



Bulletin
de la

**SOCIÉTÉ LINNÉENNE
DE LYON**



Signaux sonores des mammifères dans le champ biologique de signaux comme image acoustique de l'espace

Alexander A. Nikol'skii¹ et Elena A. Vanisova²

¹Université russe de l'amitié des peuples, Podolskoé chaussée, 8/5, Moscou, Russie, 115093

²Institut d'histoire des sciences naturelles et de la technologie nommé d'après S.I. Vavilov de l'Académie des sciences de Russie (IHST RAS), rue Baltiyskaya, 14, Moscou, Russie, 125315

Correspondance : E. Vanisova. vanhelen@mail.ru

Résumé. – Le champ biologique de signaux est le moyen d'orientation le plus important des mammifères sur le territoire qu'ils utilisent régulièrement. Les informations s'accumulent dans les traces d'activité vitale laissées par de nombreuses générations d'animaux. L'ensemble des éléments stables à long terme (les terriers, les sentiers, les accumulations d'excréments, etc.) forme une matrice d'éléments stables autour desquels se concentre l'activité principale de la population, y compris l'activité vocale comme forme de communication en temps réel. Les signaux sonores des mammifères sont liés à certains éléments stables du champ biologique de signaux, selon la fonction spécifique qu'ils remplissent. La projection de signaux sonores sur une matrice d'éléments stables crée une image acoustique de l'espace en désignant les parties les plus significatives du territoire activement exploitées par la population. Au moyen de signaux sonores, les mammifères complètent une image visuelle et olfactive stable de l'espace avec des informations sur les événements en temps réel en transmettant les informations les plus importantes et les plus récentes sur l'état structurel et fonctionnel des populations. Sont examinés des exemples de spécialisation de l'orientation et du comportement de communication des mammifères, basés sur les résultats d'études de terrain dans des régions diverses de l'Eurasie du Nord.

Mots-clés. – Champ biologique de signaux, signaux sonores, mammifères, image acoustique de l'espace, *Cervus elaphus bactrianus*, *Ochotona hyperborea*, *Canis lupus*.

Sound signals of mammals in the biological signal field as acoustic image of space

Abstract. – The biological signal field is the most important means of orientation of mammals on the territory they regularly use. Information accumulates in the traces of vital activity left by many generations of animals. The totality of long-lived traces of life activity (burrows, paths, accumulations of excrement, etc.) forms a matrix of stable elements around which the main activity of the population is concentrated, including sound activity as a form of real-time communication. The sound signals of mammals are tied to certain stable elements of the signal field, depending on the specific function they perform. The projection of sound signals onto a matrix of stable elements creates an acoustic image of space, denoting the most significant parts of the territory actively exploited by the population. By means of sound signals, mammals supplement a stable visual-olfactory image of space with information about events in real time, transmitting the most important up-to-date information about the structural and functional state of populations. Examples of specialization of orientation and communicative behavior of mammals based on the results of field research in various regions of Northern Eurasia are given.

Keywords. – Biological signal field, sound signals, mammals, acoustic image of the space, *Cervus elaphus bactrianus*, *Ochotona hyperborea*, *Canis lupus*.

La source d'orientation la plus importante pour les mammifères dans un territoire régulièrement utilisé est le champ biologique de signaux (NAUMOV, 1971 ; NIKOL'SKII,

2003 ; VANISOVA & NIKOL'SKII, 2013). Le champ biologique de signaux représente l'espace d'événements imprimés dans les traces de l'activité vitale des générations précédentes qui occupaient auparavant ce territoire. Un tel territoire peut être, par exemple, une parcelle individuelle ou familiale.

Les supports matériels du champ biologique de signaux sont les traces d'activité animale conservées indéfiniment, telles que les terriers, les sentiers, les accumulations d'excréments, les arbres marqués, les lieux d'alimentation permanents, indirectement la végétation zoogénique, etc. (Fig. 1) que N.P. Naumov et ses co-auteurs ont nommés (1981) des "éléments stables". Laissés par plusieurs générations d'animaux, les éléments stables deviennent un attribut caractéristique du paysage.

Les éléments stables créent une image visuelle (Fig. 1) et olfactive (Fig. 2) du territoire régulièrement visité par les animaux. Ils agissent comme des attracteurs en organisant le comportement des animaux (GOLTSMAN & KRUCHENKOVA, 1999) et *limitent* de ce fait la trajectoire d'utilisation de l'espace par les animaux. À la suite du déplacement des animaux dans un espace limité, les éléments stables sont continuellement mis à jour : chaque nouvelle génération laisse des traces de ses activités aux mêmes endroits (Fig. 1).

L'ensemble des éléments stables du champ biologique de signaux forme une *matrice* d'éléments stables dans l'espace du biotope. Cette matrice représente une carte du territoire connu et exploité, gardée dans la mémoire des animaux (NAUMOV *et al.*, 1981).

Puisque les éléments stables organisent le comportement des animaux par leur action attractive, c'est autour de ces éléments que se concentre l'activité principale de la population, y compris le comportement de communication, y compris l'activité vocale. Ces composants d'activité à court terme (comme les signaux de l'activité





Figure 1. Éléments stables du champ biologique de signaux des mammifères.

A – Relief transformé par l’activité fouisseuse de la marmotte de l’Himalaya (*Marmota himalayana*) (Himalaya, massif du Manaslu, Népal) ;

B–E, H – Éléments stables du territoire habité par des ongulés au sud du Tadjikistan (Vallée de la rivière Vakhsh, Réserve naturelle “Tigrovaya Balka”) ; B – Arbre endommagé par les bois de cerf de Boukhara (*Cervus elaphus bactrianus*) et sol bouleversé par les sabots des mâles ; C – Latrine de gazelle à goitre (*Gazella subgutturosa*) : des excréments frais déposés au-dessus d’excréments accumulés pendant plusieurs années, entourés d’une végétation zoogénique fraîche différente de la végétation de fond ; D – Lieu de repos utilisé régulièrement par des cerfs de Boukhara et un tas d’excréments frais à côté (voir le carnet de terrain comme échelle) ; E – Sentier principal de la gazelle à goitre “marqué”, avec une végétation zoogénique ;

F, G – Éléments stables du territoire habité par des loups (*Canis lupus*) (Réserve naturelle de la Forêt centrale, Région de Tver, Russie; selon Nikol’skii & Frommolt, 1989) ; F – Sentier principal utilisé constamment par des loups et des élan (*Alces alces*) ; G – Arbre tombé en travers du sentier des loups, portant des traces de leurs griffes ; H – Arbre de grattage, à côté d’une flaque de boue de sanglier (*Sus scrofa*).

vocale) liés aux éléments stables sont appelés des “éléments instables” du champ biologique de signaux (NAUMOV *et al.*, 1981).

Parmi les éléments instables du champ biologique de signaux un rôle particulier appartient aux signaux sonores. L’avantage des signaux sonores comme moyen de communication est qu’ils peuvent être transmis sur de longues distances simultanément à de nombreux partenaires en l’absence de contact direct entre eux.

La matrice d'éléments stables est une composante du paysage *importante sur le plan de la communication*. La projection des signaux sonores sur celle-là crée une *image acoustique* de l'espace. La connexion entre les éléments stables et instables du champ biologique de signaux a été montrée pour la première fois sur l'exemple du renard arctique (*Alopex lagopus semenovi*) sur l'île Medny en mer de Béring. Les traces d'activité vitale (les éléments stables) de nombreuses générations précédentes se sont révélées être les lieux de l'*activité vocale régulière* des renards arctiques (NAUMOV *et al.*, 1981).

Des signaux sonores liés aux éléments stables remplissent ainsi la fonction de balises acoustiques des parties les plus significatives du territoire exploitées activement par la population.

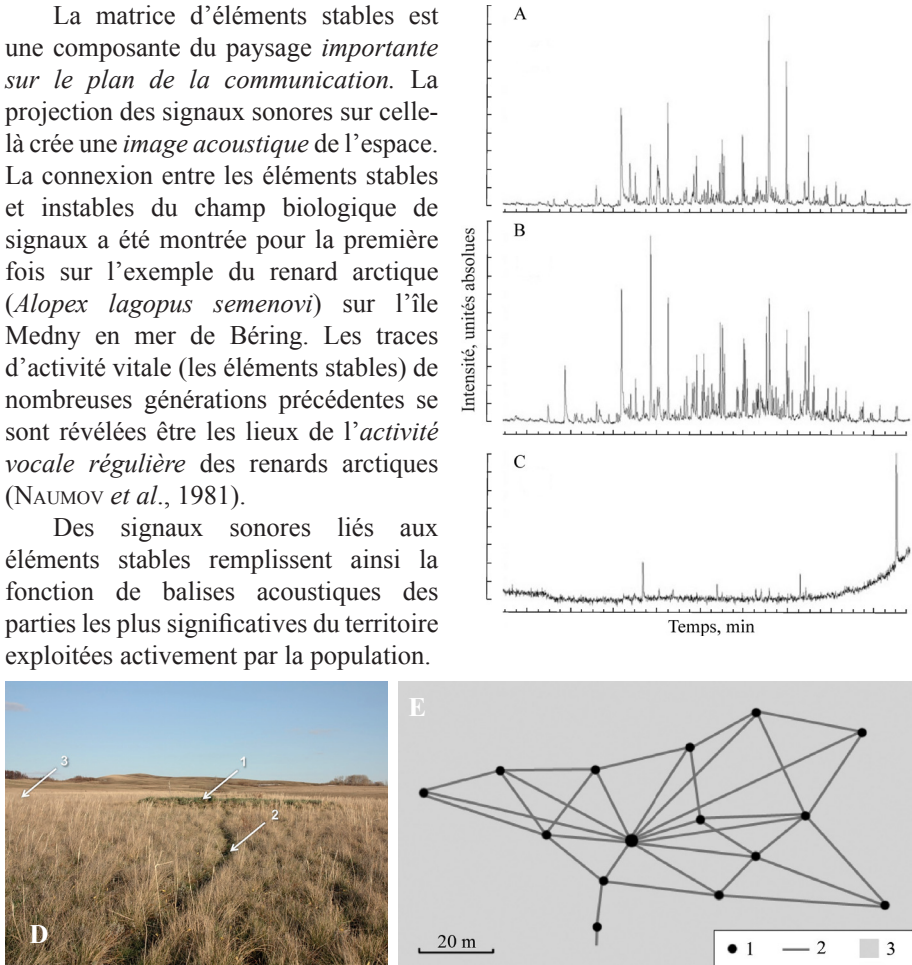


Figure 2. Image chimique du territoire de la marmotte des steppes (*Marmota bobak*) dans le champ biologique de signaux, d'après les résultats de Vanisova *et al.*, 2016 (Réserve naturelle d'Orenbourg, Région d'Orenbourg, Russie).

A–C – Chromatogrammes pour le courant ionique total des échantillons prélevés de sol arable : A – de l'entrée du terrier, B – du sentier, C – du territoire de fond (voir D) ;

D – Parcelle de la colonie de la marmotte des steppes ; les flèches indiquent les sites d'échantillonnage du sol de la couche supérieure : 1 – entrée du terrier, 2 – sentier, 3 – territoire de fond ;

E – Schéma d'une des parcelles familiales de la marmotte des steppes. La densité de remplissage correspond à la teneur relative en composés volatils des parties différentes du territoire, de la plus élevée à la plus faible : 1 – terriers (les tertres de terre rejetée hors des terriers ; au centre : le tertre de terre principal au-dessus du terrier d'hivernage), 2 – sentiers, 3 – territoire de fond.

Contrairement à l'image visuelle-olfactive du territoire qui contient des informations sur des événements survenus sur un intervalle de temps indéfiniment long, l'image acoustique de l'espace contient des informations actuelles, momentanées. En projetant des signaux sonores sur une matrice d'éléments stables, les mammifères complètent l'image visuelle et olfactive stable de l'espace avec des informations sur

les événements en temps réel. Au moyen des signaux sonores les informations les plus importantes sur l'état structurel et fonctionnel des populations sont transmises au moment observé. Les informations sur le statut hormonal, social et génétique des sources de signaux, leur sexe et leur âge sont encodées dans des signaux sonores.

Des éléments stables du champ biologique de signaux contrôlent la trajectoire du déplacement des animaux dans un espace reconnaissable et utilisé régulièrement, tandis que la fonction principale des éléments instables est de transférer des informations momentanées d'actualité dans les limites de cet espace sur l'état structurel et fonctionnel de la population à différentes périodes du cycle de vie des espèces. Autrement dit, la projection des éléments instables sur la matrice d'éléments stables est un mécanisme qui encode des informations sur l'état structurel et fonctionnel de la population dans les limites du territoire déterminé dans l'intervalle de temps observé.



Figure 3. Les éléments stables du champ biologique de signaux auxquels sont attachés des éléments instables.

A – Le cri d'alarme des marmottes est associé aux terriers permanents ; la marmotte des steppes crie debout près du tertre de terre rejetée hors du terrier permanent (Région de Kharkov, Ukraine) ;

B – Les cerfs rugissent près des arbres marqués ; le tronc d'arbre a été écorcé et égratigné par des bois des cerfs mâles de Boukhara (Vallée de la rivière Vakhsh, Réserve naturelle "Tigrovaya Balka", Tadjikistan) ;

C – Le chant des pikas mâles est associé aux centres d'activités ; le mâle du pika du Nord (*Ochotona hyperborea*) est sur une pierre saillante qui recouvre l'entrée du terrier au centre de sa parcelle individuelle (Réserve naturelle de Sokhondo, Région de Tchita, Russie).

Les signaux sonores sont associés à certains éléments stables du champ biologique de signaux selon la fonction spécifique qu'ils remplissent. Par exemple, de nombreux habitants d'espaces ouverts ayant une activité diurne (des marmottes,

des spermophiles) avertissent leurs voisins d'un danger au moyen d'un signal sonore. Cette forme de comportement comprend un complexe de réponses motrices et sonores *spécialisées*. Le signal sonore est émis dans une position fixe caractéristique et uniquement à proximité des éléments stables du champ biologique de signaux. Les animaux ne crient pas là où le danger les a rejoints. Les marmottes, par exemple, courent jusqu'au terrier permanent (marqué par un tertre de terre bien particulier) et, de là, elles signalent avec des cris d'alarme, en prenant une pose haute de "colonne" (Fig. 3A).

Pendant la saison de reproduction, les cerfs mâles rugissent plus activement près des arbres endommagés par les cornes de nombreuses générations de prédécesseurs (Fig. 1B et 3B). Avec ces éléments stables, les animaux marquent les lieux de concentration de la population pendant la saison de reproduction.

Le chant des gibbons (*Hylobates*) est, lui aussi, lié à certains arbres qu'ils visitent souvent (TENAZA, 1976 ; GITTINS, 1984 ; RAEMAEEKERS *et al.*, 1984).

Certaines espèces de pikas (*Ochotona*) chantent pendant la saison de reproduction (KAWAMICHI, 1981 ; CONNER, 1985 ; NIKOL'SKII & MUKHAMEDIEV, 1997). Pendant le chant, qui peut durer plus de 10 secondes, les mâles courent sur les mêmes pierres visibles et fréquemment visitées (Fig. 3C).

La famille des loups (*Canis lupus*) hurle régulièrement près de la tanière ainsi que sur les sentiers principaux qui sont les lieux de séjour permanent du groupe (HARRINGTON & MECH, 1979).

Pour les otariidés (Otariidae), une île ou une partie côtière où ils se réunissent est un élément stable du champ biologique de signaux, auquel sont liés de forts cris d'animaux, entendus à plusieurs kilomètres (LISITSYNA, 1988).

On peut donner bien d'autres exemples similaires. Des formes spécialisées d'activité vocale associées aux éléments stables du champ biologique de signaux sont connues dans de nombreux groupes de mammifères. Elles sont conçues pour transmettre des informations actuelles et momentanées sur de longues distances en l'absence de contact visuel et olfactif entre les partenaires.

Ci-dessous, en utilisant des exemples d'études précédemment publiées, on va montrer comment les mammifères forment, par l'activité vocale, l'image acoustique de l'espace, au moyen de laquelle est effectué le codage des informations sur l'état structurel et fonctionnel des populations.

EXEMPLE DES CERFS

L'un des exemples les plus évidents et les plus expressifs est le comportement de reproduction des cerfs (*Cervus*). On sait (CLUTTON-BROCK & ALBON, 1979 ; MIURA, 1984) que pendant la saison du rut les cerfs mâles émettent des cris forts : ils "rugissent". Le comportement vocal des ongulés durant cette période du cycle de vie annuel est sous contrôle hormonal. D'où il s'ensuit que les cris des cerfs encodent des informations sur le statut hormonal élevé des mâles. La projection de signaux sonores spécifiques au comportement de reproduction sur le territoire crée une image acoustique de l'espace diffusant des informations actuelles aux congénères sur le statut hormonal élevé de la population dans une période de temps déterminée et dans un territoire déterminé.

NIKOL'SKII *et al.* en 1975, puis NIKOL'SKII & NOVIKOVA en 1985 et PERELADOVA en 2013 ont étudié l'activité vocale du cerf de Boukhara (*C. elaphus bactrianus*) au sud du Tadjikistan dans la vallée de la rivière Vakhsh dans la réserve naturelle "Tigrovaya Balka". Pendant la saison de reproduction (Fig. 4B) la majeure partie de la population de l'ensemble du territoire de cette réserve naturelle s'est rassemblée dans un espace limité d'environ 10 km² (Fig. 4C). Cet espace est caractérisé par une concentration élevée d'éléments stables du champ biologique de signaux par unité de surface (Fig. 1B et 3B). Le fort effet attractif de cette partie du territoire est renforcé par les cris des mâles (Fig. 4A), audibles jusqu'à 2,5 km de distance.

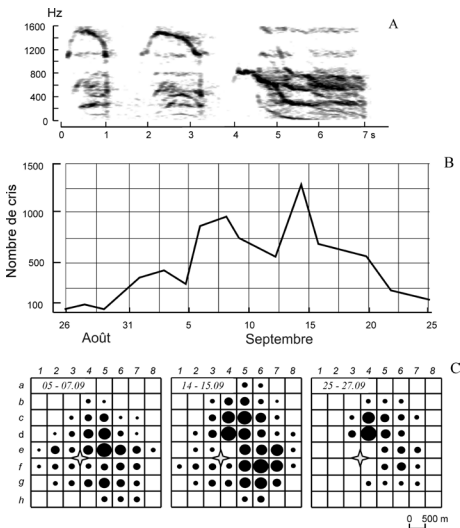


Figure 4. Activité vocale des cerfs mâles de Boukhara en période de reproduction.

A – Sonogramme d'un cri typique d'un cerf mâle de Boukhara en rut ;

B – Variation du nombre de cris pendant la période de rugissement (selon Nikol'skii & Novikova, 1985, modifié) ;

C – Projection de l'activité vocale des cerfs mâles sur l'espace du territoire dans la période initiale du rugissement (à gauche), en pleine activité vocale des animaux (au centre), à la fin du rugissement (à droite). Les dates des observations sont indiquées au coin supérieur gauche des cartes schématisiques (selon Nikol'skii *et al.*, 1975). L'astérisque indique la localisation du point d'observation ; la taille des cercles correspond à la part relative (en pourcentage) des cris dans chacun des carrés (100 % est considéré comme le nombre maximal de cris par jour d'observation dans un carré).

Pendant la période d'activité vocale élevée des cerfs (Fig. 4B), on a marqué les coordonnées de leurs cris sur une carte topographique. La hauteur de la tour d'observation était de 14 mètres. Au total, les cris de 25 cerfs mâles ont été enregistrés durant la période d'observation. On pouvait déterminer le nombre d'animaux par la distribution spatiale de leurs voix lorsque les mâles s'approchaient avec des cris provenant de zones de la réserve naturelle différentes et éloignées. L'espace sous observation a été divisé en carrés de 500 × 500 mètres. La comparaison des repères sur le terrain avec ceux placés sur la carte topographique a permis de déterminer dans lequel des carrés crie le cerf. On a ainsi calculé le nombre de cris pour chaque jour d'observation dans chacun des carrés (NIKOL'SKII & NOVIKOVA, 1985). Dans les réserves naturelles de Russie, une méthode similaire est utilisée pour tenir compte de la taille des populations d'autres sous-espèces de cerfs élaphe.

La Figure 4C représente un modèle de l'image acoustique de l'espace en période de reproduction des cerfs. Pour les cerfs eux-mêmes, cette image encode des informations actuelles et momentanées sur le statut hormonal de la population reproductrice dans une partie déterminée du territoire à une période déterminée du cycle de vie annuel de l'espèce.

Pendant la saison de reproduction, le statut hormonal des mâles est sous contrôle androgénique, ce qui augmente leur agressivité (ARCHER, 1976). En cette période, le niveau de motivation est si élevé que les mâles réagissent même à une imitation de rugissement, ce que les chasseurs utilisent depuis longtemps pour attirer les cerfs à portée de tir. Il est largement admis dans la littérature que les tigres sont capables d'imiter les voix des cerfs élaphe et des sambars (*Rusa*), et les attirent ainsi (BAYKOV, 1928 ; POCKOCK, 1939 ; SCHALLER, 1967).

Le sens adaptatif de ce système de communication complexe *déterminé par le champ biologique de signaux* est de synchroniser le comportement de reproduction de la population locale entière. Le résultat de la synchronisation du comportement reproducteur est la synchronisation de la naissance *en masse* des faons qui, comme on peut le supposer, coïncide avec les conditions optimales pour leur croissance et leur développement au cours des premiers mois de la vie. Les faons de cerf de Boukhara naissent de fin avril à mai (FLEROV, 1935). Dès ce moment-là et jusqu'à la mi-automne, les faons en croissance sont protégés par un couvert végétal dense dans lequel ils se cachent en cas de danger.

EXEMPLE DES PIKAS

On a observé une image acoustique similaire de l'espace dans la population locale de pika du Nord (*O. hyperborea*), un représentant de l'ordre des lagomorphes (Lagomorpha) (NIKOL'SKII *et al.*, 1990 ; NIKOL'SKII *et al.*, 2012). Des observations de terrain ont été réalisées sur des animaux marqués (Fig. 3C) dans la réserve naturelle de Sokhondo (Région de Tchita, en Russie).

À l'instar du rugissement des cerfs, les cris forts et expressifs des pikas, souvent appelés "chanson", transmettent des informations sur le statut hormonal élevé des mâles dans un territoire précis, dans une période précise. De nombreuses espèces de pikas chantent (SOMERS, 1973 ; KAWAMICHI, 1981 ; CONNER, 1985). Chacune de ces espèces est caractérisée par une spécificité de la structure de la chanson. Au passage, nous remarquons que ce ne sont pas toutes les espèces de pikas qui chantent. Notons de plus, les lièvres et les lapins ne chantent pas, bien qu'appartenant au même ordre des lagomorphes que les pikas. Ce phénomène représente un intérêt indépendant pour l'écologie évolutive.

La chanson du pika du Nord se compose de nombreux cris courts qui se succèdent à un rythme régulier (Fig. 5A). La modulation de fréquence unique (Fig. 5B) encode des informations sur le statut individuel des mâles chanteurs.

Il s'est avéré que l'activité vocale des mâles varie parallèlement aux changements de la taille des testicules (NIKOL'SKII *et al.*, 1999) (Fig. 6), c'est-à-dire que, comme le rugissement des cerfs, le chant des pikas est sous contrôle androgénique. Nous extrapolons la taille des testicules au statut hormonal des animaux. On sait (SETCHELL, 1978) que plus les testicules sont relativement grands, plus le statut androgénique de l'animal est relativement élevé. Pendant la saison de reproduction, au printemps, lorsque les testicules atteignent leur taille maximale, la chanson comprend plus de

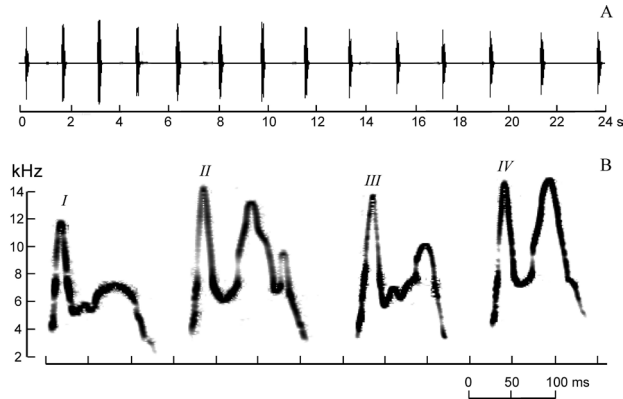


Figure 5. Chanson du pika du Nord (selon NIKOL'SKII *et al.*, 2012).

A – Chanson complète d'un des mâles ;

B – Sonogrammes des cris individuels à partir du chant des différents mâles (fragments I – IV).

cris qu'à d'autres moments. La chanson de printemps comprend généralement 11 à 12 cris. Mais des chansons plus longues sont régulièrement entendues, jusqu'à 19 cris. Tandis qu'en automne, lorsque la taille des testicules diminue, le nombre de cris dans une série est réduit jusqu'à 5 ou 6 (NIKOL'SKII *et al.*, 1990). (Les tailles des testicules nous ont été fournies par l'Institut biologique de la Branche sibérienne de l'Académie des Sciences de Russie à Novossibirsk, à partir d'une collection recueillie au cours de différentes années, dans les environs de la réserve naturelle de Sokhondo).

Il résulte de ce qui précède que le chant des pikas contient des informations sur le sexe du mâle chantant, sur son statut individuel et hormonal. Les pikas projettent ces informations biologiquement importantes sur l'espace du territoire, créant ainsi une image acoustique, qui encode des informations sur l'état fonctionnel et structurel de la population locale en cette période du cycle de vie de l'espèce.

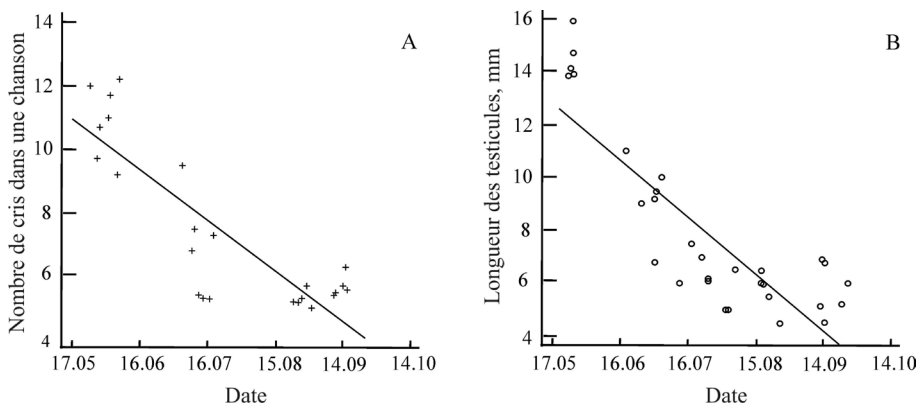


Figure 6. Relation entre l'activité vocale des mâles de pika du Nord et le statut hormonal (selon Nikol'skii *et al.*, 1999, modifié) :

A – Variation saisonnière du nombre de cris dans une chanson ;

B – Variation saisonnière de la taille des testicules.

La création d'une image acoustique de l'espace s'accompagne d'une modification de la structure territoriale de la population locale de pikas. Les pikas se caractérisent par un conservatisme territorial. Même en cas de changement de possesseur, la parcelle individuelle reste la même (Fig. 7). Les frontières des parcelles voisines peuvent se chevaucher à des degrés divers, mais les centres d'activité animale sont séparés. Pendant la saison de reproduction, l'utilisation stable du territoire par les pikas est perturbée. Durant cette période la population se rassemble dans un espace limité. Les frontières des zones de séjour des pikas pendant la saison de reproduction se chevauchent tellement que les centres d'activité des animaux coïncident presque complètement. Et ce n'est que plus près de l'automne que les pikas se dispersent dans leurs parcelles individuelles anciennes. Comparez sur la Figure 8 : "Printemps, 1987" – "Automne, 1987", "Été, 1988" – "Automne, 1988". (Le "Printemps" est la période de reproduction, l'"Été" est une période de transition, l'"Automne" est la période d'accumulation de la nourriture en petites meules de foin).

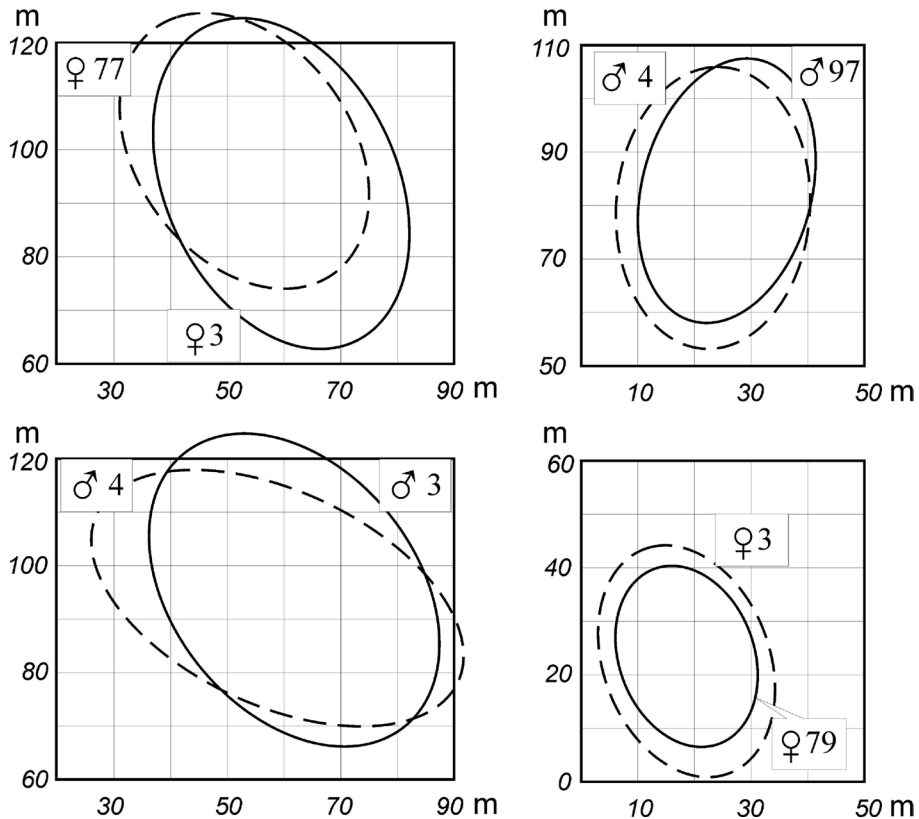


Figure 7. Parcelles individuelles des pikas du Nord quand un animal est remplacé par un autre.
Le sexe des pikas et le numéro de leurs marques d'oreille sont indiqués près des ellipses.
L'ellipse est la projection de la distribution tridimensionnelle de la probabilité de rencontrer un animal dans chacun des carrés avec un niveau de signification de 95 % (selon Nikol'skii *et al.*, 2012).

La signification biologique de ces changements réside dans l'augmentation temporaire de la densité de population reproductrice.

On a obtenu des résultats similaires (NIKOL'SKII & MUKHAMEDIEV, 1997) en enregistrant l'utilisation du territoire par le pika de l'Altaï (*O. alpina*) et son activité vocale dans la réserve naturelle de Saïano-Chouchensk (Région de Krasnoïarsk, Russie).

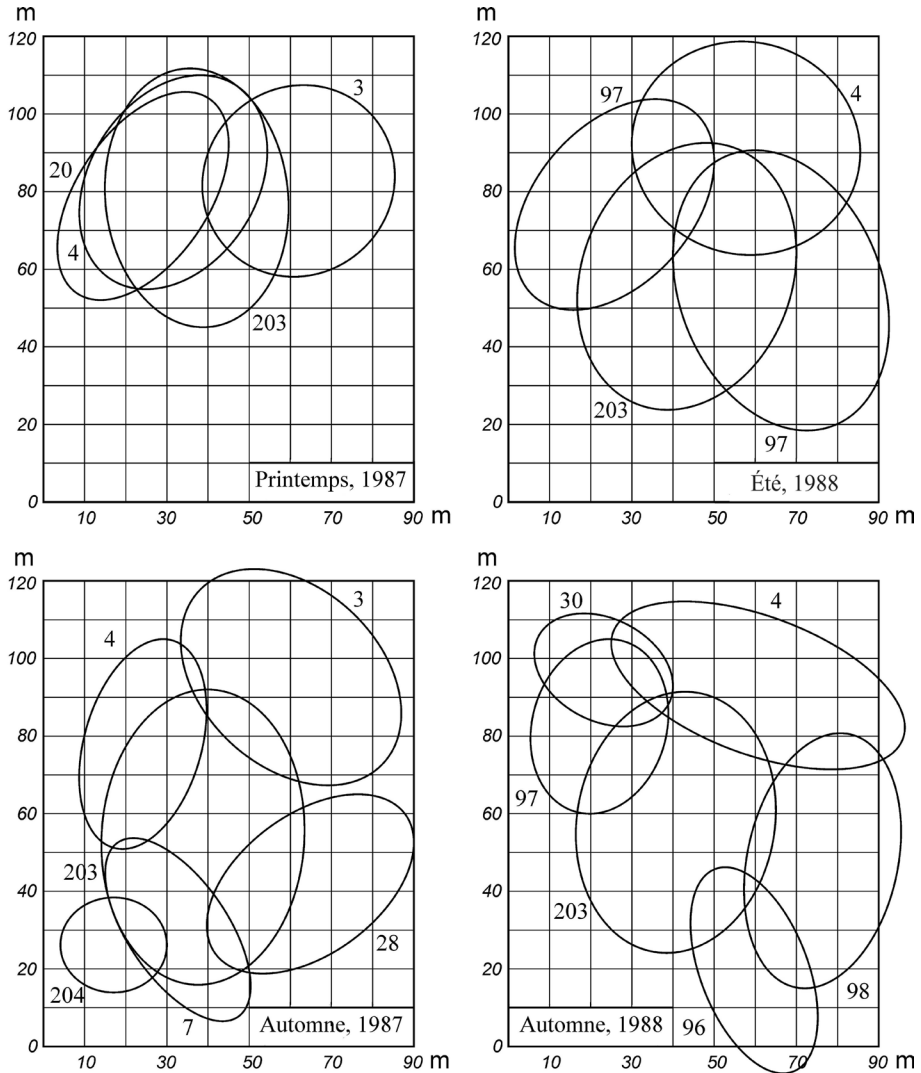


Figure 8. Parcelles individuelles des mâles de pika du Nord pendant des périodes d'observation différentes.

Les nombres près des ellipses sont les numéros des marques d'oreille des animaux (selon Nikol'skii et al., 2012, modifié).

Ainsi, comme le rugissement des cerfs, le chant des pikas crée une image acoustique de l'espace pertinente pour la saison de reproduction dans laquelle sont encodées des informations sur l'état fonctionnel et structurel de la population locale : un statut hormonal élevé des mâles dans les limites d'un certain espace au cours d'une certaine période du cycle de vie de l'espèce.

L'effet attractif de l'activité vocale des pikas pendant la période de reproduction, comme chez les cerfs, favorise la synchronisation de la reproduction de toute la population. Pour les pikas, la synchronisation de la reproduction a une grande signification adaptative parce que, peu après la naissance des petits, la préparation en masse de la nourriture pour l'hiver commence, préparation à laquelle les mâles participent aussi bien que les femelles.

EXEMPLE DES LOUPS

Un autre exemple clair de l'image acoustique de l'espace est le hurlement de groupe des loups pendant la période où les louveteaux se familiarisent avec le territoire (NIKOL'SKII & FROMMOLT, 1989), ce qui se passe aux latitudes moyennes à la fin de l'été/en automne.

L'activité vocale d'un groupe de loups d'âges différents est durant cette période sous le contrôle de la motivation de consolidation, comme chez les autres espèces du genre *Canis*, les chacals (*C. aureus*) (NIKOL'SKII A.A. & POYARKOV, 1979) et les coyotes (*C. latrans*) (LEHNER, 1978). La motivation de la consolidation apparaît à la suite de la perte et de la recherche de contact avec un partenaire social.

Les chiens domestiques ont hérité de leur ancêtre, le loup, la manière de réaliser une motivation de consolidation par le hurlement. Chacun de nous a été témoin de la façon dont les chiens laissés à la maison sans leur maître hurlent, parfois pendant des heures, jusqu'au retour du maître, membre de leur "société". Ces chiens répondent par un hurlement non seulement à un hurlement, mais même à son imitation inepte.

Les loups réagissent aussi à l'imitation du hurlement, ce que les chasseurs utilisent, avec succès, pour déterminer la localisation de la portée. Nous avons nous-mêmes, en imitant le hurlement d'un loup, provoqué plusieurs fois une réponse presque instantanée du groupe de louveteaux et de loups adultes qui sont sur le lieu de repos de groupe (NIKOL'SKII & FROMMOLT, 1989). Un haut niveau de motivation de consolidation et un seuil bas de réactivité des loups pendant cette période en font des proies faciles pour les chasseurs.

La portée reste à côté de la tanière au début de la période de familiarisation avec le territoire. Mais à mesure que les louveteaux grandissent, la meute passe aux lieux de repos de groupe, se déplaçant d'une partie du territoire à une autre, signalant leur emplacement avec de grands cris spontanément ou à la "demande" de l'un des membres adultes de la meute qui s'en approche de loin après une absence longue (jusqu'à plusieurs jours). C'est à cette période, lors de la constitution d'un nouveau groupe, que la motivation de consolidation des loups est particulièrement forte.

Ci-dessous, nous allons montrer la formation d'une image acoustique d'un territoire familial par des loups au moyen de hurlements de groupe, à partir des observations d'une famille de loups composée de deux adultes, de 4-5 louveteaux nés l'année des observations et de quelques louveteaux nés l'année précédente (NIKOL'SKII & FROMMOLT, 1989). Des observations ont été effectuées dans la réserve naturelle de la Forêt centrale (Région de Tver, Russie) en août 1984. C'était la période où les loups, d'abord à proximité de la tanière, ont commencé à se déplacer, changeant leur lieu de repos de groupe.

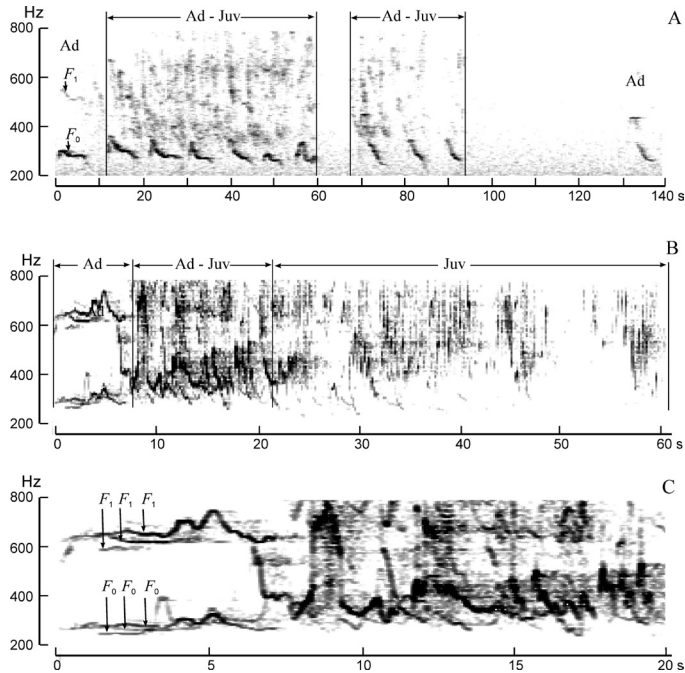


Figure 9. Hurlement de groupe des loups (Réserve naturelle de la Forêt centrale, Région de Tver, Russie, août 1984 ; selon Nikol'skii & Frommolt, 1989).

A – Hurlement d'un loup adulte (Ad) à distance de la tanière et la réponse des louveteaux (Juv), le 17 août à 23h50 ;

B – Hurlement de trois loups adultes (Ad) et des louveteaux (Juv) près de la tanière, le 6 août à 21h55 ;

C – Le même hurlement près de la tanière, ses 20 premières secondes, la fréquence fondamentale (F0) et la première harmonique (F1) du hurlement des loups adultes.

Cette période du cycle de vie annuel du loup est caractérisée par deux formes principales d'activité vocale. C'est la réponse du groupe au hurlement d'un seul loup adulte qui, s'approchant du lieu de repos de groupe à quelques centaines de mètres, se met à hurler d'une voix basse et longue. Ayant reçu une réponse du lieu de repos de groupe, il peut se taire ou continuer à hurler (Fig. 9A). Ce ne sont généralement que les louveteaux de première année qui lui répondent (Fig. 10). Moins souvent, ils répondent avec un ou deux loups adultes ou avec des louveteaux de l'année précédente. Les cris des petits louveteaux à ce moment-là peuvent difficilement être qualifiés de hurlement : ce sont des sons émotionnels, glapissants, brefs, contrairement au hurlement. Cette

cacophonie chaotique de cris peut inclure le hurlement prolongé de l'un des adultes qui se trouve à côté des louveteaux. Son hurlement bas et long orne les hauts cris de la bande bruyante des louveteaux.

La "demande" d'un loup adulte marchant le long d'un sentier avec un hurlement bas fait une forte impression sur l'auditeur. Nous avons entendu à maintes reprises comment plusieurs voix, déformées par la réverbération des troncs d'arbres, ont unanimement répondu à ce hurlement invitant, faisant paraître sans fin la profondeur de la forêt crépusculaire.

Une autre forme de hurlement de groupe est le hurlement spontané provenant directement du lieu de repos de groupe ou de son environnement immédiat (Fig. 10 : II). Les initiateurs peuvent être 2 ou 3 animaux adultes. Leurs voix s'entremêlent, sonnante parfois à l'unisson. Et puis, probablement sous l'effet des pulsations, un bourdonnement nasillard se superpose au hurlement. Les sonogrammes de hurlement spontané typique sont présentés Fig. 9 (B et C) où 3 loups adultes commencent à hurler.

La structure harmonique du spectre des hurlements des loups adultes révèle de nombreux détails de modulation de la fréquence. Pendant les hurlements spontanés, les loups sont probablement dans un état d'excitation intense. On en a une confirmation objective par la modulation de la fréquence, profonde et chaotique (Fig. 9C).

Rares sont les situations où des louveteaux crient au lieu de repos de groupe sans la participation des adultes et où un loup adulte leur répond de loin par un hurlement (Fig. 10 : III). Il est probable que pendant cette période, la mère laisse rarement ses louveteaux seuls.

Une image acoustique de l'espace créée pendant la période de familiarisation avec le territoire par les louveteaux (Fig. 10) encode des informations actualisées et momentanées sur l'emplacement du groupe familial. Cette information est régulièrement confirmée par la forte activité vocale des loups, ce qui maintient une image stable de l'espace maîtrisé par la meute. Les hurlements et les cris des louveteaux sont liés aux éléments stables du champ biologique de signaux hérités par le groupe familial d'une longue lignée de générations précédentes de loups utilisant ce territoire. Ces éléments stables comprennent les sentiers régulièrement utilisés, avec des traces d'animaux constamment mises à jour (Fig. 1 : F, G), et les lieux de repos de groupe, ceux de séjour prolongé de la famille nombreuse. Les traces d'activité vitale régulièrement mises à jour maintiennent une image chimique du territoire familial ce qui est d'une importance particulière, puisque le canal de communication chimique est le principal canal pour ce prédateur.

La matrice d'éléments stables du champ biologique de signaux du territoire occupé par une meute de loups comprend une tanière, des lieux de repos de groupe et des sentiers principaux. Ces attracteurs organisent le comportement et limitent la trajectoire de déplacement des loups dans le territoire familial. Et c'est à ces éléments

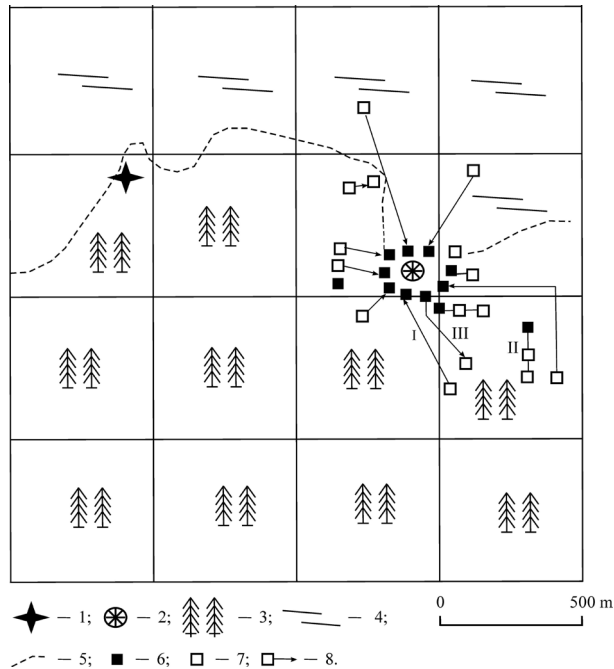


Figure 10. Répartition spatiale du hurlement des loups (Réserve naturelle de la Forêt centrale, Région de Tver, Russie, août 1984 ; selon Nikol'skii & Frommolt, 1989, modifié) :

- 1 – tour d'observation, hauteur 5 m ;
- 2 – lieu de repos de la famille de loups ;
- 3 – forêt ;
- 4 – marais ;
- 5 – frontière entre la forêt et le marais ;
- 6 – localisation des cris des louveteaux ;
- 7 – localisation du hurlement des loups adultes ;

8 – une séquence des types de hurlement, selon la direction des flèches. Les nombres I– III indiquent ceux qui ont commencé le hurlement de groupe : I – des loups adultes, II – des louveteaux, III – des loups adultes et des louveteaux en même temps.

stables que des signaux sonores sont liés, transmettant sur de longues distances, en l'absence de contact direct entre partenaires, des informations pertinentes pour une période précise du cycle de vie de l'espèce.

* * *

N.P. Naumov a été le premier à attirer l'attention sur le fait que “la substance vivante de la planète”, selon V.I. VERNADSKY (1926) à qui il se réfère, est organisée en systèmes supra-organismes (populations et biocénoses) par le moyen d'un système de communication. N.P. Naumov a littéralement écrit (NAUMOV, 1971, p. 652) : “Le degré de stabilité du système est associé à la croissance de la néguentropie (dimension

d'ordre) et déterminé par l'interaction des éléments de matière-énergie et d'information du système" (traduit du russe par E.A. Vanisova). Il ressort clairement des travaux de NAUMOV (1967, 1971, 1973a et b, 1977) que le flux de matière et d'énergie dans les systèmes supra-organismaux est organisé par des processus de communication (une classe exceptionnelle de fonctions spécialisées des animaux).

En développant cette idée, nous attirons l'attention sur le fait que le résultat de l'évolution des processus de communication est la spécialisation, de même qu'elle est le résultat de l'évolution des adaptations morphophysiologiques des organismes. Mais, si nous pouvons généralement expliquer la spécialisation des adaptations morphophysiologiques, en particulier lorsque la phylogénie vient à notre aide, la spécialisation des processus de communication dans l'écrasante majorité des cas ne peut pas être expliquée. Voici un exemple simple. Pourquoi, parmi les représentants du même ordre des lagomorphes, les pikas chantent-ils mais les lièvres et les lapins sont-ils silencieux ? De plus pourquoi, parmi 25 espèces de pikas, seulement environ la moitié des espèces chantent, bien que la plupart d'entre elles occupent des habitats similaires ? etc. On peut se poser beaucoup de questions simples de ce type.

Nous ne sommes pas prêts à y répondre. Cependant, l'utilisation réussie par les animaux de la niche écologique de l'espèce est impossible sans *spécialisation* des processus de communication y compris ceux *déterminés* par les composants biogéniques du paysage. Le complexe des composants biogéniques du paysage, nommé par N.P. NAUMOV (1971) "champ biologique de signaux", est un moyen de communication qui remplit une fonction spécifique d'héritage écologique, la fonction de transmettre des informations dans une série de générations sur le territoire correspondant à la niche écologique des espèces (NIKOL'SKII, 2014). Les exemples discutés ci-dessus (cerfs, pikas, loups) ne sont qu'une petite partie de ce qui a été accumulé dans la littérature. Malheureusement, le concept de champ biologique de signaux n'a pas été largement adopté dans la science moderne. Une chose, par exemple, n'est pas claire : comment le champ biologique de signaux devient un facteur de sélection, ce qui entraîne la *spécialisation* d'un ensemble complexe de réponses comportementales des mammifères, y compris la spécialisation de l'activité vocale des animaux ?

Tous les exemples que nous avons examinés, et beaucoup d'autres connus dans la littérature, ne représentent que le résultat de la spécialisation de l'orientation et du comportement de communication d'animaux qui ont parcouru un long chemin d'évolution dans les conditions d'un paysage biogénique spécifique à chaque espèce et créé par plusieurs générations de congénères.

De tout ce qui a été dit, il résulte aussi un aspect appliqué très important en matière de protection de la nature. Au cours des dernières décennies, la communauté mondiale s'est inquiétée du déclin de la biodiversité. La biodiversité est en déclin en raison de la destruction directe des espèces et de la destruction de leurs habitats. Et aussi, en altérant les habitats des organismes vivants, l'homme détruit le champ biologique de signaux en tant que système de communication et d'orientation des animaux. Mais nous ne pouvons pas encore évaluer dans quelle mesure la destruction du système de communication des espèces affecte la conservation de la biodiversité.

Remerciements. – Nous remercions notre ami et collègue français, le Dr Raymond Ramousse, pour son aide à la préparation de l'article à publier et pour son attitude bienveillante constante.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCHER J., 1976. The organization of aggression and fear in vertebrates. *Perspectives in ethology*. N.Y.; L.: 231-298.
- BAYKOV P.A. [БАЙКОВ П.А.], 1928. Охота на реву [Roar Hunting]. Охотник [*Hunter*], 10: 33 [en russe].
- CLUTTON-BROCK T.H. & ALBON S.D., 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69(3-4): 145-170.
- CONNER D.A., 1985. Analysis of the vocal repertoire of adult pikas: ecological and evolutionary perspectives. *Animal Behaviour*, 33(1): 124-134.
- FLEROV K.K. [ФЛЕРОВ К.К.], 1935. Копытные звери (Ungulata) Таджикистана [Ungulate animals of Tajikistan]. Звери Таджикистана [*Beasts of Tajikistan*]. Moscow-Leningrad, Publishing house of the USSR Academy of Sciences: 93-130 [en russe].
- GITTINS S.P., 1984. The vocal repertoire and song of the Agile gibbon. *The lesser apes. Evolutionary and behavioural biology*. Edinburg 354-374.
- GOLTSMAN M.E. & KRUCHENKOVA E.P. [ГОЛЬЦМАН М.Е., КРУЧЕНКОВА Е.П.], 1999. Аттракторы в социальном поведении [Attractors in social behavior]. *Шестой съезд Териол. общества. Тез. докл. (Москва, 13-16 апреля 1999 г.)* [Sixth Congress of the Theriological society, Abstracts of papers, Moscow, April 13-16, 1999], Moscow: 61 [en russe].
- HARRINGTON F.H. & MECH L.D., 1979. Wolf howling and its role in territory maintenance. *Behaviour*, 68 (3-4): 207-249.
- KAWAMICHI T., 1981. Vocalization of *Ochotona* as a taxonomic character. *Proceeding of the World Lagomorph Conference*. Guelph Univ. Press, Guelph, Ontario: 572-586.
- LEHNER P., 1978. Coyote vocalizations: a lexicon and comparisons with other canids. *Animal behaviour*, 26(3): 712-722.
- LISITSYNA T.YU. [ЛИСИЦЫНА Т.Ю.], 1988. Лежбище северных морских котиков как биологическое сигнальное поле [Seal-rookery of northern fur seals as a biological signal field]. Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всес. совещание) [*Communicative mechanisms for regulation of population structure in Mammals (All-Union meeting)*]. Moscow: 62-65 [en russe].
- MIURA S., 1984. Social behavior and territoriality in male sika deer (*Cervus Nippon* Temminck, 1838) during the rut. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 64(1): 33-73.
- NAUMOV N.P. [НАУМОВ Н.П.], 1967. Об эволюции биологических макросистем [On the evolution of biological macrosystems]. Журнал общей биологии [*Biology Bulletin Reviews*], 28(6): 635-643 [en russe].
- NAUMOV N.P. [НАУМОВ Н.П.], 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология [Structural levels of living matter and population biology]. Журнал общей биологии [*Biology Bulletin Reviews*], 32(6): 651-666 [en russe].
- NAUMOV N.P. [НАУМОВ Н.П.], 1973a. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных [Signal (biological) fields and their significance for animals]. Журнал общей биологии [*Biology Bulletin Reviews*], 34(6): 808-817. [en russe].
- NAUMOV N.P. [НАУМОВ Н.П.], 1973b. Теоретические основы и принципы экологии [Theoretical concepts and principles of ecology]. Пятая Всесоюзная экологическая конференция "Современные проблемы экологии" (доклады) [Fifth All-Union ecological Conference "Current environmental problems", the Reports]. Moscow: Mosk. Gos. Univ.: 3-20. [en russe].
- NAUMOV N.P. [НАУМОВ Н.П.], 1977. Биологические сигнальные поля и их значение в жизни млекопитающих [Biological (signaling) fields and their significance in life of mammals]. Успехи современной териологии [*Advanced Theriology*]. Moscow, Publishing house "Nauka": 93-110 [en russe].
- NAUMOV N.P., GOLTSMAN M.E., KRUCHENKOVA E.P., OVSYANIKOV N.G., POPOV S.V. & SMIRIN V.M. [НАУМОВ Н.П., ГОЛЬЦМАН М.Е., КРУЧЕНКОВА Е.П., ОВСЯНИКОВ Н.Г., ПОПОВ С.В., СМИРИН В.М.], 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности [Social behavior of polar fox on Mednyi Island. The key factors of

- time spatial activity]. Вопросы териологии. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих [*Questions of theriology. Ecology, Population Structure and Intraspecific Communications between Mammals*]. Moscow, Publishing house "Nauka": 31-75 [en russe].
- NIKOL'SKII A.A., 2003. Ecological aspects of the concept of the biological signal field in Mammals. *Entomological Review*, 83(suppl. 2): S136-141.
- NIKOL'SKII A.A., 2014. Ecological inheritance in the biological signal field of Mammals. *Russian journal of ecology*, 45(1): 76-79.
- NIKOL'SKII A.A., MUKHAMEDIEV T.D. & SREBRODOLSKAYA Ye.B., 1999. Seasonal variation in testicular size and vocal activity of pikas as evidence for the hormonal control of mammalian acoustic behavior. *Doklady biological Sciences*, 364: 70-72.
- NIKOL'SKII A.A. & FROMMOLT K.Kh. [Никольский А.А., Фроммольт К.-Х.], 1989. Звуковая активность волка [*Acoustic activity of a wolf*]. Moscow, Mosk. Gos. Univ., 128 p. [en russe].
- NIKOL'SKII A.A. & MUKHAMEDIEV T.D., 1997. Territoriality in the Altai pika (*Ochotona alpina*). *Gibier faune sauvage, game wildl.*, 14(3): 359-383.
- NIKOL'SKII A.A. & NOVIKOVA O.B. [Никольский А.А., Новикова О.Б.], 1985. Временная динамика рева бухарского оленя [Temporal dynamics of the roar of the Bukhara deer]. Природные ресурсы и заповедный фонд Таджикистана [*Natural resources and Nature reserve fund of Tajikistan*]. Part 2. Dushanbe, Publishing house Donish: 195-204 [en russe].
- NIKOL'SKII A.A. & POYARKOV A.D. [Никольский А.А., Поярков А.Д.], 1979. Слияние индивидуальных признаков в групповом вое шакалов [The fusion of individual features in the group howl of jackals]. Журнал общей биологии [*Biology bulletin reviews*], 40(5): 785-789 [en russe].
- NIKOL'SKII A.A., NOVIKOVA O.B. & NAUMOV N.P. [Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П.], 1975. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля (на примере рева бухарского оленя *Cervus elaphus bactrianus* Lydekker) [Spatio-temporal characteristics of the biological signal field (on the example of the roar of the Bukhara deer *Cervus elaphus bactrianus* Lydekker)]. Экология [*Russian journal of ecology*], 1: 100-102 [en russe].
- NIKOL'SKII A.A., TERYOKHIN A.T. et al. [Никольский А.А., Терехин А.Т. и др.], 2012. Популяционная структура и звуковая активность северной пищухи (*Ochotona hyperborea* Pall.) [Population structure and acoustic activity of the northern pika (*Ochotona hyperborea* Pall.)]. Математика и реальность: конфронтация сложности. И строгости: статьи, воспоминания об А.Т. Терехине [*Mathematics and reality: confrontation of complexity and strictness: articles, memories of A.T. Teryokhin*]. Moscow, Publishing house Soliton: 138-174 [en russe].
- NIKOL'SKII A.A., TERYOKHIN A.T., SREBRODOLSKAYA Ye.B., FORMOZOV N.A., PASKHINA N.M. & BRODSKY L.I., 1990. Correlation between the spatial structure of population and acoustic activity of northern pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia). *Zoologischer anzeiger*, 224(5-6): 342-358.
- PERELADOVA O.B. [Переладова О.Б.], 2013. Акустическое и оптическое сигнальное поле как индикатор состояния популяций редких видов (на примере некоторых видов копытных аридных экосистем) [Acoustic and optical signal field as an indicator of the state of rare species populations (on the example of some species of ungulates of arid ecosystems)]. Биологическое сигнальное поле млекопитающих [*Biological signaling field in Mammals*]. Moscow, KMK Scientific Press: 150-166 [en russe].
- POCOCK R.I., 1939. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma*. Mammalia. – Vol. 1. London, Taylor and Francis, 569 p.
- RAEMAEEKERS J.J., RAEMAEEKERS P.M. & HAIMOFF E.H., 1984. Loud calls of the gibbon (*Hylobates lar*): repertoire, organization and context. *Behaviour*, 91(1-3): 146-189.
- SCHALLER G.B., 1967. *The deer and the tiger: a study of wildlife in India*. Chicago, London: Univ. Chicago press, 370 p.
- SETCHELL B.P., 1978. *The mammalian testis*. L., Paul Elek, 450 p.
- SOMERS P., 1973. Dialects in southern rocky mountain pikas, *Ochotona principis* (Lagomorpha). *Animal behaviour*, 21(1): 124-137.
- TENAZA R.R., 1976. Songs, choruses and countersinging of Kloss' gibbons (*Hylobates klossi*) in Siberut Islands, Indonesia. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 40(1): 37-52.
- VANISOVA E.A. & NIKOL'SKII A.A., 2013. Biological signaling field in Mammals (For 110th Anniversary of Professor N. P. Naumov). *Biology bulletin reviews*, 3(5): 335-346.

- VANISOVA E.A., GORYAINOV S.V., NIKOL'SKII A.A., NIFTULLAYEV F.Y., SOROKA O.V. & KALABIN G.A. [ВАНИСОВА Е.А., ГОРЯИНОВ С.В., НИКОЛЬСКИЙ А.А., НИФТУЛЛАЕВ Ф.Ю., СОРОКА О.В., КАЛАБИН Г.А.], 2016. Химическая структура биологического сигнального поля степного сурка (*Marmota bobak*) [Chemical composition of the biological signal field of steppe marmot (*Marmota bobak*)]. *RUDN Journal of ecology and life safety*, 3: 16-25 [en russe].
- VERNADSKY V.I. [ВЕРНАДСКИЙ В.И.], 1926. Биосфера [*Biosphere*]. Leningrad, Scientific chem.-tech. Publishing house, 147 p. [en russe].

Ça va vous intéresser !

Au **Musée des Confluences**, 86 quai Perrache, Lyon 2^e. Tél. : 04 28 38 12 12.
Museedesconfluences.fr

Une nouvelle exposition : **Nous, les fleuves**

Nous, les fleuves, nous façonnons les paysages et nous fertilisons les terres. Sources de vie essentielles, nous sommes les berceaux de grandes civilisations et la majeure partie de l'humanité dépend de nos eaux.

A partir du 21 octobre.

En écho à l'exposition L'oiseau rare, de l'hirondelle au kakapo, **Paroles d'oiseaux** : des contes, un concert, un atelier, une conférence...

Toujours, les expositions **Magique** (jusqu'au 5 mars 2023) et **Secrets de la Terre**. Et, bien sûr, le parcours permanent.

Si vous habitez près de Toulouse, le **Muséum d'histoire naturelle de Toulouse** présente *jusqu'au 31 décembre 2022* une exposition sur la Guyane :

Oka Amazonie, une forêt habitée

qui montre quelques aspects de la vie en Guyane (objets, maquettes, film,...).

<https://www.museum.toulouse.fr/agenda>

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

Siège social : 33, rue Bossuet, F-69006 LYON

Tél. et fax : +33 (0)4 78 52 14 33

<http://www.linneenne-lyon.org> — email : secretariat@linneenne-lyon.org

Groupe de Roanne : Maison des anciens combattants, 18, rue de Cadore, F-42300 ROANNE

Rédaction : Marie-Claire PIGNAL – Directeur de publication : Pascal TERRIER

Conception graphique de couverture : Nicolas VAN VOOREN



Tome 91 Fascicule 9-10 novembre - décembre 2022

SOMMAIRE

Nikol'skii A.A. & Vanisova E.A. – Signaux sonores des mammifères dans le champ
biologique de signaux comme image acoustique de l'espace..... 191-209

Couverture : *Ranunculus glacialis* L. (dans l'Ubaye, la petite Cayolle, en juillet 2018).
Crédit : Bernadette Berthet-Grelier

CONTENTS

Nikol'skii A.A. & Vanisova E.A. – Sound signals of mammals in the biological signal field as
acoustic image of space 191-209

- 4 -

Prix 10 euros

ISSN 2554-5280 – N° d'inscription à la CPPAP : 0724G85671

Imprimé par Imprimerie Brailly, 69564 Saint-Genis-Laval Cedex

Imprimé en France • Dépôt légal : octobre 2022

Copyright © 2022 SLL. Tous droits réservés pour tous pays sauf accord préalable.