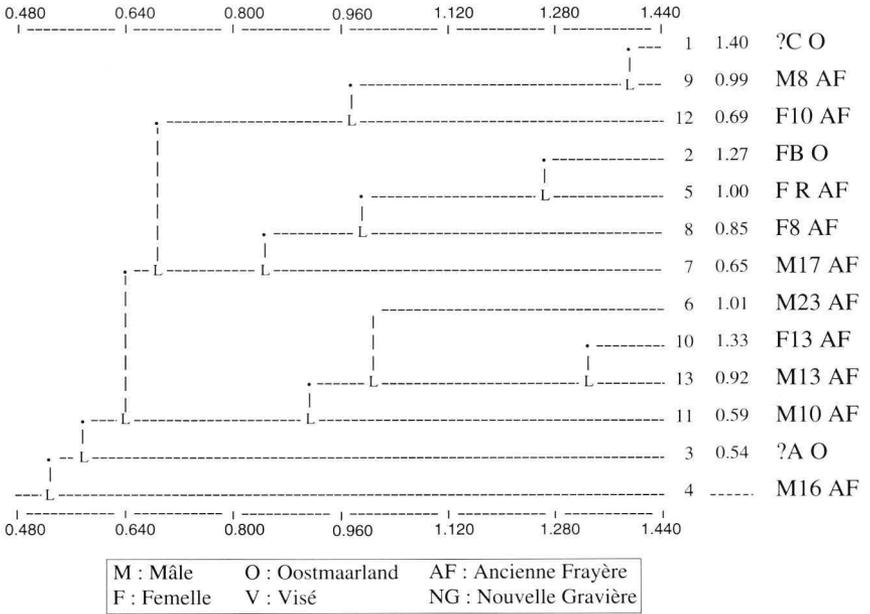
	Ancienne frayère	Nouvelle gravière	Oostmaerland	Visé
Ancienne frayère	0,816 ± 0,299	0,665 ± 0,416	0,686 ± 0,292	1,036 ± 0,478 <b>0.619±0.226</b>
Nouvelle gravière		*	0,629 ± 0,111	0,973 ± 0,491 <b>0.512±0.161</b>
Oostmaerland			0,626 ± 0,246	0,950 ± 0,389 <b>0.544±0.165</b>
Visé				*

\* Nombre d'individus insuffisant que pour calculer une moyenne interindividuelle.

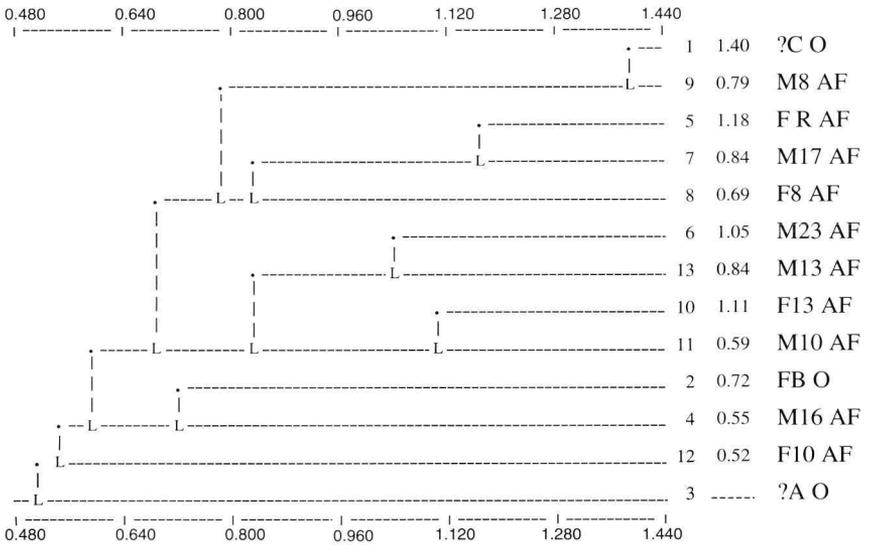
## Analyse des dendrogrammes

### 1° Comparaison des premières parties des croisements

- En maintenant les fréquences (**fig. 20**)
  - Aucune différence géographique ne semble se détacher.
  - Les individus dont les vocalisations sont proches sont toujours du même sexe.
- En ajustant les fréquences (**fig. 21**)
  - Les différences entre certains individus sont réduites. La différenciation individuelle fait donc intervenir des variations de fréquences.
  - Les relations entre individus du même sexe s'estompent. Les deux sexes utiliseraient donc des gammes de fréquences sensiblement différentes (l'ajustement des fréquences se faisait toujours vers le haut pour les femelles).



**Fig. 22.** Comparaison de la deuxième partie du croassement chez les différents individus (ajustement des fréquences selon la référence du sonographe).



**Fig. 23.** Comparaison de la deuxième partie du croassement chez les différents individus (ajustement des fréquences selon le meilleur recouvrement).

## 2° Comparaison de la deuxième partie des croassements (fig. 22 et 23)

- Cette deuxième partie n'est pas émise par tous les grèbes. La présence ou l'absence de celle-ci intervient donc dans la différenciation individuelle et constitue un critère stable perceptible à l'oreille.
- Cette partie est de moindre intensité que la première et il arrive que, bien qu'audible, elle soit complètement camouflée par le bruit de fond sur le sonogramme.
- Les différences interindividuelles, de même que celles liées au sexe, sont moins marquées que pour la première partie de la vocalisation. La différenciation individuelle se fait donc plutôt sur base de cette dernière.

Il ressort donc de l'analyse des dendrogrammes que la variabilité observée permet une discrimination sexuelle et une distinction interindividuelle basées sur la gamme de fréquences occupée par la vocalisation. Par contre, la variabilité géographique mise en évidence par le calcul des indices de différence n'apparaît pas clairement ici.

## Discussion

L'analyse sonographique des vocalisations du grèbe huppé nous a permis de dresser l'inventaire du répertoire de l'espèce et de décrire de manière fiable les caractéristiques des types d'émission ainsi que le contexte comportemental dans lequel ils surviennent.

La liste des vocalisations dressée sur base de nos sonogrammes concorde assez bien avec celle établie « à l'ouïe » par SIMMONS (1955). Nous avons néanmoins décelé quatre types de vocalisations intervenant dans les interactions agonistiques alors que SIMMONS (1955) n'en relevait que deux que nous avons nommées par onomatopées **Rha 1**, **Rha 2**, **Rha 3**, **Rha 4**. Nous avons également mis en évidence un type de vocalisation non décrit par SIMMONS, à savoir le **cri de contact** émis par les adultes en présence des jeunes. En ce qui concerne les croassements et contrairement à ce que pensaient HUXLEY (1914) et SIMMONS (1955), nous avons pu montrer que ceux-ci sont bien émis par les deux membres du couple et non par la seule femelle.

Nos observations montrent que les vocalisations chez le grèbe huppé sont difficilement dissociables des signaux visuels exécutés simultanément et ce, dans la plupart des interactions sociales, comme la formation et le maintien des couples, la synchronisation des partenaires ou la défense du territoire... Néanmoins, la plupart de ces interactions ont lieu en pleine eau, c'est-à-dire là où la visibilité est excellente. Le milieu de vie de l'espèce permet aux individus de se voir quasi en permanence. Les vocalisations ne joueraient donc, chez le grèbe, qu'un rôle secondaire par rapport aux signaux visuels, contrairement à ce qui se passe pour des espèces évoluant dans des milieux plus fermés (WILEY, 1971 ; EVANS, 1982 ; GAILLY, 1984). Elles pourraient cependant prendre le pas

sur les signaux visuels lorsque les individus interagissant sont fort éloignés l'un de l'autre, comme c'est le cas parfois lors de l'émission des croassements.

Les vocalisations présentant des caractéristiques mesurables, susceptibles d'intervenir dans une reconnaissance individuelle, sont peu nombreuses car la plupart des thèmes spécifiques sont émis avec une grande variabilité intra-individuelle. Cependant, une analyse de la variance des indices de différence a montré que les vocalisations de certains grèbes pouvaient être plus stéréotypées que d'autres. Cette variation semble porter sur la durée des émissions et pourrait éventuellement être liée à l'âge des individus. Cette hypothèse reste néanmoins à vérifier.

La technique de l'indice de différence a confirmé ce qui se dégageait d'un examen rapide des quelque deux mille sonogrammes réalisés, à savoir que les croassements, malgré une relative variabilité intra-individuelle, permettaient une reconnaissance bien marquée entre individus. En effet, il est presque toujours possible d'attribuer, au vu de la représentation sonographique, un croassement donné, au grèbe qui l'a émis. Les gammes de fréquences utilisées sont très stables pour chaque individu.

Les mesures effectuées ont permis de montrer que les variations observées portent non seulement sur la durée des notes, comme c'est d'ailleurs le cas chez d'autres oiseaux « primitifs » (BROOKE, 1978 ; GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1985 ; PEAKE *et al.*, 1993 ; GILBERT *et al.*, 1994 ; RYELANDT et VASSEN, 1995,...), mais aussi, sur des modulations de fréquences comme c'est le cas chez le tétras-lyre ou le grand tétras (KEULEN, 1995). La distribution des intensités, quant à elle, n'a pu être déterminée, les vocalisations se situant dans des gammes de fréquences trop basses pour pouvoir être filtrées ; néanmoins aucun résultat probant n'apparaît dans les oscillogrammes réalisés.

Pour démontrer que le croassement permet effectivement une reconnaissance interindividuelle chez les grèbes huppés, il serait nécessaire d'effectuer des expériences de rediffusion, comme cela a été effectué chez d'autres espèces moins évoluées (BEER, 1969 ; BROOKE, 1978 ; JOUVENTIN *et al.*, 1979 ; BAKER, 1982,...) ou chez les oscines (LEROY, 1979).

Il est intéressant de constater que la reconnaissance interindividuelle reposerait sur les croassements c'est-à-dire sur les seules vocalisations qui soient émises lorsque les individus ne peuvent échanger de signaux visuels, les signaux acoustiques étant alors leur unique moyen de différenciation individuelle.

L'hypothèse selon laquelle la reconnaissance vocale ne serait présente que pour pallier une impossibilité de reconnaissance visuelle, est encore appuyée par le fait qu'aucun croassement n'a été entendu dans la réserve de « *Koningsteen* » à Thorn, bien que des interactions et des vocalisations nombreuses aient pu y être observées. La raison pourrait en être que les individus

regroupés, sur ce très petit plan d'eau bien dégagé, se voient en permanence et n'ont donc pas besoin de signaux acoustiques pour se reconnaître individuellement. Cette hypothèse reste néanmoins à confirmer vu le caractère relativement ponctuel de nos prises de son, sur ce site.

La gradation des variations mise en évidence par la méthode des indices de différence permet également de montrer une variabilité moindre entre individus du même sexe qu'entre individus de sexe opposé. Comme le pressentait RUWET (1984), une reconnaissance des sexes sur base des vocalisations serait donc possible et permettrait peut-être de pallier l'absence de dimorphisme. Si de telles variations existent et sont mesurables, elles n'en sont pas pour autant perceptibles par l'oreille humaine.

Les travaux de JOUVENTIN (1972) ainsi que ceux de GUILLOTIN et JOUVENTIN (1980) avaient déjà mis en évidence une reconnaissance du sexe établie sur base des vocalisations chez des espèces où le dimorphisme est absent. Le croassement du grèbe pourrait jouer le même rôle, lors de la formation des couples. Ici encore, des expériences de rediffusion seraient nécessaires pour appuyer cette hypothèse.

La réduction des effectifs de grèbes et le petit nombre d'enregistrements obtenus sur les sites éloignés de Lanaye (principalement sur les plans d'eau de Bruxelles) ne nous permettent pas d'affirmer ou d'infirmer l'existence de variations géographiques dans l'émission du croassement du grèbe huppé. Cependant les résultats obtenus à Visé, bien que trop peu nombreux pour nous donner une certitude, semblent nous montrer une transposition des vocalisations vers des gammes de fréquences plus élevées pour ce site. Il pourrait s'agir là d'une variation géographique sous-tendue par une pression environnementale, à savoir, le bruit de fond très important à cet endroit. Les expériences de propagation du son montrent en effet, rappelons-le, que des oiseaux fréquentant des milieux bruyants produisent des chants occupant des gammes de fréquences relativement plus élevées par rapport à des individus de la même espèce habitant des endroits plus silencieux (MARTEN et MARLER, 1977).

D'une part, cette variation géographique pressentie pourrait être à l'origine d'un phénomène de dialecte mais cette hypothèse impliquerait une fidélité des grèbes à leur site de reproduction. A notre connaissance, aucune étude dans ce domaine n'a encore été réalisée et nous avons même émis plus haut l'hypothèse inverse pour justifier les fluctuations d'effectifs observées, cette année, sur les différents plans d'eau ; on ne pourrait dès lors, en aucun cas, qualifier de « dialectes » les variations géographiques observées dans l'émission des vocalisations du grèbe.

D'autre part, cette transposition vers des gammes de fréquences plus élevées pourrait résulter d'une adaptation à produire momentanément des vocalisations susceptibles d'être perçues dans des environnements bruyants comme cela a déjà été constaté chez l'étourneau sansonnet (KEULEN, 1984) et ne serait en aucun cas interprétée comme un phénomène dialectal.



**Photo 11.** L'étude réalisée révèle une certaine complexité des vocalisations du grèbe huppé et démontre, une fois de plus, que des espèces à syrinx peu développée peuvent également réaliser un système de communication acoustique efficace, à l'instar des oscines. Néanmoins, dans les parades, les signaux optiques semblent prendre le pas sur les signaux acoustiques (photo M. LONEUX).



**Photo 12.** Des travaux devront être menés ultérieurement pour déterminer le rôle des vocalisations dans les relations parents-jeunes. Les vocalisations des jeunes semblent en effet fort complexes et évoluent rapidement suivant l'âge (photo M. LONEUX).

## Conclusions

L'analyse sonographique des vocalisations du grèbe huppé nous a permis de dresser l'inventaire du répertoire de l'espèce et de caractériser de manière précise les différents types de vocalisations ainsi que le contexte dans lequel elles sont émises. Nous avons également pu mettre en évidence l'existence de variations dans l'émission des croassements ; celles-ci pourraient permettre la reconnaissance des sexes et la reconnaissance individuelle chez une espèce autrefois réputée pour la stéréotypie de ses vocalisations.

Ce travail, loin de répondre à toutes les questions que nous nous posons à propos des vocalisations du grèbe huppé, ne fait que soulever un coin du voile qui couvre cet aspect moins connu d'une espèce tant étudiée par les éthologues. Il ouvre ainsi la voie à une série de pistes de recherches qui pourraient être envisagées par la suite, notamment en ce qui concerne la mise en évidence de variations géographiques, l'existence de phénomènes dialectaux, l'établissement d'une reconnaissance parents-jeunes, l'évolution des cris des jeunes en fonction de l'âge... pour ne citer que quelques-uns des points à préciser.



**Photo 13.** Grèbe huppé adulte, au plumage gonflé, abritant sous les ailes sa nichée (photo M. LONEUX).

## REMERCIEMENTS

Notre reconnaissance s'adresse à M. le Professeur Jean-Claude RUWET, ainsi qu'aux Drs Lucien HANON, Roland LIBOIS, Johan MICHAUX et Pascal PONCIN pour l'aide apportée dans la réalisation de ce travail. Un grand merci également à M<sup>me</sup> Michèle LONEUX et à M. Luc DUMONT pour le prêt de documents photographiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- BAKER M.C. (1982). — Individuality of vocalization in Dunlin : a possible acoustic basis for recognition of parent by offspring. *The Auk*, **99** : 770-774.
- BEER C.G. (1970). — On the response of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to the calls of adults : I. Recognition of the voice of the parents. *Animal Behaviour*, **18** : 652-660.
- BEER C.G. (1970). — On the response of laughing gull chicks (*Larus atricilla*) to the calls of adults : II. Age changes and response to different types of calls. *Animal Behaviour*, **18** : 661-677.
- BEER C.G. (1979). — Vocal communication between laughing gull parents and chicks. *Behaviour*, **70** (1-2) : 118-146.
- BERTRAM B.C.R. (1970). — The vocal behaviour of the Indian Hill Mynah (*Gracula religiosa*). *Animal Behaviour Monographs*, **3** : 79-192.
- BROOKE de L.M. (1978). — Sexual differences in the voice and individual recognition in the manx shearwater (*Puffinus puffinus*). *Animal Behaviour*, **26** : 622-629.
- BUITRON D. and G.L. NUECHTERLEIN (1993). — Parent-young vocal communication in eared grebes. *Behaviour*, **127** (1-2) : 1-20.
- CATCHPOLE C.K. (1979). — Vocal communication in birds. *Studies in biology*, **115** : 68 pp. Cambridge University Press.
- CATCHPOLE C.K. (1993). — *How do birds sing*. Cambridge University Press, 150 pp.
- CRAMP S. and SIMMONS K.E.L. (1977). — *Podiceps cristatus*. 78-89 in *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, vol. 1*. Oxford University Press.
- EMLEN S.T. (1972). — An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. *Behaviour*, **41** (1-2) : 130-171.
- EVANS R.M. (1982). — The development of learned auditory discriminations in the context of postnatal filial imprinting in young precocial birds. *Birds Behaviour*, **4** : 1-6.
- GAILLY P. (1984). — Communication acoustique et chants des oiseaux. Simplicité et complexité, un compromis. *Cah. Ethol. appl.*, **4** (1) : 73-120.
- GILBERT G., P.K. Mc GREGOR and G. TYLER (1994). — Vocal individuality as a census tool. Practical considerations illustrated by a study of two rare species. *J. Field Ornithol.*, **65** (3) : 335-348.
- GUILLOTIN M. et P. JOUVENTIN (1980). — Le pétrel des neiges à Pointe Géologie. *Le Gerfaut*, **70** (1) : 51-72.
- GUYOMARC'H C. et J.-C. GUYOMARC'H (1985). — La communication interspécifique chez les cailles : importance de la cadence interne des chants sur la sexualité des femelles de cailles japonaises *Coturnix coturnix japonica*. *Gibier Faune Sauvage*, **4** : 5-20.
- HANZAK J. (1952). — The great crested grebe, its ecology and economic significance. *Acta Mus. Nat. Pragae.*, **8B** : 3-37.
- HAUSBERGER M. (1979). — Contribution éthologique à l'analyse des populations d'étourneaux de la région de Rennes : structure et contexte fonctionnel des sifflements. Thèse de D.E.A. Université de Rennes.
- HUXLEY J.S. (1914). — The courtship behaviour of the great crested grebe (*Podiceps cristatus*) : with an addition to the theory of sexual selection. *Proc. Zool. Soc. London* : 491-562.

- JOUVENTIN P. (1972). — Un nouveau système de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. *Behaviour*, **43** : 176-185
- JOUVENTIN P. et P. ROUX (1979). — Le chant du manchot d'Adélie (*Pygoscelis adeliae*). Rôle dans la reconnaissance individuelle et comparaison avec le manchot empereur non territorial. *Rev. Fr. Ornithol.*, **49** (1) : 31-37.
- JOUVENTIN P., M. GUILLOTIN et A. CORNET (1979). — Le chant du manchot empereur et sa signification adaptative. *Behaviour*, **70** (3-4) : 231-250.
- KERMOTT L.H. and L.W. ORING (1975). — Acoustical communication of male Sharp-tailed grouse (*Pedioecetes phasianellus*) on North Dakota Dancing ground. *Anim. Behav.*, **23** : 375-386.
- KEULEN C. (1982). — Vocalisations de l'Étourneau sansonnet (*Sturnus v. vulgaris* L.), variations géographiques du chant en Belgique. Mémoire de licence. Université de Liège.
- KEULEN C. (1984). — Vocalisations de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* L.). 1. Variations dialectales du chant en Belgique. *Cah. Ethol. appl.*, **4** (4) : 219-246.
- KEULEN C., M. LONEUX, P. PONCIN et J.-C. RUWET (1994). — La biodiversité : une étude de cas. Le site de Lânye en Meuse belgo-néerlandaise. *Cah. Ethol.*, **14** (1-2-3).
- KEULEN C., S. HOUBART et J.-C. RUWET (1995). — Les vocalisations du tétras-lyre dans les Hautes Fagnes : recherche de marqueurs individuels et populationnels. Rapport confidentiel près de la région Wallonne (M.G. LUTGEN) : 188-201. Univ. de Liège.
- LEROY Y. (1979). — L'univers sonore animal ; rôles et évolution de la communication acoustique. Gauthier-Villard, Paris, 350 pp.
- MARÉCHAL C. (1993). — Caractéristiques du nid et du site de nidification chez le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) : influence sur le succès des éclosions. *Cah. Ethol.*, **13** (1) : 1-34.
- NOTTEBOHM F. (1970). — The origin of vocal learning. *Am. Nat.*, **106** : 116-140.
- PEAKE T., Mc GREGOR P. et SMITH K. (1993). — Cornecake calls : Bar-codes for conservation ? (poster présenté au Congrès d'Ornithologie à Gdansk).
- PIETTE V. et J.-C. RUWET (1990). — Profils comportementaux, individuels et de couples au sein d'une population nidificatrice de grèbes huppés *Podiceps cristatus* L. *Cah. Ethol. appl.*, **10** (1) : 1-86.
- RAITT R. et J.W. HARDY (1970). — Relationships between two partly sympatric species of thrushes (*Catharus*) in Mexico. *The Auk*, **87** (1) : 20-57.
- RUWET J.-C. (1984). — La ritualisation des parades chez les oiseaux ; le cas du grèbe huppé *Podiceps cristatus* L. *Cah. Ethol. appl.*, **4** (4) : 315-352.
- RYELANDT Ph. et F. VASSEN (1995). — Vocalisations du râle des genêts et reconnaissance individuelle. Communication présentée au colloque de l'Université d'été. R.N.O.B. Bxls.
- SAMUEL D.E. (1974). — Ruffed Grouse vocalizations at the drumming log. *The Willson Bulletin*, **86** (2) : 131-135.
- SIMMONS K.E.L. (1955). — Studies on great crested grebes. *Avicult. Mag.*, **61** : 3-13, 93-102, 131-146, 181-201, 235-253.
- VAN ESBROEK J. et P.E. DEVILLERS (1981). — Un cas d'adaptation du grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) à la présence humaine. *Aves*, **18** : 36-47.
- VERHEYEN R. (1951). — *Les oiseaux d'eau de Belgique*. Patrimoine I.R.S.N.B., Bruxelles.
- WALRAVENS M., J. FOUARGE et J.P. JACOB (1990). — Le grèbe huppé (*Podiceps cristatus*) nicheur en Wallonie et Brabant : bilan de la progression en 1987. *Aves*, **27** (1) : 1-14.
- WILEY R.H. (1971). — Song groups in a singing assembly of little hermits. *Condor*, **73** : 28-35.
- YEATMAN L.J. (1971). — *Histoire des Oiseaux d'Europe*. Bordas découverte, Paris-Montréal.

**Tableau I.** Variations intra-individuelles de la première partie du croisement calculées selon la méthode des indices de différence.

♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ 20	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost B	Oost C	Oost D	Oost E	Visé A	Visé B	NG
0,224	0,349	0,096	0,579	0,264	0,403	0,605	0,552	0,176	0,569	0,146	0,131	0,101	0,152	0,087	0,125	0,273	0,263	0,227
0,214	0,247	0,6	0,387	0,259	0,333	0,443	0,101	0,194	0,566		0,135	0,033	0,127	0,095	0,145	0,161	0,186	
0,055		0,786	0,543	0,339	0,272	0,238	0,11	0,162	1,032		0,105	0,305	0,106	0,097	0,113	0,343		
0,161			0,289	0,611	0,133		0,344	0,139	1,455		0,154		0,149					
0,087			0,256	0,128	0,113		0,632	0,145			0,146		0,119					
0,186			0,359		0,242			0,123			0,207		0,121					
0,185			0,389		0,117			0,049			0,138		0,168					
0,098			0,5		0,291			0,046					0,135					
0,126			0,267															
0,221			0,282															
			0,205															
			0,2															
			0,282															
0,158	0,298	0,494	0,349	0,320	0,238	0,429	0,348	0,129	0,906		0,146	0,146	0,135	0,093	0,128	0,259	0,225	
± 0,061	± 0,072	± 0,357	± 0,125	± 0,179	± 0,108	± 0,184	± 0,245	± 0,055	± 0,427		± 0,031	± 0,142	± 0,020	± 0,005	± 0,016	± 0,092	± 0,054	

**Tableau II.** Durée de la deuxième partie du croisement chez les différents individus (en secondes).

♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ 20	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost B	Oost C	Oost D	Oost E	Visé A	Visé B	NG
0,46	0,418	0,416	0,552	0,356	0,431	0,378	0,326	0,331	0,352	0,497	0,31	0,317	0,413	0,237	0,412	0,375	0,345	0,403
0,273	0,395	0,321	0,455	0,397	0,442	0,283	0,432	0,421	0,295	0,513	0,217	0,397	0,324	0,248		0,388	0,312	0,387
0,376	0,426	0,397	0,587	0,395	0,503	0,582	0,503	0,329	0,314		0,309	0,398	0,387	0,265		0,48	0,351	0,421
0,446		0,417	0,398	0,333	0,314	0,287	0,503	0,335	0,369		0,316	0,346	0,398	0,29		0,268		
0,444			0,375	0,322	0,392		0,5	0,351	0,326		0,242		0,327					
0,375			0,506	0,324	0,356		0,451	0,348			0,253		0,289					
0,385			0,408		0,415		0,39	0,347			0,278		0,412					
0,45			0,592		0,322			0,318			0,312		0,365					
0,499			0,425		0,425			0,345					0,326					
0,561			0,5															
0,419			0,444															
			0,482															
			0,427															
			0,49															
0,426	0,413	0,388	0,474	0,354	0,400	0,383	0,434	0,347	0,331	0,505	0,280	0,365	0,360	0,260		0,380	0,336	0,404
± 0,075	± 0,016	± 0,045	± 0,068	± 0,034	± 0,061	± 0,140	± 0,068	± 0,03	± 0,003	± 0,011	± 0,038	± 0,04	± 0,045	± 0,023		± 0,087	± 0,021	± 0,017

**Tableau III.** Variations intra-individuelles de la seconde partie du croisement calculées selon la méthode des indices de différence. Les individus étudiés qui n'émettent pas la deuxième partie de la vocalisation ou dont celle-ci n'apparaît pas sur le sonogramme, ne figurent pas dans ce tableau.

♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost C
0,344	0,091	0,286	0,133	0,333	0,111	0,057	0,7	0,586	0,387	0,089	0,123
0,134		0,3	0,071	0,347	0,393	0,169	0,394	0,5			0,364
0,193		0,167	0,385	0,347	0,18	0,176		0,732			0,141
0,231		0,2	0,35	0,182		0,096		0,863			0,21
0,226			0,316	0,316				0,605			0,195
0,094			0,327					0,607			
0,151								0,64			
0,113											
0,194											
0,226											
0,095											
0,182		0,238	0,264	0,311	0,228	0,125	0,547	0,648			0,207
± 0,075		± 0,065	± 0,129	± 0,076	± 0,147	± 0,058	± 0,216	± 0,118			± 0,095

**Tableau IV.** Durée de la deuxième partie du croisement chez les différents individus (en secondes).

♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost C
0,845	0,456	0,221	0,312	0,241	0,257	0,921	0,389	0,312	0,622	0,223	0,367
0,712	0,444	0,36	0,361	0,543	0,261	0,784	0,421	0,305	0,255	0,189	0,321
0,525		0,317	0,308	0,328	0,249	0,813	0,389	0,287		0,217	0,319
0,372			0,456	0,583	0,492	0,822	0,418	0,128		0,22	0,374
0,414			0,424		0,29		0,423	0,132		0,196	
0,66			0,421		0,265					0,201	
0,892			0,426		0,247					0,228	
0,568			0,375		0,476					0,213	
0,831			0,496								
0,741			0,536								
0,741			0,694								
0,785			0,451								
			0,499								
			0,432								
0,668	0,450	0,299	0,442	0,445	0,317	0,835	0,408	0,233	0,439	0,221	0,345
± 0,177	± 0,008	± 0,071	± 0,098	± 0,151	± 0,104	± 0,060	± 0,017	± 0,094	± 0,260	± 0,014	± 0,029

**Tableau V.** Indices de différence calculés en comparant la première partie du croassement chez les différents individus considérés (sur base d'un sonogramme pris au hasard pour chacun d'entre eux).  
Ajustement des fréquences réalisé d'après la référence donnée par le sonographe.

	♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ 20	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost B	Oost C	Oost D	Oost E	Visé A	Visé B	NG
♂ 13	0	0,466	0,92	0,661	0,899	0,908	0,562	0,853	1,005	0,962	0,806	0,299	0,506	0,595	0,756	0,422	0,647	1,288	0,182
♀ 10		0	1,038	0,231	0,896	0,615	0,796	1,385	1,081	1,129	0,61	0,799	1,351	0,879	0,799	1,161	1,015	1,844	1,186
♂ 10			0	1,3	0,56	0,389	0,618	0,828	0,807	1,073	0,71	0,56	0,542	0,578	0,57	0,651	0,767	1,282	0,3
♀ 13				0	1,015	0,743	0,804	1,538	1,258	1,077	0,72	1,255	1,533	1,091	0,854	1,015	0,961	1,821	1,556
♂ 8					0	0,519	0,514	0,778	0,51	0,95	0,337	0,677	0,652	0,58	0,624	0,889	0,738	1,507	0,696
♀ 8						0	0,621	1,048	0,842	0,967	0,56	0,563	0,971	0,468	0,548	0,476	0,65	1,549	0,435
♂ 17							0	0,662	0,53	1,045	0,343	0,221	0,804	0,058	0,548	0,382	0,471	1,143	0,385
♂ 23								0	0,466	1,085	0,493	0,497	0,938	0,525	0,751	0,464	0,519	1,139	0,47
♀ 20									0	1,652	1,11	0,398	0,912	0,377	0,522	0,302	0,557	0,557	0,619
♀ R										0	0,58	1,017	1,033	0,919	0,524	1,154	0,482	1,741	0,981
♂ 16											0	0,496	0,72	0,543	0,361	0,598	0,498	1,596	0,511
Oost A												0	0,736	0,194	0,722	0,284	0,568	1,085	0,619
Oost B													0	0,565	0,677	0,911	0,917	1,523	0,778
Oost C														0	0,999	0,428	0,724	1,051	0,7
Oost D															0	0,741	0,301	1,37	0,516
Oost E																0	0,631	0,834	0,533
Visé A																	0	1,446	0,625
Visé B																		0	1,32
NG																			0

**Tableau VI.** Indices de différence calculés en comparant la première partie du croisement chez les différents individus considérés (sur base d'un sonogramme pris au hasard pour chacun d'entre eux).

Ajustement des fréquences réalisé pour obtenir le meilleur recouvrement possible.

	♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ 20	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost B	Oost C	Oost D	Oost E	Visé A	Visé B	NG
♂ 13	0	0,466	0,748	0,661	0,532	0,908	0,53	0,853	0,525	0,962	0,806	0,299	0,506	0,595	0,756	0,275	0,647	0,532	0,182
♀ 10		0	0,531	0,231	0,631	0,615	0,796	1	0,496	1,129	0,61	0,799	0,644	0,879	0,799	0,543	1,015	0,753	0,516
♂ 10			0	0,483	0,56	0,243	0,618	0,828	0,602	0,966	0,632	0,56	0,542	0,578	0,57	0,651	0,767	0,358	0,3
♀ 13				0	0,756	0,743	0,804	0,938	0,665	1,077	0,72	1,255	0,8	1,091	0,854	0,807	0,961	0,628	0,889
♂ 8					0	0,265	0,514	0,496	0,381	0,815	0,337	0,677	0,652	0,58	0,624	0,889	0,738	0,565	0,696
♀ 8						0	0,391	0,932	0,323	0,967	0,56	0,276	0,514	0,468	0,548	0,476	0,65	0,446	0,435
♂ 17							0	0,334	0,101	0,894	0,343	0,221	0,804	0,058	0,36	0,382	0,425	0,449	0,385
♂ 23								0	0,403	0,757	0,493	0,377	0,938	0,256	0,397	0,464	0,35	0,591	0,47
♀ 20									0	1,143	1,11	0,131	0,516	0,101	0,333	0,302	0,557	0,387	0,351
♀ R										0	0,248	1,017	1,033	0,919	0,524	1,154	0,387	1,224	0,981
♂ 16											0	0,496	0,72	0,543	0,361	0,598	0,498	0,667	0,511
Oost A												0	0,736	0,194	0,722	0,284	0,568	0,563	0,619
Oost B													0	0,565	0,677	0,911	0,25	0,568	0,778
Oost C														0	0,665	0,428	0,558	0,433	0,7
Oost D															0	0,595	0,301	0,591	0,516
Oost E																0	0,631	0,834	0,533
Visé A																	0	0,683	0,625
Visé B																		0	0,398
NG																			0

**Tableau VII.** Indices de différence calculés en comparant la deuxième partie du croisement chez les différents individus considérés (sur base d'un sonogramme pris au hasard pour chacun d'entre eux). Ajustement des fréquences réalisé d'après la référence donnée par le sonographe.

	♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost B	Oost C
♂ 13	0	0,377	0,811	1,329	0,66	0,66	0,019	1,048	0,774	0,416	0,406	0,094	0,623
♀ 10		0	0,95	0,35	0,628	0,425	0,615	0,805	0,4	0,355	0,491	0,654	0,474
♂ 10			0	1,115	0,556	0,375	0,808	0,836	0,567	0,677	0,706	0,792	1,348
♀ 13				0	0,41	0,606	1,135	0,974	0,718	0,581	0,618	1,218	0,928
♂ 8					0	0,583	0,654	0,993	0,75	0,419	0,471	0,625	1,399
♀ 8						0	0,856	0,817	0,833	0,484	0,529	1,167	0,886
♂ 17							0	0,611	1,179	0,816	0,784	0,518	1,009
♂ 23								0	0,803	0,492	0,672	0,474	0,739
♀ R									0	0,728	0,382	1,271	0,864
♂ 16										0	0,273	0,725	0,499
Oost A											0	0,392	0,985
Oost B												0	0,824
Oost C													0

**Tableau VIII.** Indices de différence calculés en comparant la deuxième partie du croisement chez les différents individus considérés (sur base d'un sonogramme pris au hasard pour chacun d'eux). Ajustement des fréquences réalisé pour obtenir le meilleur recouvrement possible.

	♂ 13	♀ 10	♂ 10	♀ 13	♂ 8	♀ 8	♂ 17	♂ 23	♀ R	♂ 16	Oost A	Oost B	Oost C
♂ 13	0	0,377	0,811	0,755	0,66	0,66	0,019	1,048	0,774	0,416	0,406	0,094	0,623
♀ 10		0	0,95	0,35	0,628	0,425	0,615	0,805	0,4	0,355	0,491	0,654	0,474
♂ 10			0	1,115	0,556	0,375	0,808	0,836	0,567	0,677	0,706	0,792	1,348
♀ 13				0	0,41	0,606	0,75	0,974	0,718	0,581	0,618	0,729	0,928
♂ 8					0	0,583	0,654	0,993	0,75	0,419	0,471	0,625	1,399
♀ 8						0	0,856	0,817	0,833	0,484	0,529	0,667	0,886
♂ 17							0	0,611	1,179	0,816	0,784	0,518	1,009
♂ 23								0	0,803	0,492	0,672	0,474	0,739
♀ R									0	0,728	0,382	0,854	0,864
♂ 16										0	0,273	0,725	0,499
Oost A											0	0,392	0,567
Oost B												0	0,824
Oost C													0