

DECEMBRE 1980

N° 104

MICHEL GOUSTARD



MORPHOLOGIE ACOUSTIQUE ET  
MECANISMES DE SYNCHRONISATION  
DES VOCALISATIONS TERRITORIALES  
DES GIBBONS A FAVORIS BLANCS  
(HYLOBATES CONCOLOR LEUCOGENIS)

GAM

BULLETIN DU GROUPE d'ACOUSTIQUE MUSICALE  
UNIVERSITE PARIS VI - TOUR 66. 4 PLACE JUSSIEU PARIS 5°

UNIVERSITE PARIS VI  
INSTITUT DE MECANIQUE  
THEORIQUE ET APPLIQUEE  
LABORATOIRE D'ACOUSTIQUE  
4, Place Jussieu  
75230 - PARIS CEDEX 05

PARIS, le 6 Février 1981

BULLETIN n° 104

MORPHOLOGIE ACOUSTIQUE ET INTERACTIONS VOCALES  
DANS LES EMISSIONS TERRITORIALES DES GIBBONS A  
FAVORIS BLANCS (*Hylobates concolor leucogenys*)

par M. GOUSTARD

REUNION DU 19 DECEMBRE 1980

Etaient présents :

M. le Professeur SIESTRUNCK et M. LEIPP, Secrétaire Général, empêchés, n'ont pu assister à la réunion.

Mlle CASTELLENGO, Secrétaire.

Puis, par ordre d'arrivée :

Ch. BESNAINOU (CNRS); M. GENET-VARCIN; Dr POUBLAN; J. JOUHANEAU (CNRS);  
J. KERGOMARD; M. et Mme MULLETTIN (Univ. P.VII); M. SOLE (CEA); V. GIBIAT (Univ.  
Paris XI); M. SABAN; Mlle BAZANTE (EPHE); M. BERDUGO; M. BARUCH; M. PENICAUD  
(chercheur); M. GATIGNOL (M.A.); M. PERSONNE (Lycéen); Mlle COURTOIS (Lycéenne);  
Mme KADRI (Médecin); A. TEYSSÉDRE; John WRIGHT; B. BASCHET; Ph. BOURGOIN;

Excusés :

M. CHAILLEY; M. J.J. BERNARD; A. MOLES; M. GEUENS; M. LEHMANN, F. VINCENT;  
Mme OTTIE; M. TRAN VAN KHE; J. BELGE; M. PORTEOUS; Paul FRANCOIS; Mme BOREL-  
MAISONNY; M. BIEZUNSKI; G. GEAY; S.HUE; M. MOIROUD; M. BUSNEL; M. CONDAMINES.

---

PERIODIQUE : 6 numéros annuels.

Directeur de la publication : M. le Professeur R. SIESTRUNCK

N° d'inscription à la Commission Paritaire : N° 819 ADEP

Diffusion du bulletin du G.A.M. : S'adresser à

LE DROIT CHEMIN DE MUSIQUE  
5, Rue Fondary

75015 - PARIS - Tél. 575-12-14

MORPHOLOGIE ACOUSTIQUE ET INTERACTIONS VOCALES DANS LES EMISSIONS  
TERRITORIALES DES GIBBONS A FAVORIS BLANCS (Hylobates concolor leucogenys)

par Michel GOUSTARD

Maître de recherches au CNRS  
Laboratoire d'étho-primatologie  
91530 - SAINT CHERON

I - INTRODUCTION

Les Singes Anthropomorphes forment deux familles apparemment très distinctes, tant du point de vue de l'anatomie que du point de vue de leur comportement : les Pongidés, avec le Chimpanzé, le Gorille et l'Orang-outan; et les Hylobatidés. La famille des Hylobatidés qui vit en Asie méridionale et Indo-Malaisie comprend trois genres : Nomascus (Hylobates concolor), Hylobates, et le Siamang (Symphalangus) (Groves, 1972, 1980, Lekagul et McNelly, 1977). C'est au genre Nomascus qu'appartient le Gibbon à favoris blancs (H. concolor leucogenys); il habite la forêt tropicale, dans les provinces centrales du Laos, sur la rive gauche du Mékong. Le genre Nomascus est constitué lui-même de plusieurs espèces réparties en deux groupes, distincts par quelques caractères anatomiques et comportementaux : les mâles adultes chez H. concolor leucogenys et chez H. concolor hainanus possèdent un sac laryngien qui devient fonctionnel à partir de la puberté le son émis pendant le remplissage du sac laryngien, émis exclusivement dans les vocalisations territoriales donne à celles-ci une structure acoustique qui les distingue de celles des Gibbons appartenant au même genre, mais dépourvus de sac laryngien (Goustard, 1965; Goustard et Demars, 1971, 1972, 1973, 1978).

Chez les Hylobatidés, les vocalisations territoriales résument les caractères biologiques fondamentaux qui caractérisent cette famille, c'est-à-dire ses adaptations morpho-écoéthologiques particulières : Les Hylobatidés ont une morphologie et un comportement de "brachiateurs". Ainsi, leurs mains sont rarement libres : elles servent dans les déplacements en suspension ou bien, elles sont utilisées comme balancier lorsque les animaux progressent en station bipède; elles ne constituent pas comme chez les Pongidés, des organes d'expression : de ce fait, la communication gestuelle joue chez les Hylobatidés, un rôle mineur, et le comportement vocal acquiert une importance exceptionnelle pour la communication à l'intérieur du groupe familial et entre les groupes de la même espèce.

D'autre part, l'appareil vocal du Gibbon présente des caractères spécialisés qui le met à part de celui du Chimpanzé, du Gorille et de l'Orang-outan, et de celui de l'Homme : et, par rapport à celui-ci, cartilages aryénoïdes moins développés et cordes vocales ne contenant pas de faisceaux musculaires le long de leur bord libre. Cependant le larynx du Gibbon présente des analogies avec celui de l'Homme, avec la possession de cordes vocales accessoires, la fermeture complète de la glotte, la formation de pliè aryépiglottiques, et la possession de muscles spécialisés (m. transversus thyreoideus impar, et m. cricoaryénoideus caractérisé par son étendue). La structure du larynx du Gibbon lui donne ainsi une aptitude sans équivalent chez les autres Singes Anthropomorphes, à émettre des sons modulés. En outre chez certaines espèces appartenant au genre Nomascus, et en particulier chez le Gibbon à favoris blancs, les mâles adultes possèdent un sac laryngien qui devient fonctionnel à partir de la puberté : le son émis pendant

le remplissage du sac laryngien, à l'inspiration, joue un rôle tout à fait essentiel pour l'émission des sons qui composent les vocalisations territoriales.

Les vocalisations dites "territoriales" expriment enfin l'adaptation éthologique particulière des Hylobatidés, c'est-à-dire qu'elles résument, plutôt que d'autres vocalisations du répertoire, l'état social de base : le Gibbon à favoris blancs, comme les autres Hylobatidés vit dans des groupes familiaux permanents et territoriaux; ces groupes comprennent de 2 à 6 individus, mais les groupes dans lesquels vivent 7 animaux ne sont pas exceptionnels.

Le plan de cet exposé est le suivant.

Nous décrirons brièvement les différents types de vocalisations et leurs fonctions; puis, après avoir mentionné les caractères particuliers des vocalisations territoriales, en particulier leur morphologie acoustique, nous montrerons qu'elles obéissent à des règles de déroulement. D'autre part, les vocalisations territoriales présentent une adaptabilité en rapport avec les circonstances. Enfin, l'analyse des signaux émis par les individus qui forment le groupe familial a permis d'en établir la signification, et de comprendre les rôles à la fois différents et complémentaires que jouent les adultes dans les relations à l'intérieur du groupe familial et entre les groupes de la même espèce.

Ces différents aspects mis en évidence par l'analyse de la structure acoustique, de l'organisation temporelle et des mécanismes de déroulement et de synchronisation des vocalisations territoriales révèlent, chez le Gibbon à favoris blancs, un degré de complexité dans le domaine acoustique qui n'a pas été mis en évidence dans les émissions sonores des Pongidés. On est enfin conduit à la révision d'interprétations tenues pour classiques concernant d'une part la signification même des vocalisations territoriales, d'autre part l'interprétation biologique de la disposition territoriale chez les Vertébrés supérieurs.

## II. PRINCIPALES CATEGORIES DE VOCALISATIONS ET LEURS ROLES

Le répertoire vocal des Gibbons à favoris blancs a été décrit dans un travail précédent (Goustard, 1980). Il comprend de 9 à 15 vocalisations qui constituent un système gradué : les unités vocales passent en effet d'un type à un autre de manière plus ou moins continue.

- 1) On distingue des vocalisations qui maintiennent le contact : les "appels" sont émis dans des fréquences graves : ces unités vocales sont souvent riches en harmoniques, et certaines unités sonores appartenant à ce type présentent une modification du timbre au cours de l'émission.
- 2) Des vocalisations de "ralliement" sont émises quand deux animaux essaient de se rejoindre; ces vocalisations sont émises soit isolément soit en séquences de 2 ou 3; chaque unité sonore successive croît ou décroît en durée, tandis que les fréquences croissent : elles sont formées de sons purs émis généralement dans la partie moyenne du spectre sonore.
- 3) Des vocalisations sont émises dans une situation de "conflit", par exemple dans une situation où deux animaux essaient de se rejoindre sans y parvenir immédiatement. Ces vocalisations aiguës sont en forme de glissando

ascendant ou descendant et sont émises en séquence de 2 ou 3. Si le conflit persiste, ces vocalisations présentent une forme de glissando ascendant puis descendant continu, et peuvent se répéter sans discontinuité plusieurs fois. Les fréquences d'attaque, variables, sont comprises généralement dans la bande moyenne du spectre sonore, et les fréquences maxima peuvent atteindre jusqu'à 8 kHz.

- 4) Des vocalisations sont émises dans une situation d'"alarme". Elles sont perçantes et explosives; elles sont en forme de glissando descendant, avec une inflexion brusque. Il y a souvent une continuité entre certaines vocalisations de contact appartenant à la première catégorie de sons, mais il s'agit de ceux qui ont une signification "agressive" - et les vocalisations d'"alarme" : dans ce cas, l'attaque présente une forme de glissando ascendant plus ou moins abrupt : l'attaque se situe dans les fréquences graves et les fréquences maxima peuvent atteindre la partie supérieure du spectre sonore.
- 5) Certaines vocalisations peuvent être émises pendant la période d'alimentation. Elles comprennent plusieurs catégories d'émissions sonores. Certaines unités sonores sont émises dans des fréquences graves, et comprennent un nombre plus ou moins grand d'harmoniques; on observe à divers degrés une évolution de la ligne mélodique. Certaines unités sonores appartenant à cette catégorie fonctionnelle ont des fréquences d'attaque qui se situent dans les fréquences moyennes; elles sont plus ou moins fortement modulées.
- 6) Des vocalisations sont émises au cours du jeu social entre deux animaux; ces vocalisations et les comportements auxquels elles sont associées ne sont pas émises fréquemment. Ces vocalisations comprennent des unités sonores qui se distinguent par la morphologie acoustique; les fréquences d'attaque correspondent à la partie moyenne du spectre; les fréquences maxima peuvent être plus ou moins élevées, et le nombre d'harmoniques peut varier de façon considérable. Bien qu'émises rarement, certaines de ces vocalisations n'en ont pas moins une importance certaine, car elles sont l'expression de l'attraction sociale qui peut lier, par exemple, deux mâles adultes d'âge différent et appartenant à deux groupes différents.
- 7) Enfin, les vocalisations territoriales qui sont, chez le Gibbon à favoris blancs des signaux pluriunitaires. Elles sont caractérisées par le dimorphisme sexuel qui distingue les vocalisations de la femelle adulte et les jeunes; d'une part, et les vocalisations des mâles adultes, d'autre part. Ce sont des vocalisations généralement séquentielles, émises soit par un animal solitaire (solo), soit par deux ou plusieurs animaux du même sexe, soit par le mâle et la femelle adultes (duos) soit par tous les membres du groupe familial (choeur). Leur organisation structurale et leur déroulement temporel sont strictement réglés, ce qui leur donne une apparence de stéréotypie ou de fixité, et leur confère de ce fait une valeur taxinomique : on peut en effet reconnaître les espèces par leurs vocalisations territoriales, et plus facilement que par les caractères morphologiques classiques. Cette impression de stéréotypie est renforcée par le fait que les postures, déplacements qui leur sont associées ont un caractère formalisé. Les vocalisations territoriales ont une fonction particulière et jouent le rôle d'un signal social spécialisé.

Les duos et les chœurs impliquent la coopération de tous les membres du groupe familial; il s'agit alors de vocalisations réciproquement stimulantes et synchronisées qui ont un rôle polyvalent. Nous le précisons plus loin.

En ce qui concerne le rôle des vocalisations territoriales, plusieurs explications en ont été proposées.

1. Selon Mayr (1963), l'isolement des espèces est favorisé par des mécanismes différents : isolement spatio-temporel, isolement par incompatibilité génétique, isolement des reproducteurs. Les vocalisations territoriales témoigneraient de ce dernier mécanisme. Elles constitueraient une manifestation fondamentale de l'agressivité territoriale (Tenaza, 1965, Marler et Tenaza, 1977, Marshall et Marshall, 1966). Mais plusieurs zoologistes ne se rallient qu'en partie à cette thèse (Brockelman, 1979), estimant que les vocalisations territoriales ne jouent pas exclusivement un rôle d'avertissement ou de défense territoriale.
2. Selon d'autres éthologues, elles auraient un rôle de signalisation de l'emplacement des groupes (Ellefson, 1968, 1974).
3. Elles reflèteraient une double tendance à l'évitement des groupes et au maintien du contact entre différents groupes formant une "communauté", certains individus qui appartiennent à des groupes différents peuvent avoir entre eux des liens de parenté (Ellefson, 1974, Chivers, 1974).
4. Nous avons montré, chez H. concolor gabriellae, le rôle qu'exercent les vocalisations territoriales dans le maintien des liens entre les animaux du groupe familial; elles sont une manifestation de l'attraction sociale et de l'ordre social (Goustard, 1965, 1971, 1972, 1973). Les vocalisations territoriales expriment ce phénomène. Les vocalisations séquentielles sont qualifiées à tort de "territoriales" si par ce mot on signifie qu'elles sont une expression fondamentale de l'agressivité. L'isolement des couples n'est pas la particularité comportementale essentielle de la territorialité. Divers faits indiquent que le territorialisme sous-entend une organisation entre congénères (Leroy, 1974).

Chez le Gibbon à favoris blancs observé en semi-liberté, nous avons établi que les vocalisations territoriales caractérisées par le dimorphisme sexuel sont une manifestation des rôles différents et complémentaires des adultes (1) dans le maintien de la cohésion du groupe, dans des situations intragroupe et intergroupes différentes (Goustard, 1979) et (2) une fonction de maintien de contact et en même temps d'espacement des autres groupes de la même espèce. Ces phénomènes ne sont pas particuliers aux vocalisations territoriales des Hylobatidés; en effet, chez le Gibbon à favoris blancs, comme chez d'autres Vertébrés, les signaux territoriaux sont polyvalents. Enfin, la territorialité implique une organisation entre groupes, et la juxtaposition de territoires est la conséquence d'une attraction réciproque, modulée par différents degrés d'agressivité (certains types de vocalisations "ambivalentes", comportement de poursuite), envers les individus des groupes voisins, aux limites communes des territoires. Ainsi, le maintien du système de reproduction monogame des Gibbons n'est pas maintenu par un mécanisme d'isolement, mais par l'attraction réciproque : les vocalisations territoriales sont une expression de ce phénomène. Mais alors leur signification est différente de celles qu'on leur attribue.

...../

### III. CONDITIONS D'EMISSION ET STRUCTURE DES VOCALISATIONS TERRITORIALES

#### a. Matériel et Méthodes

Nos observations, complétées par une expérimentation effectuée sur une longue durée, portent sur des Gibbons à favoris blancs vivant en semi-liberté en France et en Thaïlande; et, plus particulièrement sur deux groupes; l'un comprend un mâle adulte, deux femelles et un mâle non pubères; l'autre, un mâle adulte, une femelle adulte, deux mâles et deux femelles non pubères. Puis deux autres mâles adultes, observés en semi-liberté, en Asie du Sud-Est. Rappelons que l'âge de la puberté chez les Gibbons à favoris blancs débute chez la femelle, avec le changement de couleur du pelage, c'est-à-dire à l'âge de 7 ans et demie, et s'achève à 8 ans et demie (Marshall, Ross et Chantharajvong, 1972, Dittrich, 1979). Chez le mâle apparaissent au moment de la puberté des modifications qui affectent la stature (le dimorphisme de la taille est souvent fortement marqué chez le Gibbon à favoris blancs), la forme du crâne, et le développement du sac laryngien.

Les vocalisations ont été analysées au moyen d'un sonographe; le traitement quantitatif et qualitatif des données a été effectué par la méthode utilisée dans nos travaux antérieurs; une partie des analyses a été effectuée avec un calculateur analogique, fournissant en temps réel la fréquence instantanée et l'enveloppe du signal (Demars, Berthommier et Goustard, 1976). Dans certains cas, les sons ont été transposés; cette opération permettant de faire apparaître une structure acoustique parfois difficilement perceptible avec la méthode d'analyse habituelle (Castellengo, 1977).

#### b. Conditions d'émission

Chez les Gibbons, les vocalisations territoriales forment un ensemble de vocalisations qui se distinguent par des caractères fonctionnels et structuraux particuliers :

Chez les Gibbons à favoris blancs observés dans leur habitat naturel, au Laos, ou en semi-liberté, les vocalisations qualifiées de territoriales sont entendues chaque matin, au lever du soleil, sauf lorsque la température est basse (au-dessous de zéro degré, dans les régions montagneuses), les jours où le vent est fort, et pendant la pluie. Dans l'environnement naturel, les vocalisations sont entendues à plusieurs reprises le matin, parfois au début de l'après-midi, plus rarement le soir, avant la tombée du jour.

(1) C'est généralement les femelles adultes qui déclenchent les premières vocalisations matinales; émises au lever du soleil, peu de minutes après le réveil des jeunes, et fréquemment avant le réveil du mâle adulte. Le Gibbon à favoris blancs se distingue ainsi d'*H. moloch* dont les vocalisations territoriales sont émises avant le lever du jour, d'*H. lar* qui, selon nos observations émet parfois ses vocalisations une demie heure avant le lever du jour, et d'*H. pileatus* qui émet ses vocalisations deux heures environ après le lever du soleil (Srikosarmantara et Brockelman, 1979).

Un microphone posé près du site de sommeil nous a permis de contrôler les mouvements, déplacements et les vocalisations des animaux avant le

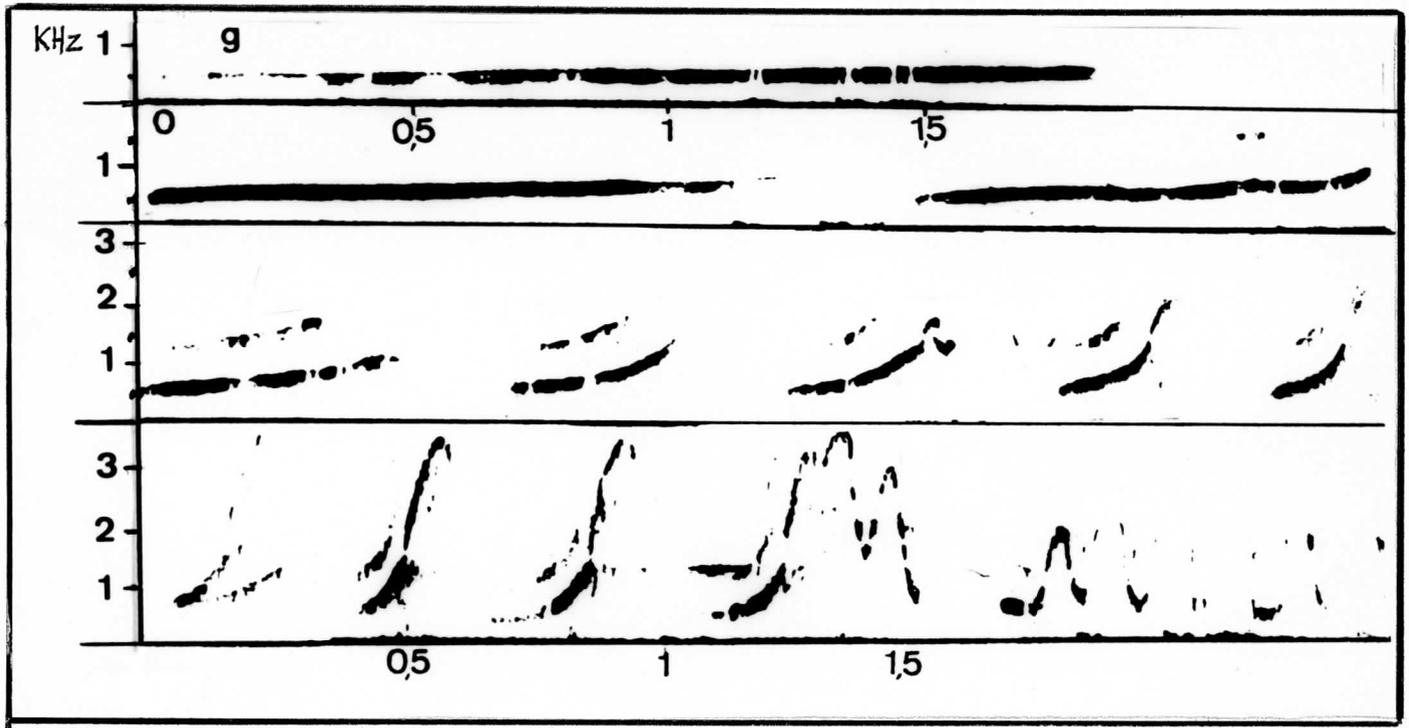


fig 1a - Vocalisations territoriales d'une femelle adulte.

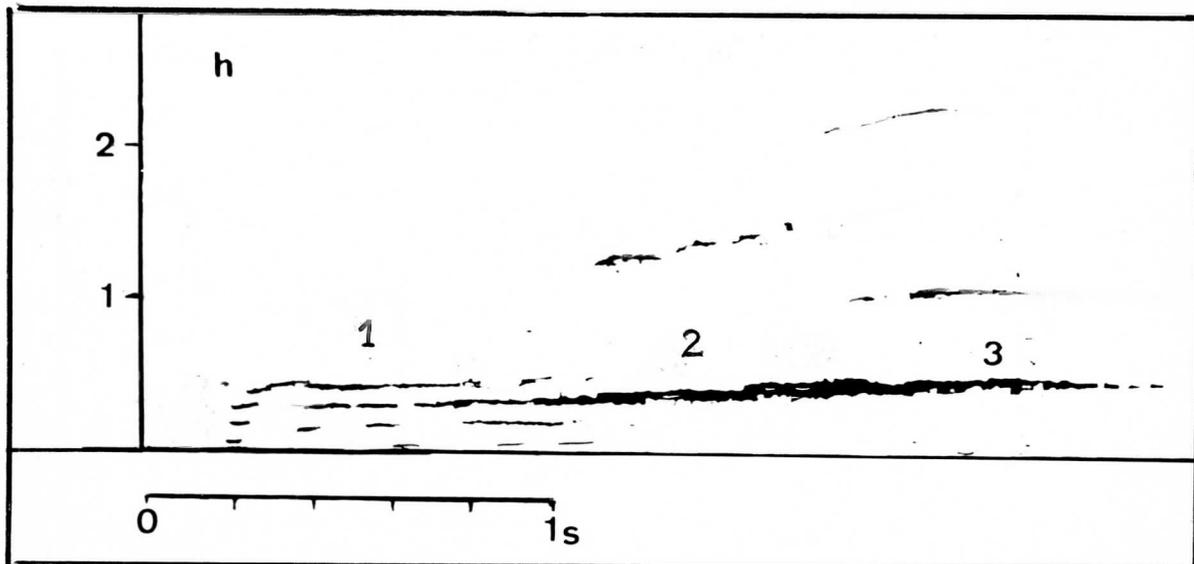


fig 1c - Le sonagramme montre, dans la continuité d'un même son, une modification du régime vibratoire des cordes vocales : l'harmonique 3 devient le fondamental; 1, 2, 3 correspondent à 3 changements de timbre.

déclenchement des vocalisations de la femelle adulte. Les déplacements des jeunes sont généralement de faible ampleur, et les vocalisations sont courtes et peu intenses.

Sur 235 "chants" émis pendant une période de trois mois, 80 % sont déclenchés par une femelle adulte. Les vocalisations paroxystiques des femelles adultes peuvent déclencher les vocalisations du mâle adulte appartenant à son groupe, ou bien seulement celles du mâle adulte de l'autre groupe. Souvent les vocalisations de la femelle déclenchent simultanément les vocalisations des deux groupes.

Au cours du cycle d'activité journalier, les vocalisations territoriales peuvent être émises d'abord par les jeunes, lorsque la femelle adulte est éloignée d'eux, et qu'ils voient ou rencontrent un ou plusieurs animaux de l'autre groupe, particulièrement des femelles. La femelle adulte émet à son tour les vocalisations; le mâle adulte émet ensuite une ou plusieurs vocalisations dont la structure acoustique : la durée et la modulation des fréquences, varient selon les circonstances d'émission.

(2) Les vocalisations territoriales peuvent être émises dans un groupe, dans une situation caractérisée par un conflit, et elles sont alors précédées par des vocalisations d'alarme, ou des appels plus ou moins intenses. Les vocalisations dites "spontanées" sont en fait déclenchées par les déplacements d'un congénère, ou par une modification brusque de l'environnement extérieur au groupe, ou au cours des interactions de jeu.

Elles peuvent être émises simultanément par des animaux qui ne se voient pas; des mâles solitaires, observés dans leur habitat naturel ou en semi-liberté peuvent émettre leurs vocalisations territoriales.

(3) Leur durée est variable. Les vocalisations du mâle adulte et celles de la femelle adulte peuvent comprendre une seule vocalisation émise par l'un ou l'autre, individuellement; ou elles peuvent prendre la forme d'une interaction acoustique de courte durée, le mâle réagit alors à l'émission de la séquence de la femelle adulte, en émettant une seule vocalisation soit pendant, soit après l'émission de la femelle.

(4) la synchronisation des émissions. Les duos émis par les deux adultes auxquels se joignent souvent les jeunes constituent une catégorie particulière d'interactions acoustiques.

Leur déroulement consiste en une interaction d'émissions réciproquement stimulantes et synchronisées. Ces vocalisations, par rapport aux autres vocalisations du répertoire vocal ont une structure acoustique et des fonctions qui leur sont propres.

#### c. Les vocalisations territoriales de la femelle adulte (fig.1 a)

La durée des émissions de la femelle présente un haut degré de variabilité. La durée des émissions est plus longue dans les vocalisations émises au début du jour (n = 80; durée moyenne : 68 s; c.v = 49), que les vocalisations émises hors cette situation (100 = 26 s. v.l. = 10-50). Certaines vocalisations de la femelle peuvent atteindre jusqu'à 170 s.

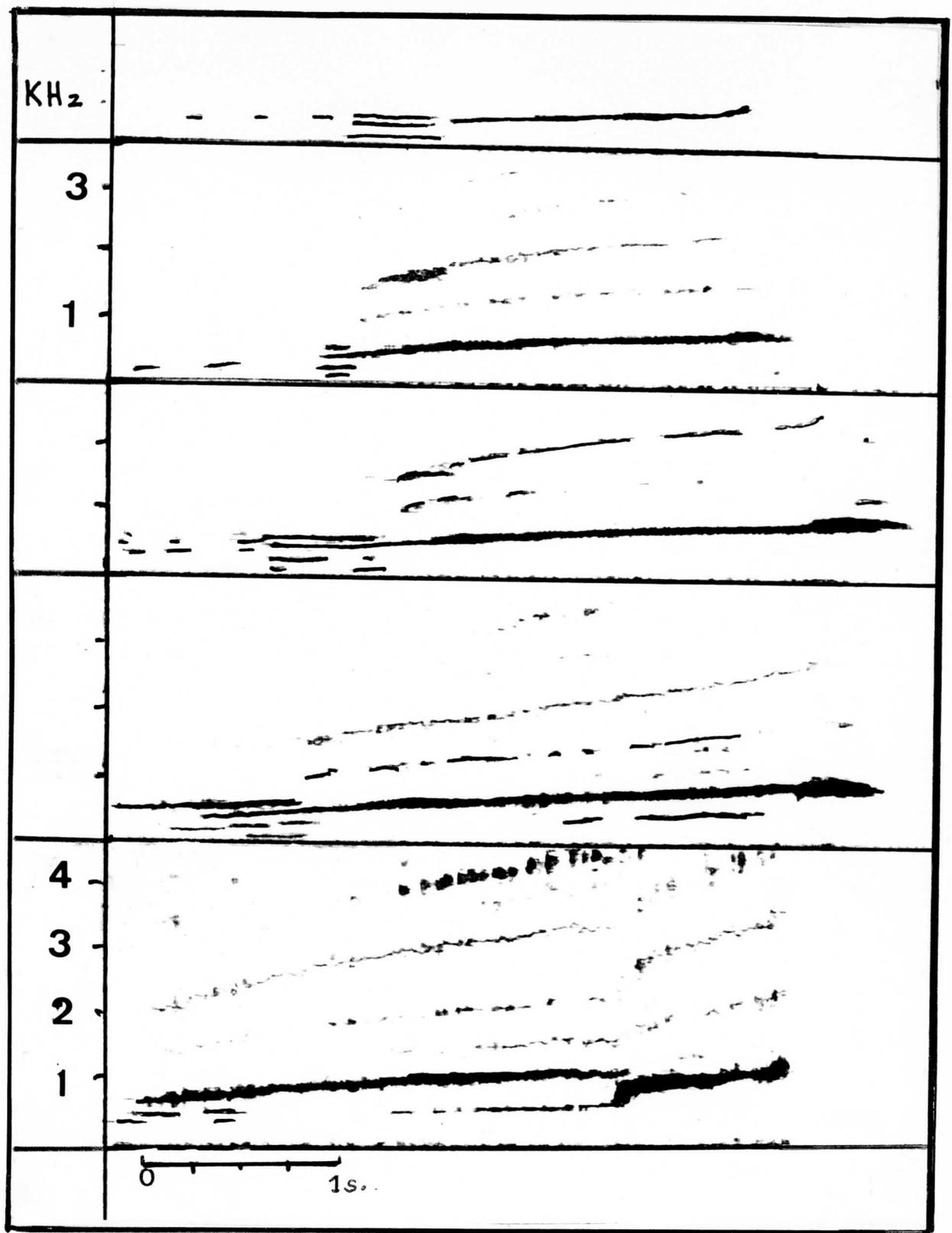


fig 1b - Modifications partielles affectant les fréquences dans une conjoncture d'alarme

Ces vocalisations se distinguent par les caractères suivants :

Les premières vocalisations consistent dans l'émission de sons produits dans des fréquences graves, de faible intensité : leur portée est de quelques mètres. Il s'agit d'un son pur dont le fondamental est à 350 Hz. Toutefois, comme c'est souvent le cas des vocalisations émises au lever du jour, on observe quelques variantes (figures 1b et 1c) : le son est émis comme le précédent dans des fréquences graves (100-350 Hz), mais l'énergie se répartit d'abord sur quatre harmoniques de rangs 2 et 4 ; on observe ensuite un renforcement progressif de l'harmonique de rang 3 qui devient le fondamental. L'émission du même son se poursuit de façon continue. L'analyse acoustique révèle un changement de régime des cordes vocales, puis une modification du timbre, avec trois paliers successifs : le premier à  $\pm 110$  Hz ; le second à  $\pm 375$  Hz, le troisième à  $\pm 350$  Hz.

Du point de vue de la morphologie acoustique, cette seconde vocalisation a des analogies avec certaines vocalisations du répertoire, émises dans une situation d'alarme ou d'agressivité.

L'émission de la femelle se poursuit sans discontinuité. Le nombre des vocalisations de la séquence est relativement constant. Mais le rythme d'émission présente de grandes variations. La durée de chaque vocalisation de la séquence diminue progressivement, tandis qu'augmentent les fréquences. Les fréquences maximales augmentent, quoiqu'irrégulièrement pour atteindre au paroxysme 3250-5000 Hz selon les émissions. L'intensité croît en même temps que le rythme d'émission s'accélère. Les vocalisations du paroxysme comptent parmi les plus intenses du répertoire. Les vocalisations émises par la femelle adulte et surtout celles émises par les jeunes ont des analogies avec les vocalisations d'appel.

Les vocalisations paroxystiques s'achèvent par plusieurs vocalisations (de 6 à 15), émises dans des fréquences qui décroissent progressivement de 3500 à 1840 Hz ; le rythme d'émission de ces vocalisations est d'abord identique à celui des vocalisations paroxystiques (de 0,08 s à 1s) puis décroît progressivement (0,15s en moyenne). Ces vocalisations sont caractérisées, à l'inverse des précédentes, par une brusque inflexion descendante. Ces dernières vocalisations ont des analogies avec les vocalisations d'alarme du répertoire ; mais leur mode de production est différent. Elles possèdent un aspect quasi réflexe. Enfin, elles peuvent être émises dans l'isolement social, alors que les vocalisations d'alarme sont émises dans la rencontre ou la confrontation de plusieurs animaux.

La durée des vocalisations territoriales n'a pas varié significativement dans les deux groupes, bien que leur densité soit différente. Elle n'a pas varié non plus avec la maturation des animaux, puisque sur une durée de cinq ans la durée moyenne est la même ( $t = 1,5$  N.S.) Seule la durée des vocalisations paroxystiques s'est modifiée dans le sens d'une augmentation.

Un phénomène qui a peu retenu l'attention des observateurs concerne l'importante variation du niveau sonore entre le début et la fin de l'émission. La puissance d'émission des premières vocalisations de la séquence est faible au début. Ces vocalisations ne sont audibles que dans l'environnement proche de l'émetteur. La puissance d'émission des vocalisations croît progressivement tandis qu'augmentent les fréquences.

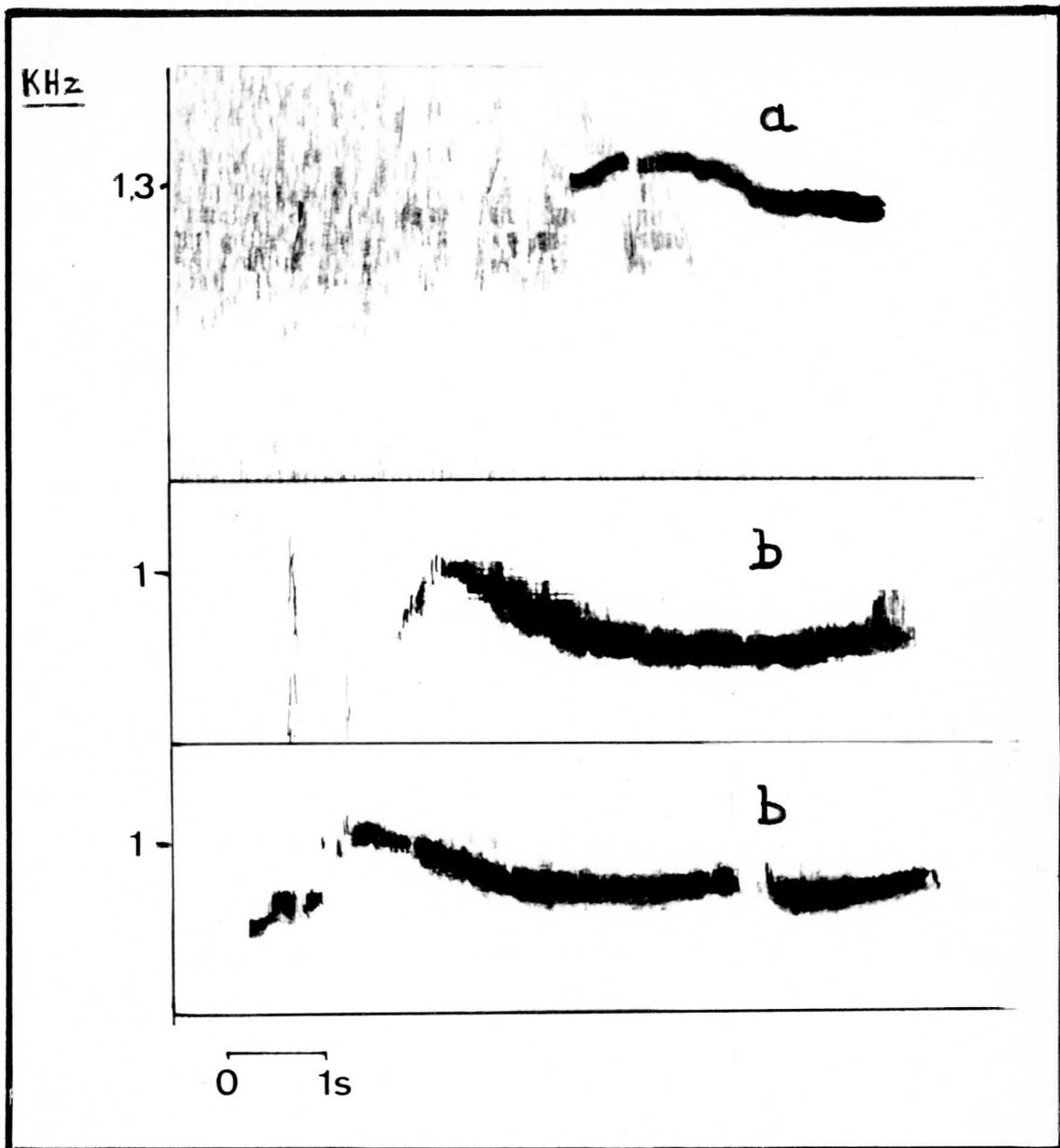


fig 2 - Réaction vocale d'un mâle adulte pendant l'émission de la femelle adulte et celle des jeunes (a); après (b) [moins d'un  $\frac{1}{10}$  de seconde].

#### d. Les vocalisations territoriales du mâle adulte

Ces vocalisations peuvent être émises "spontanément", chez l'animal isolé observé en semi-liberté ou dans son habitat naturel. Elles sont déclenchées parfois en "réponse" à une stimulation visuelle, auditive provenant d'un congénère du même groupe ou d'un animal appartenant à un autre groupe. La forme des modulations varie selon la conjoncture d'émission. Les vocalisations territoriales du mâle adulte sont fréquemment synchronisées avec les vocalisations homologues de la femelle et des jeunes. C'est cette dernière situation que nous analyserons ici (fig.2).

Les vocalisations territoriales du mâle adulte consistent en l'émission de sons modulés en fréquence, et qui, au moment de leur déclenchement, et selon la conjoncture d'émission, peuvent avoir un caractère monotone, ou bien présentent un accroissement progressif des fréquences, ou une décroissance dans la forme de la modulation des fréquences.

Il s'agit, au début du chant, et dans le cas de chants spontanés, de l'émission d'une vocalisation unique, de fréquence faiblement modulée. En se répétant à intervalles déterminés, la durée des modulations tend à augmenter. Puis, des sons appartenant à des catégories vocales différentes apparaissent. Ils constituent une unité : le segment qui comprend ainsi des vocalisations "mixtes", "composées" ou hétérotypiques. Les différentes catégories de sons présentant une interconnexion sont émises selon un ordre fixe, ce qui confère aux segments eux-mêmes une structure et une organisation bien déterminées. Les vocalisations mixtes sont rares chez un Mammifère (Tembrock, 1965). Les modifications qui affectent chez le Gibbon à favoris blancs, chacune des catégories vocales, tant quantitativement que qualitativement, en rapport avec l'organisation temporelle et la conjoncture d'émission, constitue un fait plus rare encore.

Une série de segments émis par le mâle adulte, en synchronisation avec les vocalisations de la femelle adulte et les jeunes, se terminant par les vocalisations paroxystiques et les manifestations posturales qui les accompagnent, chez la femelle et les jeunes, et par une réaction vocale et locomotrice spécifique du mâle adulte, constituent une séquence. Les vocalisations territoriales sont ainsi constituées par l'émission de plusieurs séquences successives.

Les différentes catégories de sons (figure 3). Les émissions sonores du mâle adulte débutent par l'émission de vocalisations modulées en fréquences, de durée progressivement croissante. Ces vocalisations s'enrichissent progressivement en sons de morphologie acoustique différente : 1. un son émis pendant le remplissage du sac laryngien; 2. des sons "brefs"; 3. des sons modulés en fréquence.

1. le son émis pendant le remplissage du sac laryngien. Celui-ci est émis pendant l'inspiration, et on ne l'entend que durant l'émission des vocalisations territoriales. On attribue généralement au sac laryngien un rôle d'amplification du son. Cette interprétation peut convenir pour expliquer la puissance de certains sons chez les Pongidés, et particulièrement chez l'Orang-outan. Elle est insuffisante dans le cas des Gibbons concolor, chez lesquels les mâles adultes dépourvus de sacs laryngiens émettent des vocalisations territoriales également puissantes bien que leur structure acoustique soit différente.

Le son de remplissage a une fréquence déterminée; celle-ci est plus haute chez les jeunes adultes (400 Hz en moyenne) que chez les adultes plus

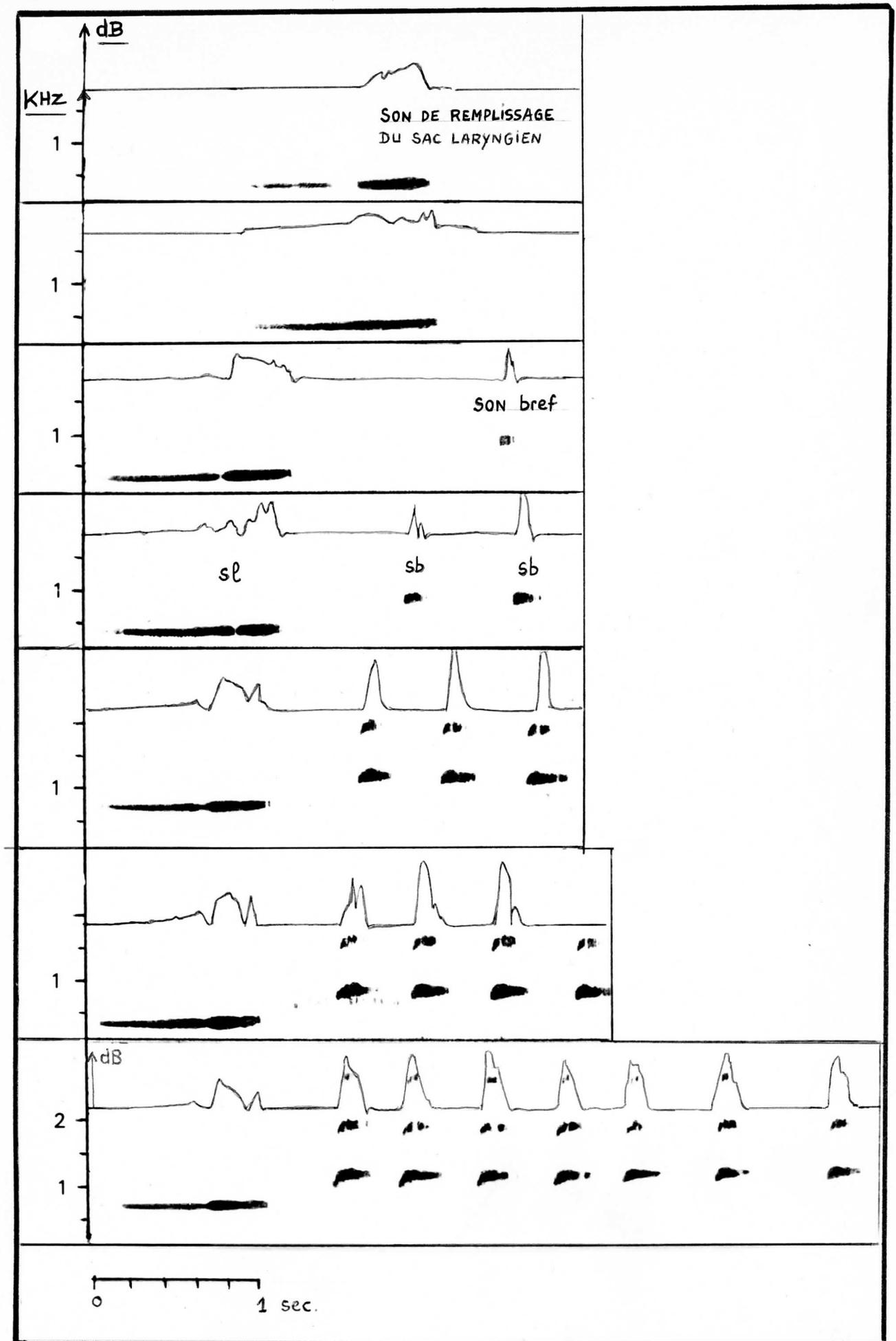


fig 3 . Sons de remplissage du sac laryngingien (sl) et sons "brefs" (sb)

âgés (M2 : 320 Hz, M3 : 360 Hz). La durée du son de remplissage et son intensité varient au cours de l'émission des segments successifs des vocalisations territoriales. La durée du son varie au cours de l'émission des différentes séquences, ou groupes de segments qui s'achèvent, nous l'avons déjà mentionné, par les vocalisations paroxystiques des deux adultes. La puissance maximum est concentrée dans la deuxième partie de l'émission du son de remplissage. Elle tend à diminuer au cours de l'émission des segments successifs. La durée du son et sa puissance impartissent aux sons qui constituent le segment leurs caractéristiques qualitatives et quantitatives : nombre de sons brefs, rythme d'émission de chacun d'eux, rythme d'émission du segment, durée des modulations. En particulier la durée comprise entre la fin du son de remplissage et le début de l'émission du premier son bref est plus longue chez l'animal isolé que chez l'animal émettant ces sons dans son groupe.

Des expériences plusieurs fois répétées montrent que la durée du son de remplissage est plus courte chez l'animal isolé que chez l'animal qui émet ses vocalisations avec les animaux de son groupe. De même, lorsque l'on isole un animal de son groupe, mais qu'il est stimulé par les animaux d'un autre groupe, la durée du son de remplissage est plus longue que s'il n'a pas été stimulé auditivement. Chez un jeune mâle adulte isolé de son groupe, le son de remplissage n'apparaît pas au début de l'isolement.

Le son de remplissage du sac laryngien a donc pour effet d'imprimer aux vocalisations qui constituent le segment, leur rythme particulier, et d'assurer, en rapport avec la modification du rythme, une synchronisation des vocalisations du mâle avec celles de la femelle adulte et des jeunes.

2. des sons de durée plus brève que le son de remplissage du sac laryngien et que les sons modulés qui suivent. Généralement, après l'émission de segments comprenant un son de remplissage et des modulations composées d'une ou deux sous-unités, un ou plusieurs sons "brefs" apparaissent entre ces deux catégories de vocalisations. Au cours des segments successifs, les sons brefs augmentent en nombre. Il peut y avoir dans un segment de 0 à 10 sons brefs.

Ces sons "brefs" s'inscrivent dans une étroite bande de fréquences (entre 1080-1200 Hz pour 5 mâles adultes. Ces sons monotones ont une durée qui croît progressivement tandis qu'augmente leur nombre : par exemple la durée moyenne d'un son bref est de 0,05 s. et celle de cinq sons brefs de 0,14 s. Leur puissance d'émission varie; elle augmente généralement du double entre le premier et le dernier. Le rythme d'émission s'accélère avec leur nombre. Le rythme de leur émission est déterminé par le son de remplissage du sac. En effet, les sons brefs apparaissent, au cours de l'ontogenèse, avant que soit émis le son de remplissage du sac laryngien. Dans ces conditions, les sons brefs sont émis avec un rythme irrégulier, et les fréquences varient de 100 Hz environ.

Les sons brefs sont plus courts dans les vocalisations des animaux isolés socialement que chez l'animal émettant ses vocalisations avec les animaux de son groupe.

3. des sons caractérisés par la variabilité de leur durée, des fréquences d'émission, et de l'amplitude. Ces sons "modulés" varient donc quant à ces trois paramètres; ils varient également par leur complexité : ils peuvent comprendre d'une à cinq sous-unités.

Variabilité des fréquences à l'attaque. La hauteur des fréquences, à l'attaque, dépend de la conjoncture d'émission; elle varie significativement dans diverses conditions de stimulation. Par exemple, lorsque les vocalisations territoriales sont déclenchées dans une conjoncture de jeu social, les fréquences d'attaque sont plus élevées que celles correspondant à des émissions "spontanées". Toutefois, dans ces conditions, les fréquences se rapprochent progressivement de celles qui sont émises dans la situation habituelle.

Chez un autre mâle, on observe selon la conjoncture d'émission une variation de la fréquence à l'attaque de la première modulation de différentes vocalisations territoriales. Les fréquences maxima varient selon les émissions et selon les émetteurs : elles peuvent atteindre de 4.480 Hz jusqu'à 5.200 Hz.

Les sons modulés ont une structure acoustique plus ou moins complexe. Ils peuvent être composés d'une seule unité sonore; au cours des émissions, ils peuvent en comprendre jusqu'à cinq. Cette variation se rapporte au déroulement des segments et à la stimulation de l'émetteur et à celle qu'exercent sur lui ses congénères.

Dans l'émission des vocalisations territoriales des mâles adultes, on observe, comme chez les femelles adultes, une importante variation des niveaux sonores, depuis le début de l'émission où l'intensité est très faible jusqu'à l'émission des vocalisations modulées les plus intenses et les plus complexes. En effet, tandis qu'au début de l'émission du mâle adulte, les vocalisations ne sont audibles généralement que dans un rayon de quelques mètres, lorsqu'elles sont émises avec une intensité progressivement croissante, elles peuvent porter à plus d'un kilomètre, en terrain boisé. Or, seul le phénomène d'écoute d'ordre lointain a retenu l'attention des observateurs. De ce fait, on attribue aux vocalisations territoriales un rôle exclusif d'espace associé à l'agressivité territoriale.

Enfin, comme nous l'avons montré dans un précédent travail (Goustard, 1979), les différentes caractéristiques des vocalisations territoriales : durée du son de remplissage du sac laryngien, nombre des sons brefs et rythme d'émission de ceux-ci; rythme intersegments; rythme interne propre à chaque segment; découpage des modulations en un nombre plus ou moins grand de sous-unités ou d'éléments, durée relative des modulations homologues; sont conditionnées par la stimulation visuelle ou auditive, ou par les deux simultanément.

En résumé, les vocalisations territoriales n'ont donc pas le caractère de fixité et de stéréotypie qu'on tend à leur accorder. Aussi bien en ce qui concerne les vocalisations des mâles adultes que celles des femelles adultes et des jeunes, les vocalisations territoriales présentent une adaptabilité. Chez les femelles, la variabilité porte sur la durée des émissions, leur rythme, et sur les fréquences d'émission : en particulier, nous avons mis en évidence certaines modifications dans la morphologie acoustique de certaines vocalisations, en rapport avec la conjoncture d'émission.

Chez les mâles adultes, cette adaptabilité se manifeste dans toutes les caractéristiques des émissions : durée du son de remplissage et modification de l'amplitude au cours du déroulement des émissions, rythme intra-segment et intersegments; nombre, rythme et puissance d'émission des sons brefs; durée des modulations, fréquences d'attaque et modulation des fréquences.

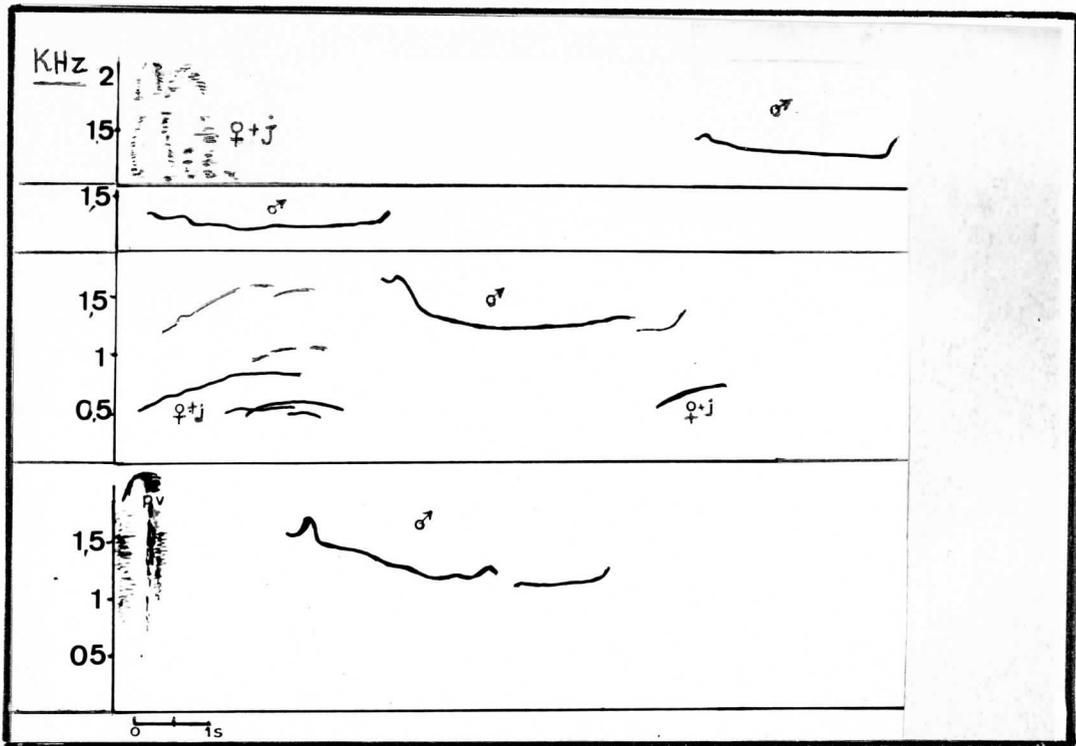


fig 4 (1) - Première séquence

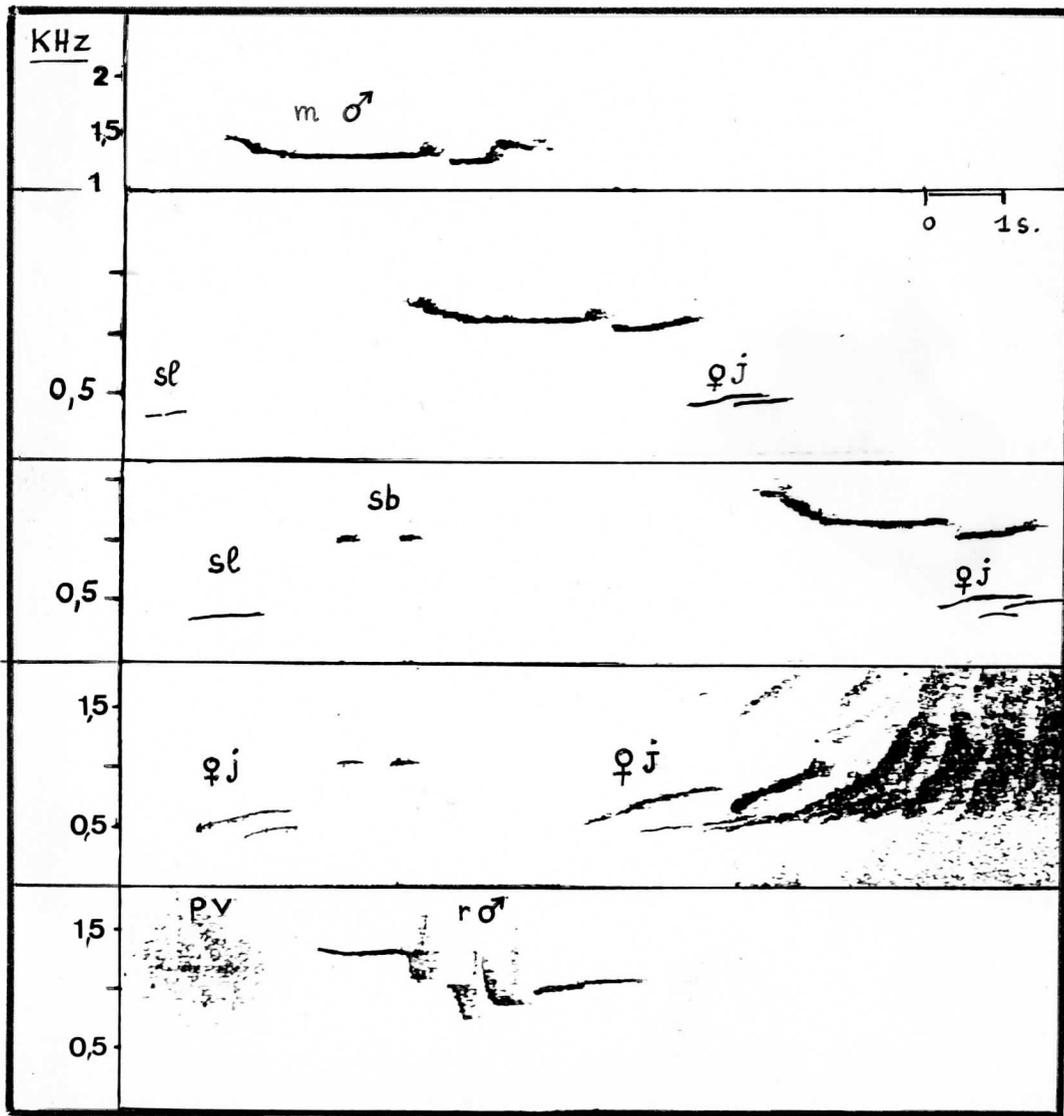


fig 4 (2) - Deuxième séquence

#### IV. DYNAMIQUE DES CHOEURS

Nous rappelons que les vocalisations territoriales peuvent être émises, soit par un animal solitaire (solo) : nous avons observé des mâles solitaires émettant ces vocalisations séquentielles dans leur habitat naturel, au lever du jour (H. lar) à Khao Yai Park (Thaïlande), soit par deux ou plusieurs animaux du même sexe : des mâles (H. concolor gabriellae), des femelles (H. concolor leucogenys) soit par le mâle et la femelle adultes du groupe familial (duo), soit enfin par les deux adultes et les jeunes associés parfois aux animaux qui entourent le groupe familial (H. c., leucogenys, H. pileatus). Les règles de déroulement des vocalisations territoriales présentent des variantes dans ces diverses situations.

Les duos et les chœurs ne constituent donc qu'une catégorie particulière d'interactions acoustiques.

Ils jouent le rôle d'un signal social ayant des fonctions particulières. Leur déroulement consiste en un échange réciproque de signaux : les émissions d'un animal affectent, en effet, celles de ses congénères, et, réciproquement, les émissions de ces derniers modifient en retour les diverses caractéristiques des émissions du premier. Les mécanismes de synchronisation des duos ou chœurs sont assujettis à des règles particulières : après les avoir mentionnées, nous envisagerons les diverses fonctions qui sont dévolues aux vocalisations territoriales.

Les duos et les chœurs peuvent être déclenchés, dans le premier cas par l'un des deux adultes; dans le second par l'un des deux adultes ou les jeunes. Ainsi que nous l'avons déjà mentionné, l'initiative revient plus fréquemment à la femelle adulte. Dans cette situation, le mâle réagit en émettant une vocalisation plus ou moins courte et plus ou moins modulée en fréquence, soit avant la fin de l'émission de la femelle, soit après la fin de l'émission de la femelle; dans un pourcentage non négligeable de cas, principalement lorsqu'il s'agit de vocalisations émises au lever du jour, il n'y réagit qu'après deux ou trois émissions séquentielles de la femelle adulte.

Les duos consistent en l'émission d'une ou de plusieurs séquences successives, chaque séquence comprend les vocalisations du mâle adulte, et celles de la femelle adulte et des jeunes (figure 4).

La structure des duos, et leur déroulement varient d'une séquence à l'autre. Dans l'un des groupes, la première séquence consiste, pour le mâle adulte, en l'émission de sons modulés synchronisés avec les émissions de la femelle adulte et les jeunes. Les séquences successives sont constituées de segments comprenant chacun l'émission d'un son de remplissage du sac laryngien, puis des sons modulés; ensuite une émission d'un son de remplissage suivi de sons brefs et de modulations; ce schéma se répète au cours des séquences successives en s'enrichissant d'un nombre progressivement croissant de sons brefs et de sons modulés composés d'un nombre généralement croissant de sous-unités.

Dans l'autre groupe, l'organisation générale des segments et des séquences successives est la même; toutefois, lorsque le mâle adulte a l'initiative des vocalisations territoriales, le son de remplissage du sac laryngien et les sons brefs apparaissent dès la première séquence.

(1) Chez le mâle adulte, la durée du son de remplissage du sac laryngien et la puissance d'émission des sons qui forment les segments varient au cours des segments successifs; la puissance du son de remplissage tend à augmenter progressivement : ce phénomène est en rapport avec l'augmentation du nombre des sons brefs et de leur puissance.

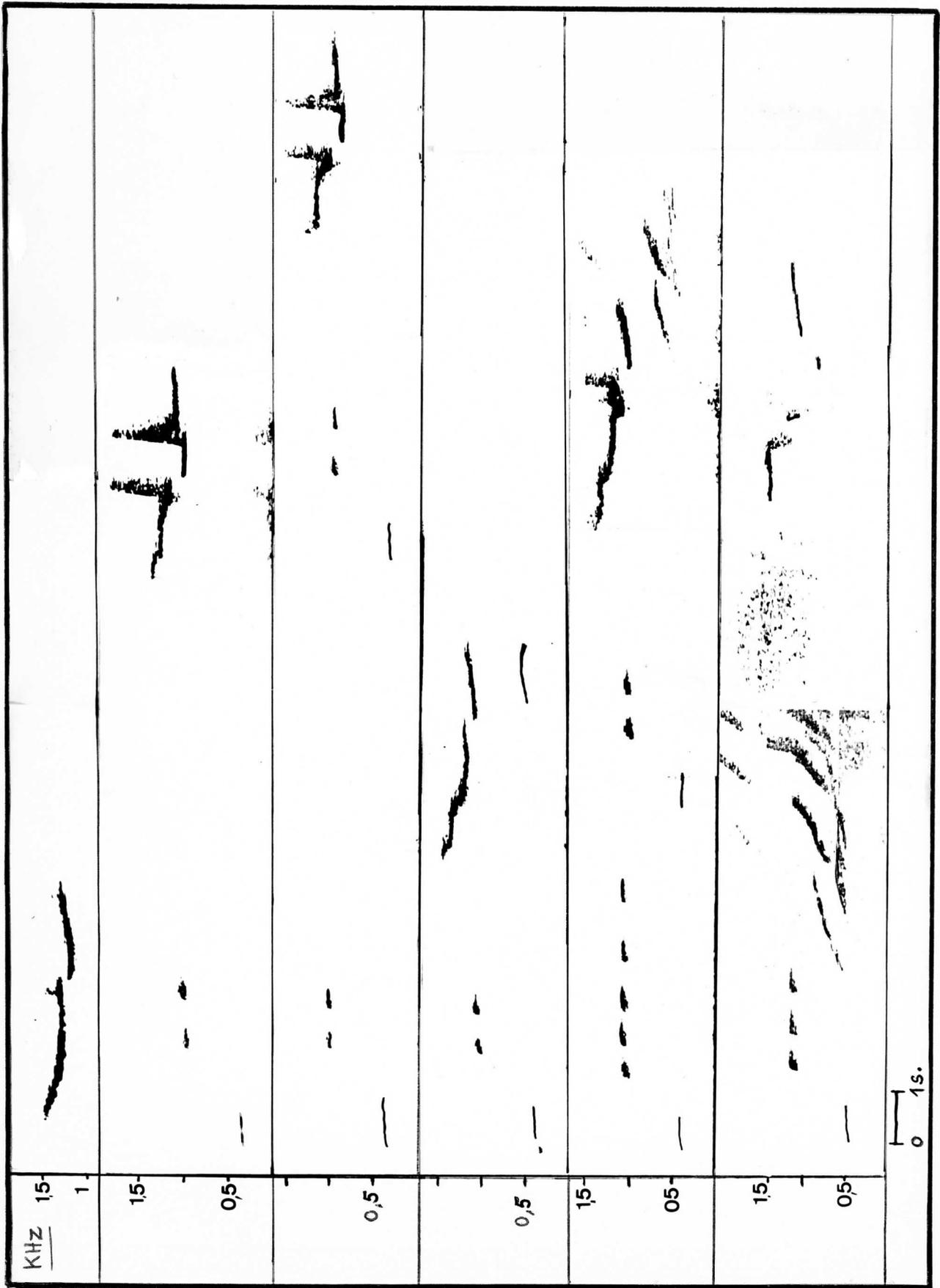


fig. 4 (3) - Troisième séquence -

(2) lorsque la femelle et les jeunes émettent leurs premières vocalisations, de courte durée et de faible intensité, le nombre moyen des sons brefs émis entre l'émission du son de remplissage du sac laryngien et le début des modulations augmente de façon significative. Mais on observe d'importantes différences individuelles chez les mâles adultes. Par exemple, chez M 1, il y a une augmentation régulière du nombre des sons brefs dans chaque segment; il n'en est pas de même chez M 2 et M 4 chez lesquels le nombre de sons brefs de chaque segment croît irrégulièrement; de même chez ces mâles, le nombre des sons brefs est considérable.

(3) la durée comprise entre l'émission du son de remplissage du sac laryngien et le début des modulations présente des modifications au cours des segments successifs; mais ces modifications sont d'ordre différent. En effet, dans de nombreux chants, seule varie de façon significative la durée du dernier segment précédant les vocalisations du mâle adulte qui déclenchent les vocalisations paroxystiques de la femelle et des jeunes. Cette accélération du rythme correspond à une diminution du temps séparant l'émission du dernier son bref du début de l'émission des modulations.

Dans certaines émissions territoriales, au contraire, le rythme intrasegment s'accélère quand la femelle adulte et les jeunes ont émis leurs vocalisations et se sont déplacés vers le mâle adulte. L'effet stimulateur des vocalisations de la femelle adulte et des jeunes sur l'accélération du rythme des segments du mâle adulte varie donc suivant les émissions.

(4) de même, lorsque la femelle adulte et les jeunes émettent leurs premières vocalisations, outre l'accroissement relatif du nombre des sons brefs que nous venons de mentionner, on observe une accélération du rythme inter-segments des mâles adultes.

De plus, il y a une variation significative du rythme inter-segments dans chaque séquence successive.

(5) De plus lorsque la femelle adulte et les jeunes ont émis leurs vocalisations, la durée des vocalisations modulées émises par le mâle adulte diminue significativement. Et la durée des modulations précédant l'émission des vocalisations paroxystiques de la femelle et des jeunes diminue encore significativement par rapport à la durée de toutes les modulations précédentes.

(6) Certaines modifications dans les émissions du mâle adulte affectant la première sous-unité des modulations ont un effet réactogène sur l'émission des vocalisations de la femelle adulte et des jeunes. La durée de la première sous-unité modulée et l'accroissement de l'intensité du son tendent à augmenter. A cet effet stimulateur s'ajoute celui provoqué par l'accroissement du nombre des sons brefs, lui-même en rapport avec l'accélération du rythme des sons qui composent le segment.

On observe des différences chez les mâles adultes. Nous ne ferons que mentionner ce fait, sans y insister davantage (figure 5).

Pendant l'émission des vocalisations territoriales, les membres du groupe familial manifestent des comportements caractéristiques. Nous n'en retiendrons ici que certains aspects. (a) pendant toutes les émissions de la femelle adulte et des jeunes, le mâle adulte reste immobile; c'est un comportement constant. Il ne se déplace qu'entre l'émission du son de remplissage du sac laryngien et les sons brefs, ou entre la fin des modulations et le début du son de remplissage qui suit : il s'agit là de différences individuelles, également constantes pour un animal déterminé.

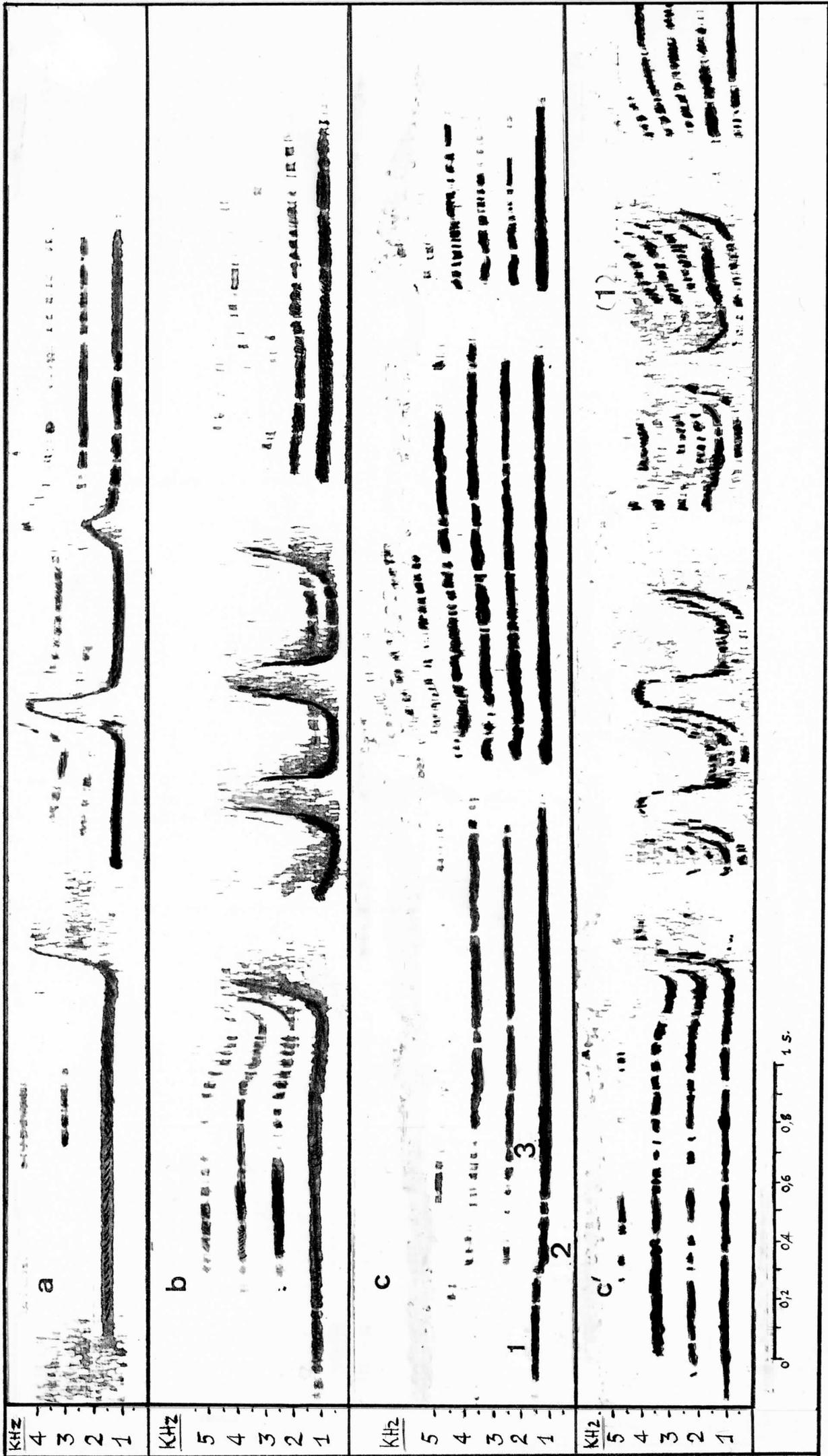


fig 5 - Individualité des émissions chez trois mâles adultes différents (a) (b) (c). Trois modifications du timbre (c) nombre différent des harmoniques .

(b) pendant l'émission des vocalisations paroxystiques, la femelle adulte et les jeunes se redressent sur les membres postérieurs, et effectuent des sauts et des bonds, tandis que certains individus peuvent embrasser un animal qui se trouve à proximité, sauf le mâle adulte.

(c) le mâle adulte ne se déplace pas pendant l'émission de la première sous-unité de sa réaction vocale aux vocalisations paroxystique de la femelle adulte et des jeunes. Il se redresse, ou bondit, selon qu'il est plus ou moins excité, mais toujours entre l'émission de la première sous-unité et le début de la seconde sous-unité de la modulation. Les bonds sont effectués dans les arbres, et sont accompagnés de déplacements rapides dans les arbres; ils sont accompagnés de mouvements de secouage des mains plus ou moins intenses.

Les vocalisations territoriales sont donc caractérisées par l'émission de vocalisations séquentielles associées à des mouvements expressifs : postures, mimiques, formalisés ou "ritualisés".

#### V. RELATIONS ENTRE LES GROUPES

[a.] Lorsque les Gibbons vivent dans des groupes voisins les uns des autres, soit dans leur habitat naturel, soit en semi-liberté, chaque groupe peut émettre des vocalisations territoriales soit simultanément soit séparément. Il s'agit d'un phénomène général chez les Hylobatidés : le Siamang (Chivers 1976; et obser. personnelles en Indonésie), et les Gibbons proprement dits (Marler et Tenaza, 1977). Il en est de même chez le Gibbon à favoris blancs observé en semi-liberté. Ainsi, sur 227 vocalisations territoriales émises pendant une durée de trois mois, en été, c'est-à-dire pendant la période où le jour commence plus tôt, 60,7 % des chants territoriaux ont été émis simultanément par les deux groupes : 26,8 % ont été émis séparément par l'un des groupes, 12,3 % par l'autre groupe.

Lorsque les vocalisations territoriales sont émises simultanément par les deux groupes, l'initiative revient à l'un des groupes dans 34 % des émissions, et 15,9 % dans l'autre. Les animaux appartenant à des groupes différents s'influencent sans se voir. Nous ne mentionnerons ici que certains aspects du phénomène.

(1) les femelles des deux groupes peuvent émettre ensemble, avec un certain synchronisme, leurs vocalisations qui s'échèvent par les émissions paroxystiques. Des phénomènes identiques ont été observés chez plusieurs espèces de Gibbons observés dans leur habitat naturel (Brockelman, 1979).

(2) Nous rappelons que la femelle adulte d'un groupe peut déclencher seulement les vocalisations territoriales d'un autre groupe que le sien.

[b.] Les effets de la stimulation mutuelle. Ils portent en particulier sur la durée des vocalisations modulées. Quand M 1 est en présence de M 2, il est plus stimulé que lorsqu'il émet ses vocalisations avec les animaux de son propre groupe. La durée des modulations composées de deux sous-unités est plus courte dans la première situation que dans la deuxième; celle des modulations composées de trois sous-unités l'est également. Lorsqu'un mâle adulte émet les vocalisations territoriales dans l'isolement visuel et auditif, il n'émet pas de vocalisations composées de trois sous-unités; lorsqu'il entend les animaux de l'autre groupe dans l'isolement visuel, il émet des vocalisations tri-unitaires.

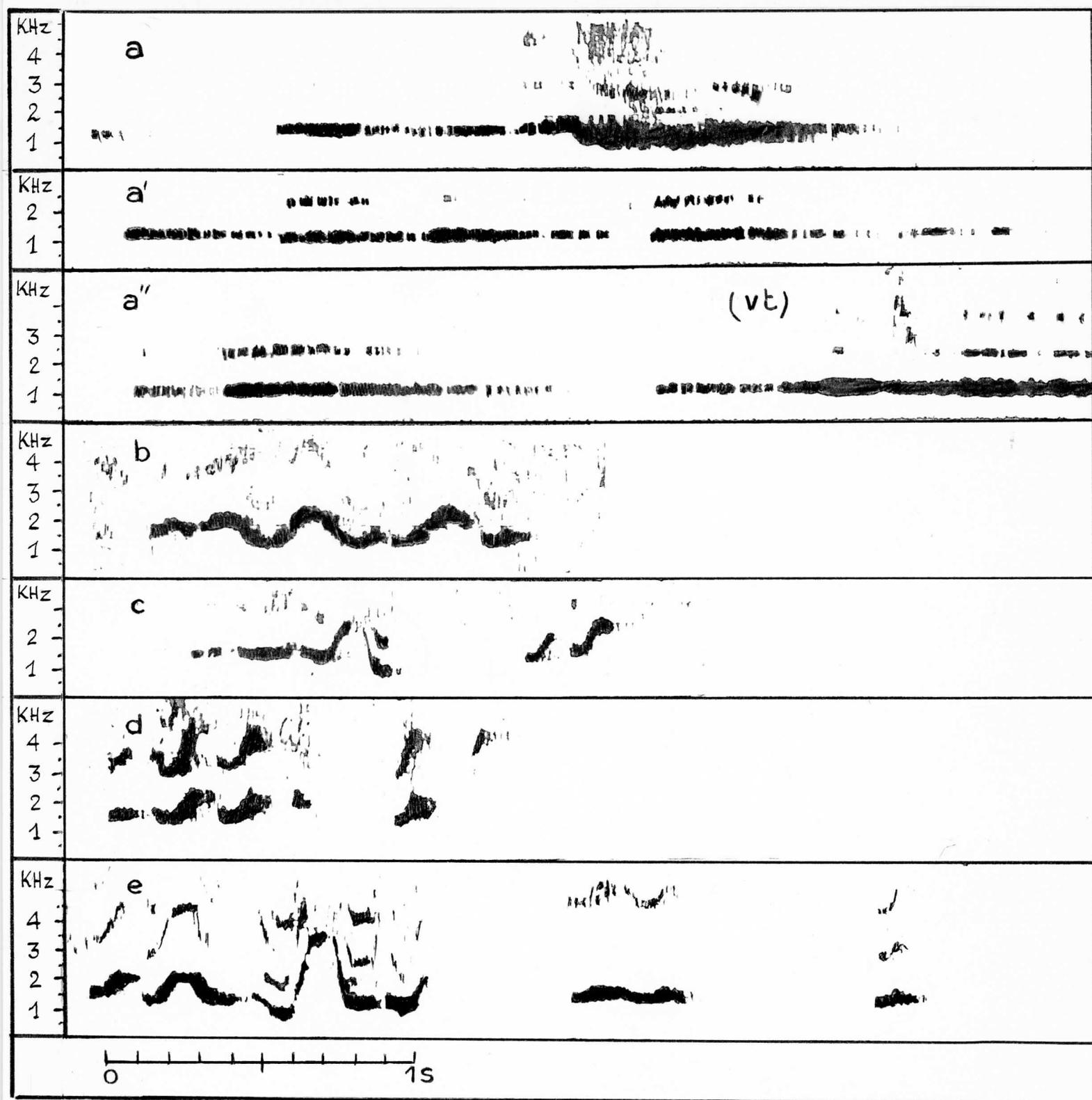


fig.6 - Vocalisations de jeu de contact . De haut en bas : émission faiblement modulée par l'adulte avant les vocalisations territoriales (vt) (a, a', a'') ; vocalisations émises pendant le jeu de contact entre 2 mâles adultes appartenant à des groupes différents, avec de légers mouvements d'approche et de recul, accompagnés de flairage et de contact (b, c, d, e). cf fig.5

Lorsqu'un mâle adulte émet les vocalisations territoriales en même temps que l'autre groupe, il réagit fréquemment aux vocalisations paroxystiques de la femelle adulte et du mâle adulte de ce groupe en émettant des vocalisations comprenant trois sous-unités.

Toutefois on n'observe pas, durant ces interactions acoustiques entre les deux groupes une organisation temporelle des vocalisations ni une synchronisation de celles-ci comme c'est la règle dans les vocalisations émises dans chaque groupe familial.

[c.] Chez les mâles adultes du Gibbons à favoris blancs, les vocalisations tri-unitaires ont une morphologie qui présente quelques analogies avec certaines catégories de vocalisations émises au cours du jeu social (fig.6):

- (1) il s'agit d'une part, de vocalisations associées à des mouvements d'approche et de recul de faible ampleur; ces vocalisations ont un caractère ambivalent. Elles sont émises au cours de la rencontre de deux mâles adultes, dans une situation où les autres membres du groupe familial ne se trouvent pas à proximité.
- (2) ces vocalisations tri-unitaires se rapprochent par leur morphologie acoustique d'autres vocalisations émises au cours du jeu social chez des animaux appartenant au même groupe. Les fréquences d'émission sont moins modulées que dans les vocalisations précédentes. Elles sont émises dans les mêmes bandes de fréquence que les vocalisations territoriales du mâle adulte. Elles sont fréquemment suivies par l'émission des vocalisations territoriales.

Ces observations sont importantes, car elles montrent que les vocalisations territoriales sont "motivées" par l'attraction sociale; que les vocalisations tri-unitaires ont une double composante d'attraction et d'espacement: elles ont une signification d'ambivalence.

Les vocalisations tri-unitaires ne sont pas constituées par l'association de sons appartenant à des "types" vocaux différents: il s'agit d'une seule et même émission sonore, dont les différentes sous-unités qui la composent sont interdépendantes. Les sous-unités qui composent un son tirent leur signification de l'ensemble dans lequel elles sont intégrées.

Ces vocalisations tri-unitaires, généralement intenses, ne déclenchent pas de réactions vocales chez les animaux qui appartient au groupe de l'émetteur; par contre, elles peuvent déclencher des réactions vocales chez les adultes d'un groupe voisin. Elles concernent l'écoute d'ordre lointain.

## VI. SIGNIFICATION ET ROLES DES VOCALISATIONS TERRITORIALES

Les vocalisations réciproquement stimulantes et synchronisées qui constituent les émissions territoriales expriment la biologie de l'espèce; elles sont le reflet de l'état social qui caractérise la spécialisation biologique des Hylobatidés, et qui se résume dans la structure familiale monogame.

Les émissions du mâle adulte ont (a) une fonction de cohésion des membres du groupe familial, et de renforcement des liens entre les deux adultes, les jeunes et les animaux qui leur sont associés, comme le montrent d'une part l'accroissement du nombre des sons brefs; et d'autre part, l'intensité progressivement croissante, au cours des séquences successives, des manifestations non vocales associées aux émissions territoriales, en même temps;

(b) comme le manifeste la morphologie acoustique de certaines catégories de vocalisations, les émissions du mâle adulte maintiennent le contact avec les animaux des autres groupes et en même temps, par leur caractère ambivalent, maintiennent les autres groupes à distance.

Les émissions territoriales de la femelle adulte ont une fonction complémentaire de celle des vocalisations du mâle adulte. Elles éveillent l'attention de celui-ci, assurent le regroupement autour de lui; les vocalisations paroxystiques ont un caractère ambivalent : elles ont un rôle d'espacement vis-à-vis des autres groupes, et en même temps, renforcent le lien des membres du groupe familial.

Les vocalisations territoriales sont émises dans des conjonctures très différentes : de façon "spontanée" au lever du jour, au cours du jeu social à l'intérieur du groupe familial, à la suite d'un conflit; lorsque deux groupes différents se rencontrent aux limites respectives des territoires : dans ce cas, elles peuvent être associées à des activités de poursuite.

#### VII. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les duos et les chœurs consistent en interactions vocales associées à des manifestations expressives non vocales formalisées; elles sont essentiellement coopératives, et jouent le rôle d'un signal social spécialisé. Les duos antiphoniques sont l'expression du dimorphisme sexuel qui distingue les vocalisations des deux adultes.

Les vocalisations territoriales ne sont pas caractérisées par leur stéréotypie ou leur fixité. En effet, dans certaines limites, tous les paramètres tant quantitatifs que qualitatifs varient en relation avec les circonstances. Cette variabilité est l'expression de l'adaptation à la situation; cette adaptabilité est un caractère fondamental des conduites héréditaires et fragmentaires; elle culmine chez les Anthropomorphes, dont le degré de corticalisation, par rapport aux autres Simiens, est particulièrement marqué.

Du point de vue fonctionnel, les vocalisations antiphoniques ont plusieurs fonctions; à l'intérieur du groupe familial et entre les groupes de la même espèce. Dans le groupe familial, elles assurent la coordination des activités, renforcent la cohésion et les liens sociaux. Entre les membres de groupes différents, les vocalisations territoriales du mâle adulte maintiennent le contact et en même temps l'espacement. Les vocalisations de la femelle adulte assurent le regroupement autour du mâle adulte, et maintiennent la distance avec les autres groupes. En d'autres termes, les vocalisations territoriales des Gibbons, comme c'est le cas pour un grand nombre de Vertébrés, sont polyvalentes.

Les vocalisations territoriales sont loin de jouer un seul et unique rôle répulsif, et, de ce point de vue, elles ne sont pas l'expression de l'agressivité territoriale, puisque, dans certaines circonstances, elles peuvent même favoriser la rencontre d'animaux appartenant à un autre groupe de la même espèce, et même les rencontres hétérospécifiques, malgré les différences de morphologie acoustique des vocalisations émises par chaque espèce : dans certaines zones de la forêt de Khao Yai (Thaïlande) où H. Iar et H. pileatus sont des espèces sympatriques, on observe plus de 6 % de groupes mixtes. Une possibilité d'hybridation existe même au niveau intergénérique, comme on l'a montré chez H. moloch et Symphalangus syndactylus. (Myers et Shafer, 1979).

Les vocalisations antiphoniques sont avant tout l'expression de l'attraction qui lie entre eux les membres du groupe de reproduction monogame; la juxtaposition de territoires exprime une attraction réciproque modulée par une agressivité envers les intrus, et qui se manifeste par des poursuites aux limites des territoires respectifs.

On est ainsi amené à réviser nos conceptions sur la signification biologique de la territorialité, dont le caractère essentiel réside moins dans l'isolement des groupes de reproducteurs, que dans le maintien du système social monogame, dans lequel l'attraction réciproque des animaux joue un rôle fondamental. Les vocalisations antiphoniques sont le reflet de ces faits.

Michel GOUSTARD

Paris, 1980

BIBLIOGRAPHIE

- Boutan, L. - Le pseudo-langage. Observations effectuées sur un Anthropeïde : le Gibbon (Hylobates concolor Ogilby). Act. Soc. Linn. Bordeaux, 67, 5-80, (1913).
- Bröckelman, W., Ross, B. A., and Pantawatana, S. - Social interactions of adult Gibbons (Hylobates lar) in an experimental colony, in Gibbon and Siamang, Vol. 3, edited by D.M. Rumbaugh, pp. 137-156, (1974).
- Brockelman, W. - Gibbon populations and their conservation in Thailand. Nat. Hist. Bull, Siam Soc., 26, 137-157 (1975).
- Brockelman, W. - Preliminary report on relations between the Gibbon Hylobates lar and H. pileatus in Thailand. in Recent Advances in Primatology, Vol. 3. Evolution. Edited by D.J. Chivers and K. Joysey, Academic Press, pp. 315-318 (1978).
- Castellengo, M. - L'analyse au sonographe : ses possibilités. Supplément au bulletin de la société Zoologique de France - "Etho écologie des communications chez les amphibiens" - Paris (1977).
- Chivers, D.J. - The Siamang and the Gibbon in the Malay Peninsula. in Gibbon and Siamang, edited by D.M. Rumbaugh, Vol. 1, pp. 103-134 (1972).
- Chivers, D.J. - Communication within and between family group of Siamang (Symphalangus syndactylus), Behaviour, LVII, 1-2. 116-135 (1976).
- Dang, D.C., Demars, C. et Goustard, M. - Etude du "grand chant" du Gibbon. (Hylobates concolor gabriellae). Ann. Sci. Nat. Zool. - 12ème Série, 505-514 (1969).
- Demars, C. - Contribution à l'étude de la structure acoustique du "grand chant" du Gibbon (Hylobates concolor gabriellae) - Thèse du 3ème cycle. Paris, pp. 1-169 (1972).
- Demars, C.; Berthommier, P. and Goustard, M. - The ontogenesis of the "great Call" of the Gibbon (Hylobates concolor leucogenys) Recent Advances in Primatology. Vol. 1, pp. 27-30 (1976).
- Demars, C. et Goustard, M. - Structure et règles de déroulement des émissions sonores des Hylobates (Hylobates concolor gabriellae) Bull. Biol. 106 177-191 (1972).
- Demars, C., et Goustard, M.: Le "grand chant" d'Hylobates concolor leucogenys Comparaison avec les émissions sonores homologues d'H. Klossi, Behaviour, LXV, 1-2, 1-26 (1978)
- Deputte, B. et Goustard, M. - Etude du répertoire vocal du Gibbon à favoris blancs (Hylobates concolor leucogenys) Z. Tierpsychol. 13, 225-250 (1978).
- Dittrich, L. - Jugendwicklung, Geschlechtsreife und Wechsel der Färbung des Haarkleides beim schopf Gibbon (Hylobates concolor leucogenys) Bij. Diark., 49(2), 247-254 (1979).

- Ellefson, J.O. - A natural history of the White-Handed Gibbon in the Malayan Peninsula, in Gibbon and Siamang, edited by D.M. Rumbaugh, Vol.3, pp. 2-134 (1974).
- Goustard, M. - The vocalizations of Hylobates, in Gibbon and Siamang, edited by D.M. Rumbaugh, Vol IV, pp. 136-166 (1976).
- Goustard, M. - Stéréotypie et plasticité des émissions sonores des Gibbons à favoris blancs. C.R. Acad. Sc. Paris, 288, p. 1915 (1979).
- Goustard, M. - Les interactions acoustiques au cours des émissions sonores des Gibbons (Hylobates concolor leucogenys). C.R. Acad. Sc. Paris, 288, p. 1071 (1979).
- Goustard, M. - Les interactions acoustiques au cours des grandes émissions sonores des Gibbons (Hylobates concolor leucogenys). J. de Psychol., n° 2 133-156 (1979).
- Goustard, M. - Les vocalisations des Anthropomorphes : Journal de Psychol. Vol.IV, 1-30 (1980).
- Goustard, M. - La fonction du sac laryngien chez les Gibbons (H. concolor leucogenys) C.R. Acad. Sci. Paris. (1980).
- Goustard, M. et Demars, C. - Structure et forme des segments du grand chant du Gibbon (H. concolor gabriellae). Bull. Biol., 107, 171-187 (1973).
- Goustard, M. and Demars, C. - Sur quelques aspects de la communication vocale au cours de l'ontogenèse des Gibbons (H. concolor gabriellae). Bull. Audiophonologie 123-144 (1974).
- Goustard, M. - Le Psychisme des Primates. Introduction à l'étude biologique des Vertébrés supérieurs. Paris, Masson, pp. 1-172 (1975).
- Goustard, M. - Evolutionary and Behavioural Biology of the Lesser Apes. ULM. (1980).
- Grassé, P.-P. - L'Homme et son A.D.N. L'inné et l'acquis. Séance publique annuelle de l'Académie des Sciences. Paris, n° 17, 1-11 (1974).
- Groves, C.P. - Systematics and Phylogeny of Gibbons, in Gibbon and Siamang edited by D.M. Rumbaugh, Vol.1, pp. 2-83 (1972).
- Lekagul, B., and McNeely, J. - Mammals of Thailand. Bangkok, pp. 1-758 (1977).
- Leroy, Y. - Etho-écologie des communications des animaux. Soc. Biogeog. 45-69 (1976).
- Leroy, Y. - Que peut-on dire de la communication animale? A propos d'un ouvrage collectif dirigé par Th. Sebeok : How Animals Communicate, J. de Psychol. n° 1, 85-94 (1979).
- Leroy, Y. - L'univers Sonore animal. Paris, Gauthier Villars, pp. 1-350 (1979).
- Narler, P. - Social organization, communication and graded signals. The Chimpanzee and the Gorilla. In "Growing Points of Ethology. edited by P.P. Bateson and R.A. Hinde, pp. 239-280 (1976).

- Marler, P. and Tenaza, R. - Signaling behavior of Apes, with special reference to vocalization. in How Animals Communicate, edited by T.A. Sebeck, pp. 965-1003, Bloomington and London (1977).
- Marshall, J.T. and Marshall E.R. - Gibbons and their territorial songs. Science, 193, n° 4246, 235-237 (1976).
- Marshall, J.T., Ross, B.H. and Chantharajvong, J. - The species of Gibbons in Thailand. Journal of Mammal., 53, 479-486 (1972)
- Mayr, E. - Animal species and Evolution. Harvard Univ. Press (1963).
- Meyer Holzapfel, M. - Beobachtungen der das Verhalten einer Gibbon Familie : in Zürcher Zoologischen Garten. Zool. Gart. 17, 10-27 (1950).
- Myers, R. and Shafer, D. - Hybrid Ape offspring of a mating of Gibbon and Siamang. Science, Vol. 205, 308-310 (1979).
- Smith, W.J. - Communication in Birds. in How Animals Communicate ? edited by T.A. Sebeck, pp. 545-574 (1977).
- Srikosarmantera, S. and Brockelman, W. - Patterns of Territorial Vocalization in the Pileated Gibbon (Hylobates pileatus).
- Tembrock, G. - Sound production of Hylobates and Symphalangus. in Gibbon and Siamang, edited D.M. Rumbaugh, Vol. 3. pp. 176-205 (1974).
- Tenaza, R. - Songs, choruses and countersinging of Kloss' Gibbons (Hylobates klossi) in Siberut Island, Indonesia, Z. Tierpsychol., 37-52 (1976).

D I S C U S S I O N

Résumée par M. CASTELLENGO

M. SOLÉ - Quelle est la taille d'un gibbon ?

M. GOUSTARD - La taille moyenne d'un gibbon est de 0,60m. Elle peut atteindre et même dépasser un mètre chez les adultes. Les Siamangs qui constituent un genre à part son légèrement plus grands.

M. SOLÉ - Et quelle est leur durée de vie par rapport à celle d'un être humain ?

M. GOUSTARD - Dans leur environnement naturel; les gibbons peuvent vivre trente ans et plus.

M. BASCHET - Un certain nombre des signaux que vous nous avez fait entendre ressemblent de façon frappante à ceux qu'émet un enfant psychotique (autistique profond) avec lequel nous avons très peu de contacts, aussi nous cherchons à communiquer avec lui par les sons. Il semble qu'il n'essaye pas de dialoguer : il émet les signaux dans l'espace, sans les adresser à quelqu'un de particulier. L'interprétation des signaux sonores de cet enfant est très difficile, mais il est important pour nous d'essayer de les décrypter lorsqu'on travaille avec lui, pour savoir "ce qui se passe à l'intérieur". Ce serait très intéressant pour nous d'avoir vos explications pour savoir s'il y a une transposition possible.

M. GOUSTARD - Certes, il peut y avoir certaines analogies dans le domaine de l'expression vocale ou psychologique et la communication expressive des Primates non humains. Mais la comparaison ne peut être poussée bien loin. L'organisation structurale et temporelle des signaux expressifs diffère de façon fondamentale chez le gibbon et chez l'enfant humain normal ou psychotique. En effet, les architectures cérébrales respectives reflètent deux types d'évolution distincte; le contrôle du cortex cérébral sur les centres sous-corticaux est fondamentalement différent chez les Simiens et chez l'Homme. Rappelons que l'Homme est le seul Primate chez lequel les projections cérébrales des vocalisations se situent dans une aire corticale motrice. Une telle disposition anatomique assure le substrat neuronal nécessaire au contrôle volontaire des émissions vocales de l'Homme. Ce contrôle n'apparaît pas chez les Singes Supérieurs.

Les faits que vous mentionnez présentent un indéniable intérêt; cependant il reste à analyser l'éventuel contenu sémantique des signaux expressifs émis par le jeune psychotique.

D'une manière générale, il importe de ne pas perdre l'esprit critique quand on applique aux divers aspects du comportement humain, des modèles empruntés au comportement animal. Ceci doit être rappelé particulièrement en ce moment où sévissent les interprétations réductionnistes de la sociobiologie américaine.

M. BASCHET - Nous ne cherchons pas à faire d'extrapolation. Nous voudrions seulement savoir à quoi peuvent bien correspondre ces signaux.

M. GOUSTARD - De ce point de vue, deux questions se posent. A quelles motivations, à quel registre du répertoire d'activités correspondent les expressions vocales du jeune enfant humain psychotique : maintien du contact, appels, expressions ludiques ? D'autre part quel est le contenu sémantique éventuel des vocalisations du jeune enfant psychotique ? Toute une gamme d'expériences seraient nécessaires pour répondre à ces deux questions.

## DISCUSSION (suite)

- M. BASCHET - Ces enfants autistiques ont des émissions vocales de plaisir. Chez le gibbon, vous avez parlé de jeu, d'agressivité, mais pas de "plaisir".
- M. GOUSTARD - Les comportements ludiques et agressifs peuvent être décrits et analysés expérimentalement. Il n'en est pas de même du plaisir que peut éprouver un individu dans une situation donnée, et qui fait intervenir sa subjectivité. C'est pour éviter toute interprétation anthropomorphique que j'ai évité ce terme.
- M. MUTIN - Comment se comportent les gibbons élevés en captivité qui n'ont pas pu apprendre les signaux de leurs parents. Que font-ils ?
- M. GOUSTARD - Ils émettent leur vocalisations territoriales, comme les animaux qui ont été élevés avec leurs parents. Il s'agit donc d'une activité instinctive, c'est-à-dire d'un comportement spécifique déterminé par le code génétique. Cet aspect du comportement vocal chez un Singe supérieur doit être mentionné tout particulièrement en ce moment où seule la plasticité du comportement, les modifications du comportement en rapport avec l'environnement, les phénomènes d'acquisition et d'apprentissage retiennent trop exclusivement l'attention.
- M. PIOLLET - Il m'a semblé remarquer à l'oreille qu'il y avait une relative constance dans les intervalles de fréquence entre les différentes parties de l'appel du mâle. Avez vous étudié cela ?
- M. GOUSTARD - Effectivement, ces phénomènes ont fait l'objet de plusieurs de nos publications. Les durées qui séparent chaque type de vocalisation de chaque séquence (son de gonflement du sac, son bref, son modulé) varient relativement peu, mais significativement. La variation des durées (rythme intra-segment, rythme inter-segment) est affectée par la qualité des interactions sociales.
- M. CASTELLENGO - Vous nous avez montré des animaux vocalisant la gueule grande ouverte. Ont-ils la même attitude pendant le remplissage du sac laryngien ?
- M. GOUSTARD - L'attitude du mâle, par exemple, pendant l'émission des segments et en particulier la position de la tête varie systématiquement : au moment du remplissage du sac laryngien, le mâle abaisse la tête. Le son de gonflement est émis par l'animal la bouche fermée. Les sons brefs sont émis la bouche ouverte, la tête légèrement relevée. Les sons modulés qui suivent et sont peu intenses au début des émissions sont émis la bouche entr'ouverte, les maxillaires peu ou pas dénudés; les sons les plus intenses qui succèdent systématiquement aux premiers sont émis la bouche ouverte, les maxillaires étant largement dénudés.
- M. CASTELLENGO - Est-ce que les cordes vocales vibrent pendant l'émission du son laryngien ?
- M. GOUSTARD - Non.
- M. GATIGNOL - A propos des sons brefs, vous nous avez montré une séquence tout à fait remarquable dans laquelle on voyait successivement 1 son bref, puis 2 puis 3, comme s'il y avait un comptage. S'agit-il d'un cas particulier ou est-ce un fait que vous avez observé souvent ?
- M. GOUSTARD - Non, il ne s'agit pas d'un cas particulier; c'est la règle. Le nombre des sons brefs, leur rythme d'émission varient avec l'auto stimulation de l'émetteur, et avec la stimulation qu'exercent sur lui ses congénères.

DISCUSSION (suite)

M. BOURGOIN - Y a-t-il un nombre maximum de sons brefs ?

M. GOUSTARD - Leur nombre ne dépasse pas généralement 10

M. SOLE - Il est frappant de voir sur les sonagrammes que les gibbons émettent des sons sinusoïdaux, sauf au moment des modulations. Avez vous observé cela chez d'autres animaux ?

M. GOUSTARD - L'émission de sons plus ou moins sinusoïdaux n'est pas exceptionnelle chez les mammifères, particulièrement les arboricoles. Chez les Primates non humains on en observe chez les Macaques enfants, et les Anthropomorphes arboricoles : L'orang-outan et les gibbons, où ils sont émis par les adultes.

M. CASTELLENGO - Nous remercions M. GOUSTARD de nous avoir fait part de ses toutes dernières recherches dans un domaine complexe, passionnant et en pleine évolution.