

Alauda

Revue
internationale
d'Ornithologie
Volume 91 (4) 2023



- AVIFAUNE NICHEUSE
Restaurer les pelouses
- RÉSERVES DE CHASSE
Évaluation en milieux humides
- GOÉLANDS NICHEURS
Colonies urbaines en Normandie
- GORGEBLEUE À MIROIR BLANC
Structure du chant, imitations,
utilisation syntaxique

STRUCTURE DU CHANT, IMITATIONS EXTRASPÉCIFIQUES ET LEUR UTILISATION SYNTAXIQUE CHEZ LA **GORGEBLEUE** **À MIROIR BLANC** *Luscinia svecica cyanecula* (1^{re} partie)

Maxime METZMACHER*

ABSTRACT.— **Song structure, extraspecific imitations and their syntactic use in the Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* (first part).** In Passerine songs, vocal imitation is very widespread, but it always raises many questions. In the song of the Bluethroat, few heterospecific imitations have been confirmed so far by sonographic analyses and the various modes of integration of imitations into the song are still poorly documented. Long vocal sequences of 10 territorial males were recorded in Belgium (Liège region). Many potential models (birds, amphibians) were also recorded in the same area. The sonagrams of all these recordings were used to compile detailed catalogues of vocal repertoires and to classify their syllables on the basis of visual examination of the sonagrams. This study clarifies the syntax of Bluethroat song, adds to the inventory of heterospecific imitations (birds, amphibians and crickets) and illustrates their quality. The number of syllables borrowed from the same species varies greatly from phrase to phrase. The second part of the phrases includes «complex motifs», consisting of ticks and various imitations, which needed to be described more precisely in the song of this species. If the Bluethroat can copy the syntax and syllable structure of heterospecific vocalizations, it can also combine imitations of different species and create new sounds, a bit like some human musicians. This vocal learning process can continue during migratory journeys and in the winter quarters. Finally, the possible functions of this imitative song are discussed, but remain open to further investigation.

RÉSUMÉ.— **Structure du chant, imitations extraspécifiques et leur utilisation syntaxique chez la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica cyanecula* (1^{re} partie).** Dans le chant des Passereaux, l'imitation vocale est un comportement fort répandu, mais qui soulève toujours de nombreuses questions. Chez la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia s. cyanecula*, peu d'imitations hétérospécifiques ont été confirmées jusqu'ici par des analyses sonographiques, et les divers modes d'intégration des imitations dans le chant sont encore peu documentés. De longues séquences de chant de 10 mâles territoriaux ont été enregistrées en Belgique (région de Liège). De nombreux modèles potentiels (oiseaux, batraciens) ont aussi été enregistrés dans les mêmes zones. Les sonagrammes de tous ces enregistrements ont permis de constituer des catalogues détaillés des répertoires vocaux et de classer leurs syllabes sur base de l'examen visuel des sonagrammes. Cette étude clarifie la syntaxe du chant de la Gorgebleue, complète l'inventaire des imitations hétérospécifiques (oiseaux, batraciens et grillons), tout en illustrant leur qualité. Le nombre de syllabes emprunté à une même espèce varie beaucoup d'une phrase à l'autre. La seconde partie des phrases inclut des « motifs composites », constitués de clics et de diverses imitations, dont la description méritait d'être précisée dans le chant de cette espèce. Si la Gorgebleue peut copier la syntaxe et la structure des syllabes d'une autre espèce, elle peut aussi combiner les imitations d'espèces différentes et créer de nouveaux sons, un peu comme certains musiciens le font chez l'Homme. Cet apprentissage vocal peut se poursuivre lors des trajets migratoires et dans les quartiers d'hiver. Les fonctions possibles de ce chant imitatif sont discutées, mais restent ouvertes à de nouvelles investigations.

Mots-clés: *Luscinia svecica cyanecula*, Imitations, Innovations, Apprentissage, Syntaxe du chant.

Keywords: *Luscinia svecica*, Mimicry, Innovations, Song learning, Song syntax.

* rue abbé Péters 50, B-4960 Malmedy (Belgique) (maxime.metzmacher@alumni.uliege.be).

INTRODUCTION

Chez les oiseaux, l'imitation vocale soulève de nombreuses questions qui, pour la plupart d'entre elles, n'ont pas encore reçu de réponses définitives (BAYLIS, 1982; KELLEY *et al.*, 2008). La compréhension de ce comportement nécessite des investigations poussées même chez une espèce beaucoup étudiée comme l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*, (GOLLER, 2020).

Ce comportement est pourtant fort répandu. En Europe, par exemple, 31,6 % des Passereaux seraient des imitateurs « flexibles » (soit des espèces qui imitent souvent une grande variété de sons), mais en incluant tous les imitateurs ce pourcentage s'élèverait à 60 % (GOLLER & SHIZUKA, 2018). Ce pourcentage est sans doute sous-estimé. Pour identifier certaines imitations, il faut en effet disposer de collections étoffées d'enregistrements et de sonagrammes de bonne qualité.

Chez la Gorgebleue, le répertoire imitatif est étendu et rappelle le pot-pourri de la Rousserolle verderolle *Acrocephalus palustris* (GÉROUDET & CUISIN, 1998), mais est encore mal connu. Dans les quelques études qui lui ont été consacrées, l'inventaire des espèces imitées ne concernait que des espèces provenant d'Europe occidentale et centrale (KEULEN, 1983; SCHMIDT, 1988). Or, au cours de ses déplacements, la Gorgebleue a l'occasion d'entendre beaucoup d'autres espèces. De plus, peu de ces imitations d'oiseaux ont été confirmées par une analyse sonographique et aucun des sonagrammes publiés ne présentait d'imitation de batraciens (WALLSCHLÄGER, 1978; KEULEN, 1983; TRETZEL *in* GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988). L'étude de WALLSCHLÄGER (1978) avait par ailleurs pour objet les imitations de *Luscinia s. svecica*, une autre sous-espèce. Quant au mode d'intégration de ces imitations dans les phrases de la Gorgebleue *Luscinia s. cyanecula*, il était toujours fort peu documenté. La structure de son chant restait, par ailleurs, à préciser.

Avant le développement de la micro-informatique, en gros avant 1990, le Sonographe « Kay Electric » utilisé dans les études des chants d'oiseaux ne permettait guère l'analyse de longues séquences de chants, la sélection

des enregistrements devant se faire d'abord à l'oreille. Depuis, les sonographes numériques et les disques durs de grande capacité permettent des études détaillées du comportement vocal des oiseaux. Enfin, pour interpréter les sonagrammes, il est souhaitable que les modèles potentiels soient enregistrés dans les mêmes zones que la Gorgebleue, ainsi qu'en périphérie directe de celles-ci.

Dans le chant de la Gorgebleue, l'emprunt vocal pose, par ailleurs, toujours une série de questions, qu'il convient de replacer dans la trajectoire de vie de l'espèce. Par exemple :

- Concerne-t-il des chants entiers ou seulement des imitations très brèves (cris, syllabes isolées) ?
- Se caractérise-t-il par une simple répétition de syllabes, de motifs ou même de phrases entières sans restructuration du matériel sonore ? Ou, au contraire, est-il source de nouvelles tournures syntaxiques et (ou) rythmiques, en d'autres termes d'innovations ?
- Est-il sélectif ?
- Quand et où a-t-il lieu ?
- Quel rôle joue-t-il dans la (ou les) fonction(s) du chant ?

La présente étude tente d'apporter des éléments de réponse à ces multiples questions et de rechercher d'éventuels traits communs ou distinctifs entre le chant de la Gorgebleue et d'autres Passereaux, comme la Rousserolle verderolle, un imitateur virtuose (LEMAIRE, 1974 & 1975; DOWSETT-LEMAIRE, 1979), et le Pinson des arbres *Fringilla coelebs*, moins imitateur (SLATER & INCE, 1982; METZMACHER, 2016). Réalisée en région liégeoise (Belgique), elle est essentiellement basée sur l'analyse sonographique de nombreux enregistrements de Gorgebleue et de ses modèles potentiels.

MÉTHODES ET MATÉRIEL

Sites d'enregistrement

En région liégeoise (Belgique), les sites de reproduction de la Gorgebleue sont peu nombreux, d'origine anthropique et ils se situent dans un rayon d'environ 20 km (TAB. I). Les deux zones humides les plus proches, Amay et

TABLEAU I.— Dates, sites, nombre de mâles et nombre de phrases (N) de Gorgebleue enregistrées par séquence et par mâle.
Dates, sites, number of males and number (N) of Bluethroat phrases recorded per sequence and per male.

Année N mâle	Amay (23 ha) 50°33' N/ 05°18' E		Saint Georges (Flône) (23 ha) 50°34' N/ 05°21' E		Hollogne-sur-Geer (33 ha) 50°40' N/ 05°12' E		Tienen (8 ha) 50°48' N/ 04°58' E	
	Date	N	Date	N	Date	N	Date	N
2006 (2)	15 avril	78						
	22 avril	21						
2007 (3)	11 avril	19						
	21 avril	27						
	29 avril	74						
2008 (3)	2 juin	59			4 juin	49	18 juin	24
2009 (2)	16 avril	113	20 mai	57				



PHOTO 1.— Gravière d'Amay dans la vallée de la Meuse, près d'un domaine boisé. *Amay gravel pit in the Meuse valley, near a wooded area.*

Saint-Georges-sur-Meuse (Flône), sont distantes de 4 km. Deux de ces zones, Amay et Hollogne-sur-Geer, sont reconnues comme *Site de Grand Intérêt Biologique* (SGIB, dans la base de données de la Région wallonne qui détaille leur intérêt) et celle de Tienen est la réserve naturelle *Tiens Broeck*. La faible densité de l'espèce dans cette région (VERROKEN, 2003; obs. pers.), le grand nombre de visites de la plupart de ces zones humides, permettent d'enregistrer le chant des mâles qui y sont cantonnés. J'ai également enregistré nombre d'es-

pèces susceptibles d'être imitées par la Gorgebleue et qui nichent aussi dans ces zones humides ou en bordure directe ou encore qui les survolent régulièrement.

À Amay, dans la plaine alluviale de la Meuse et à l'emplacement d'une friche industrielle à l'abandon, la zone humide est une ancienne gravière. Celle-ci ne comporte qu'un plan d'eau d'une vingtaine d'hectares, bordé d'une frange de végétation palustre ponctuée de quelques petits îlots arborés (photo 1). Le site est proche d'un domaine boisé.

À Saint Georges (Flône), à Hollogne et à Tienen, les zones humides correspondent à des bassins de décantation, soit ceux d'une carrière à Flône et de sucreries à Hollogne et Tienen. Comme la Gorgebleue se cantonne dans les roselières de ces bassins, son habitat ne couvre qu'une partie de la surface totale de ces zones humides, car certains plans d'eau sont dépourvus de phragmitaies ou de végétation suffisamment haute pour servir de poste de chant.

Méthodes d'enregistrement et matériel d'étude

Les enregistrements des chants ont été réalisés à l'aide d'un microphone cardioïde « *Sennheiser ME 64* » fixé au foyer d'un réflecteur parabolique (diamètre: 74 cm), connecté à un enregistreur digital « *Tascam DA-P1* », utilisant une fréquence d'échantillonnage de 48 kHz et une résolution de 16 bits. Ces enregistrements ont été conservés comme fichiers audio dans un format *wav*. Pour l'enregistrement de quelques chants en vol, un réflecteur « *Telinga* » (diamètre: 57 cm), transparent, plus léger et plus maniable, a été utilisé, mais avec le même microphone.

De 2006 à 2009, les enregistrements suffisamment longs de 10 Gorgebleues (repris dans le TAB. I), des autres oiseaux et des batraciens, ont été réalisés en période de reproduction (avril à juillet), lorsque les conditions météorologiques étaient suffisamment favorables (vent faible ou nul, temps sec). La localisation de chaque chanteur a été notée sur une photographie aérienne de la zone prospectée. En plus de ces données, j'ai aussi analysé les enregistrements publiés par divers auteurs, en particulier ceux mis à ma disposition par François CHARRON, Pascal DHUICQ, l'association *Sonatura*, la *British Library* et ceux de ma sonothèque dont une copie est archivée dans les collections de la *British Library*.

Concernant les oiseaux africains, j'ai analysé les enregistrements d'oiseaux des savanes de CHAPPUIS (2000 et 2008). En ce qui concerne les Batraciens, je me suis basé sur les enregistrements de DEROUSSEN *et al.* (1996). Quant aux Orthoptères, j'ai utilisé les enregistrements d'ANDRIEU & DUMORTIER (1984), de CHARRON

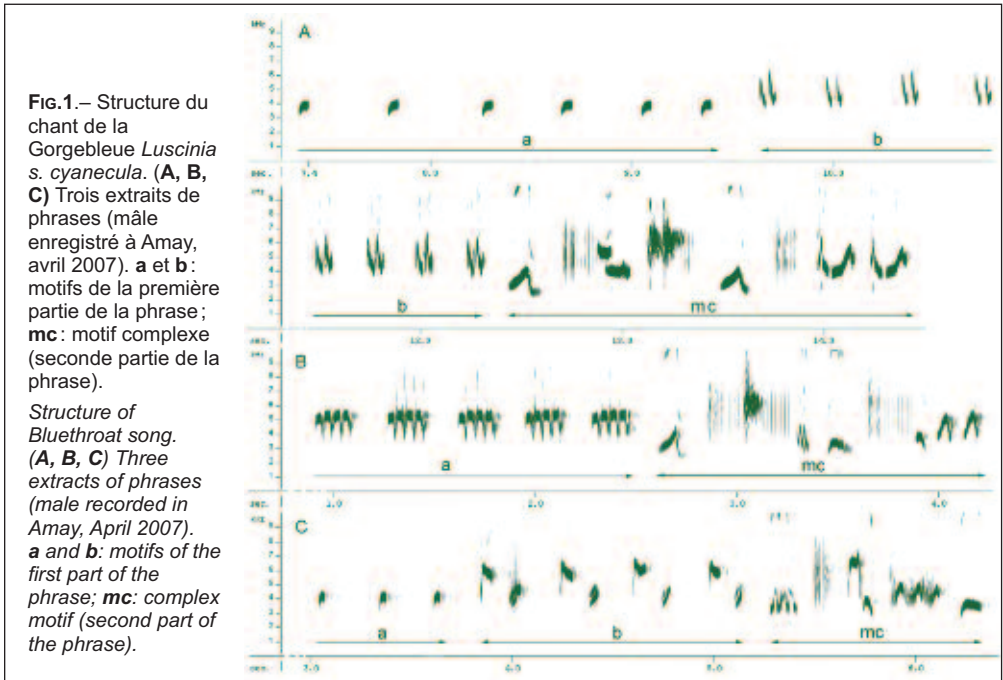
et al. (2004), ROESTI (*in* SARDET *et al.*, 2015) et de l'association *Sonatura*. Le site Web de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) a, par ailleurs, été consulté pour préciser l'aire de répartition de certaines espèces.

Au cours des différentes saisons d'étude, chaque individu fut enregistré pendant la période la plus longue possible. Le nombre de phrases analysées par individu et par année est précisé dans le Tableau. I. Ensuite, tous les enregistrements de Gorgebleue, ainsi que ceux de leurs modèles potentiels, ont été analysés sur un PC avec le logiciel « *WaveSurfer* » (Version 1.8.5, fenêtre de HANNING, transformée de FOURIER FFT = 512, bande de fréquence 0-10 kHz, mais jusqu'à 20 kHz pour les chants en vol). Le chant de la Gorgebleue étant fort aigu, il se détache bien de la pollution sonore liée aux activités humaines (circulation automobile, bateaux...) qui, en général, ne dépasse pas 1 500 Hertz. Lorsque l'intensité des bruits de fond était importante, et après une première analyse sonographique, le filtre du logiciel « *Sound Forge 4.0* » a permis d'épurer ces basses fréquences, en dehors de l'amplitude fréquentielle du chant.

Les sonagrammes de tous ces enregistrements ont fait l'objet d'une inspection visuelle minutieuse, qui a permis d'identifier et de classer les syllabes (voir définition ci-dessous), ainsi que leurs différentes versions, sur base de leur structure morphologique, leur durée, leur amplitude fréquentielle et, enfin, d'élaborer pour chaque individu un catalogue de syllabes, conservé électroniquement. Cet examen « morphologique », utilisé aussi dans d'autres études pour classer les vocalisations aviaires (par exemple: NICHOLSON *et al.*, 2007; DAROLOVA *et al.*, 2012; VARGAS-CASTRO *et al.*, 2015), a permis aussi d'apprécier la fidélité des imitations par rapport aux modèles, ainsi que les modalités de combinaison et d'insertion de ces imitations dans le chant.

Coefficient de corrélation et coefficient de détermination

La corrélation entre la durée des phrases et celle des pauses entre phrases a été calculée à l'aide du tableur « Excel », ainsi que le coefficient de détermination. Ce coefficient corres-



pond au carré du coefficient de corrélation. Cette quantité, qui se situe entre 0 et 1, est donc égale « à la part de variance de y qui est expliquée » par la régression de y en x (DAGNELIE, 2013). En d'autres termes, il s'agit d'un indicateur qui permet de juger la qualité d'une régression linéaire simple.

Le chant de la Gorgebleue: description et terminologie

Les longues phrases de la Gorgebleue comportent deux parties: une partie introductive composée d'un ou plusieurs motifs, et un motif final (**mc**) plus complexe, une sorte de pot-pourri (FIG. 1). Ses notes et ses syllabes se situent surtout entre 2500 et 5500 Hz. Certaines notes imitées peuvent néanmoins atteindre près de 9000 Hz (FIG. 18B).

La première partie de la phrase démarre sur la répétition, d'abord peu audible, d'une note brève (par exemple: FIG. 1A, motif a), ou d'une syllabe, dont le débit, lent et hésitant, s'accélère ensuite. La FIG. 1C montre que, dans un motif (soit b) de cette première partie, une syllabe peut aussi être formée de deux notes différentes.

Définitions.— La terminologie employée pour décrire les vocalisations sonores peut varier sensiblement d'un auteur à l'autre (LEROY, 1993). Dans cet article, j'ai utilisé les termes employés par BERGMANN *et al.* (2008).

- **Note ou élément.**— Le plus petit fragment acoustique. Partie d'une syllabe.
- **Syllabe.**— Suite de plusieurs éléments différents, qui, à l'écoute, sont perçus comme une même entité.
- **Motif.**— Partie cohérente d'une phrase constituée d'une succession d'éléments ou de syllabes de même structure.
- **Motif complexe ou composite.**— Suite de plusieurs éléments ou syllabes différentes.
- **Phrase ou strophe.**— Suite cohérente d'éléments, de syllabes ou de motifs, séparée de la suivante par une pause.
- **Chant.**— Émission vocale composée d'une succession de phrases, séparées par des silences.

RÉSULTATS

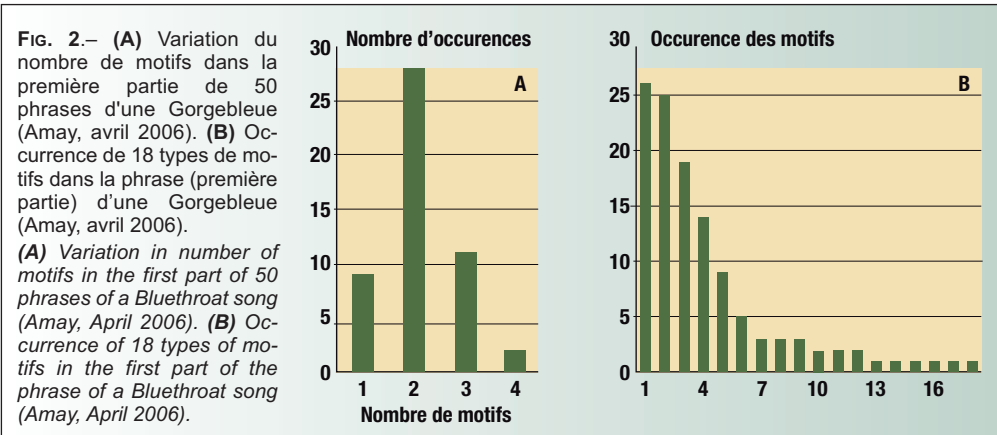
Caractéristiques et structure du chant

La durée des phrases, comme celles des pauses entre phrases, peut sensiblement varier d'une phrase à l'autre et d'un individu à l'autre (TAB. II), comme le montrent, à titre d'exemple, les cinq individus de ce tableau. La durée maximale de la phrase complète dépasse parfois 20 secondes. La corrélation entre la durée des phrases et celle des pauses entre phrases est vraiment très faible, comme le confirme le coefficient de détermination.

En plus des moyennes, ce tableau présente aussi les médianes, parce que, dans ce cas, « *le résultat obtenu ne dépend pas des valeurs extrêmes, qui sont parfois très anormales ou douteuses* » (DAGNELIE, 2013). Mais ce n'est pas le cas ici, comme les médianes se rapprochent fortement des moyennes.

Partie introductive.— Dans la première partie de la phrase, les notes ou les syllabes peuvent être répétées de deux manières (FIG. 1). À titre d'exemple, il ressort de l'analyse détaillée d'une séquence de 50 phrases d'un même mâle, que les répétitions en alternance de deux notes sont beaucoup plus rares (8,5 %) que les répétitions d'une note simple (91,5 %).

Dans cette séquence, la partie introductive du chant comportait le plus souvent deux motifs (FIG. 2A). Au total, la diversité des motifs s'élevait à 18 types, mais, dans cet échantillon, seuls cinq d'entre eux ont été trouvés plus de sept fois (FIG. 2B). Deux de ces motifs figuraient toujours en début de phrase et un s'y trouvait presque toujours. De plus, avant le motif complexe, un motif répétant une syllabe formée de deux éléments simples était presque toujours émis.



TAB. II.— Durées en secondes des phrases et des pauses.
Duration in seconds of phrases and pauses.

Année Site	2007 Amay A		2008 Amay A		2008 Hollogne		2009 Amay A		2009 Flône	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Durées phrase (A) / pause (B) Min - Max	5,6-17,7	4,1-11	6,3-20,4	0,1-10,5	5,6-12,2	2,8-13,8	4,8-15,2	1,2-10,4	5-25,7	1-16,1
Nombre	41		56		42		111		53	
Moyenne / Ecart-type / Médiane	10,83 2,68 10,20	5,97 1,73 5,40	11,76 3,28 12,20	6,27 1,87 6,20	7,90 1,61 7,55	6,71 2,84 5,85	9,17 1,92 8,90	3,90 1,34 3,70	12,90 3,98 12,70	5,51 2,36 4,90
Coefficient de détermination	0,03		0,01		0,03		0,01		0,05	

Les séquences de chants étant sujettes à des interruptions, le nombre de phrases dans ce tableau peut être plus faible que dans d'autres tableaux où les pauses ne sont pas prises en compte. *As song sequences are subject to interruptions, the number of phrases in this table may be lower than in other tables where pauses are not taken into account.*



FIG.3.— Exemple de « motif composite » dans le chant d'une Gorgebleue (Amay, avril 2009) avec une imitation d'un cri d'Hirondelle de rivage (soulignée), précédée de clics

Example of a « composite motif » in a Bluethroat song (Amay, April 2009) with an imitation of a call of Sand Martin (underlined), preceded by « ticks ».

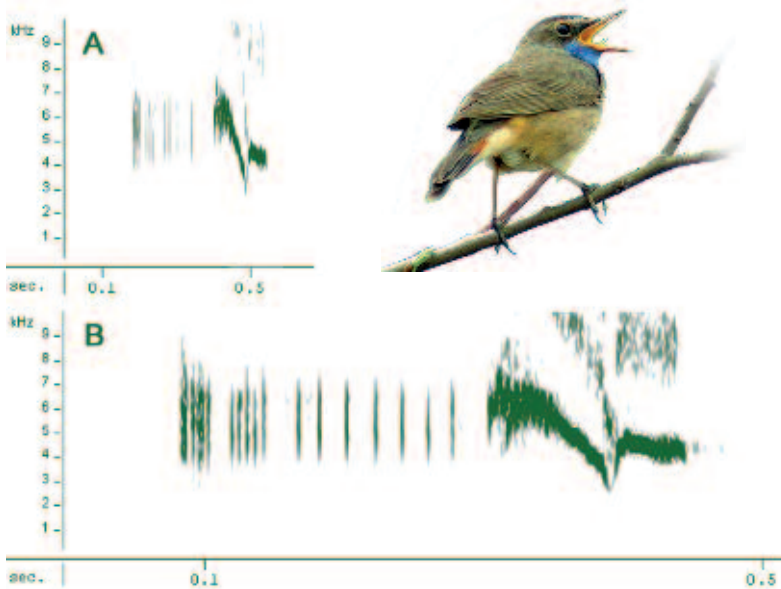


FIG.4.— (A) Exemple de « motif composite » dans le chant d'une Gorgebleue (Amay, avril 2007): clics et imitation d'une syllabe du chant de Bruant des roseaux.

(B) motif agrandi.

(A) Example of a « composite motif » in a Bluethroat song (Amay, April 2007): ticks and syllable of Reed Bunting song. (B) motif enlarged.

Gorgebleue à miroir blanc. Bluethroat (Amay, Photo: Charly FARINELLE).

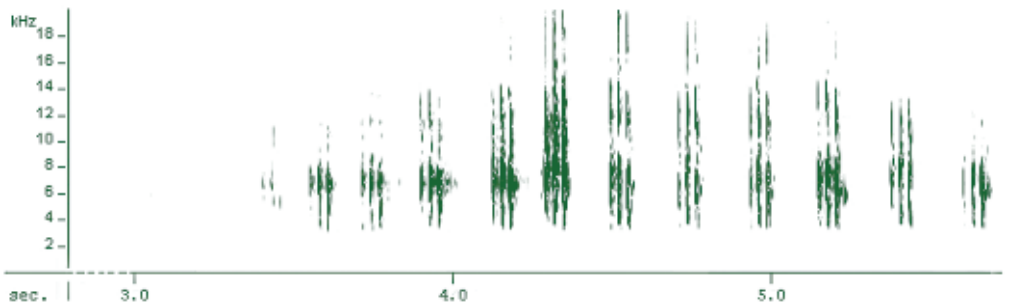


FIG.5⁽¹⁾.— Série de clics dans un chant en vol d'une Gorgebleue (Amay, avril 2006).

Serie of « ticks » in a song-flight of a Bluethroat (Amay, April 2006).

⁽¹⁾ **Ndlr.** Cette figure montre un effet Doppler : intensité et fréquence augmentent (l'oiseau se rapproche) puis diminuent (l'oiseau s'éloigne). *This figure shows a Doppler effect: intensity and frequency increase (the bird is approaching) and then decrease (the bird is moving away).*

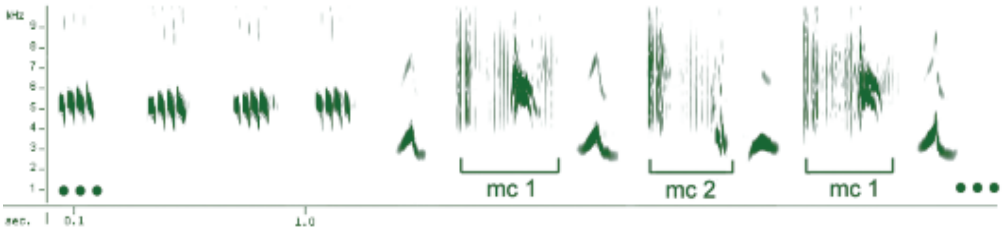


FIG. 6.– Exemple de stéréotypie partielle: « motif composite » **mc1** répété dans le chant d'une Gorgebleue (Amay, avril 2006).

Example of partial stereotypy: « composite motif » **mc1** repeated in a Bluethroat song (Amay, April 2006).

TABLEAU III.– Stéréotypie partielle du chant dans 8 phrases de Gorgebleue enregistrées à Amay (dans le même territoire) en 2007 et une phrase enregistrée en 2008. *Partial song stereotypy in 8 Bluethroat phrases recorded in Amay (within the same territory) in 2007 and in one phrase recorded in 2008.*

N° phrase	Avril 2007	
	I	II
49	A	B C D E F G G H
51	A	B C D E F G G I
54	A	B C E E F G G H
55	A	B C D E F G G H
57	A	B C D E F G G H
66	A	B C D E F G G I J K L
69	A	B C D E F G G
71	A	B C D E F G G
Juin 2008		
53	A	B M E F N E F G G

Dans la première partie (I) des phrases, **A** est une imitation de Grillon champêtre. Dans la seconde partie (II), **G, H, I, J** sont des imitations de syllabes d'un chant de Bruant des roseaux. Les autres syllabes sont peut-être des imitations d'oiseaux, mais les espèces n'ont pas été identifiées.

In the first part (I) of the phrases, A is an imitation of a Field Cricket. In the second part (II), G, H, I, J are imitations of syllables of Reed Bunting song. The other syllables are perhaps imitations of birds, but the species have not been identified.

Seconde partie: les motifs « composites ».

La seconde partie du chant de la Gorgebleue comporte des motifs particuliers formés d'une ou plusieurs syllabes précédées ou, parfois, encadrées d'une série de clics (en anglais: *ticks*, CONSTANTINE, 2006; FIG. 3, 4 et 5). La FIG. 3 donne un exemple d'imitation d'un cri d'Hirondelle de rivage intégrée dans un de ces motifs et la FIG. 4 une imitation d'une syllabe d'un

chant de Bruant des roseaux. Dans toutes ces figures, la distribution des clics peut prendre différentes formes. La FIG. 5 montre que la fréquence de certains clics peut parfois nettement dépasser 10 kHz.

Stéréotypie du chant

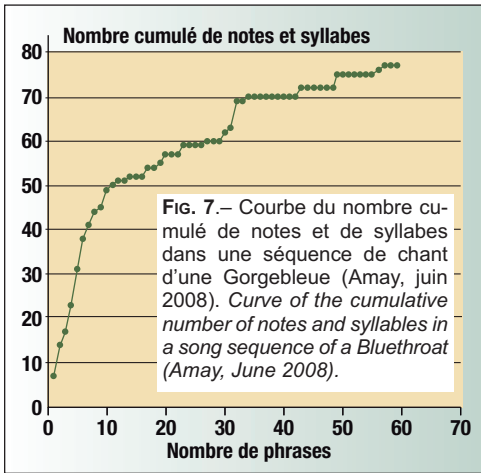
Les motifs composites sont parfois répétés dans une même phrase, ce qui entraîne une stéréotypie partielle du chant de la Gorgebleue (FIG. 6). Le Tableau III donne d'autres exemples de cette stéréotypie. En 2007, 8 phrases d'une même séquence (à partir de la 49^e) partageaient au moins 8 syllabes de même type et dans le même ordre. En 2008, dans le même territoire, le chanteur avait encore 5 de ces syllabes, mais dans une seule phrase. Cette stéréotypie partielle a été notée aussi dans d'autres phrases.

Taille du répertoire

La Figure 7 donne un exemple de l'évolution de la diversité du nombre de notes et de syllabes en fonction du nombre de phrases enregistrées durant une même séquence de chant d'un oiseau perché. Cette courbe commence à atteindre un plateau à partir d'une trentaine de phrases. Cette diversité était au total de 77 notes et syllabes pour les 59 phrases de la séquence.

Variations de la structure des syllabes

Certaines syllabes, imitées ou non, sont répétées un grand nombre de fois dans une même phrase, en particulier dans la partie introductive. Souvent, elles se retrouvent aussi dans plusieurs phrases d'une même séquence de chant. L'examen attentif des détails de



structure de ces syllabes (nombre, forme, fréquence et durée de leurs éléments) permet de repérer sur leurs sonagrammes les caractères constants chez un chanteur et ceux qui, pour un même type de syllabe, varient d'un individu à l'autre, comme le montrent les exemples des FIG. 8 et 9 de structure assez similaire. Les syllabes de la Figure 9 semblent être des imitations de cris de l'Hirondelle rustique.

TABEAU IV.— Imitations d'oiseaux européens dans le chant de la Gorgebleue *Luscinia svecica cyaneacula*.

European bird imitations in the song of the Bluethroat Luscinia svecica cyaneacula.

A correspond à un cri; B, C, D... à une syllabe du chant. *A for a call; B, C, D... for a song syllable.*

		2006			2007		2008			2009	
		15 avril	22 avril	11 avril	21 avril	29 avril	2 juin	4 juin	18 juin	16 avril	20 mai
		Amay A	Amay B	Amay B	Amay C	Amay A	Amay A	Hollogne	Tienen	Amay A	Flône
Nombre de phrases		78	21	19	27	74	59	49	24	113	57
Espèce	Type										
<i>Falco tinnunculus</i>	A		xxxx								
<i>Actitis hypoleucos</i>	A								xxxx		
<i>Tringa ochropus</i>	A1 A2 A3	xx				xx		x			
<i>Apus apus</i>	A1 A2 A3 A4									xxxx	xxxx
<i>Alcedo atthis</i>	A1 A2 B	xxxx				xxx	x	x			
<i>Cyanistes caeruleus</i>	A1 A2									x xx	xxx
<i>Poecile palustris</i>	A	xx									
<i>Alauda arvensis</i>	B								x		
<i>Riparia riparia</i>	A1 A2									xxxx	x
<i>Ptyoprogne rupestris</i>	A1 A2				xxxxx		xx				
<i>Hirundo rustica</i>	A1 A2 A3 A4 A5 A6 A7 A8	xxx	x		xxxx		xxx	xxxx	xxxx	xxx	xxxx
<i>Phylloscopus trochilus</i>	B						x				
<i>Phylloscopus collybita</i>	A	xxxxx	xxxxx		xxxx						
<i>Sylvia communis</i>	A								xxx		
<i>Turdus merula</i>	A1 A2 A3 A4 B1 B2 C D1 D2 D3 E									xx xx	xxxxx
		x					xxx xxx xx	xx	x		
								x			

TABLEAU IV (suite)		2006			2007		2008			2009	
		15 avril	22 avril	11 avril	21 avril	29 avril	2 juin	4 juin	18 juin	16 avril	20 mai
		Amay A	Amay B	Amay B	Amay C	Amay A	Amay A	Hollogne	Tienen	Amay A	Flône
Nombre de phrases		78	21	19	27	74	59	49	24	113	57
Espèce	Type										
<i>Turdus philomelos</i>	B1 B2 C1 C2			xxxxx				x		x	xx
<i>Phoenicurus ochruros</i>	A1 A2 A3					xx	xxx	xxx	xxx	xxx	
<i>Passer domesticus</i>	A	xx									
<i>Anthus trivialis</i>	B1 B2									xxx	xxx
<i>Anthus pratensis</i>	A1 B1 B2 B3	x		xxx			xxx	xxx		xxxxx	xxx
<i>Motacilla flava</i>	A1			xxx				xx			
<i>Motacilla alba</i>	A B1 B2 B3 B4	x xx		xxxxx		x	xx			x	
<i>Fringilla coelebs</i>	A B		xxxx					xxx x			
<i>Carduelis chloris</i>	B							xxx			
<i>Emberiza citrinella</i>	A			xxx							
<i>Emberiza schoeniclus</i>	A B * B **				xx	xxxxx	xxxx				
		xxxx									

Type imité A: cri, B: syllabe de chant.
x : 1 à < 5 % ; xx : 5 à < 10 % ; xxx : 10 à < 20 % ; xxxx : 20 % à < 40 % ; xxxxx : > 40 %
B * : groupe de syllabes, B ** : syllabe atypique

Diversité des imitations

Les imitations de quelque 27 espèces d'oiseaux (26 dans le chant d'oiseaux perchés, TAB. IV ; 1 de Martin-chasseur strié *Halcyon chelicuti* dans un chant en vol le 15 avril 2006 à Amay), une espèce de batracien et au moins 5 espèces de grillons ont été identifiées (TAB. V) dans les 10 répertoires repris dans le TAB. I. Les sonagrammes (FIG. 8, 10, 11, 13 à 19, 21 et 23 pour les oiseaux ; 24 pour une grenouille, 25-30 pour les grillons) donnent un aperçu des nombreux cris, chants ou syllabes de chant susceptibles de servir de modèle.

Chevalier culblanc *Tringa ochropus*

Les syllabes de la FIG. 10B et C correspondent à une imitation de syllabes du Chevalier culblanc *Tringa ochropus* (FIG. 10A).

Chevalier guignette *Actitis hypoleucos*

L'imitation du cri de ce Chevalier (FIG. 11A) peut être émise en série (FIG. 11B) ou par deux (FIG. 11C). Cette imitation n'a été trouvée que chez une seule Gorgebleue (TAB. IV).

Martinet noir *Apus apus*

Les cris du Martinet noir sont émis en série (FIG. 12A et B). La durée, l'amplitude fréquentielle et la forme de l'imitation de ces cris peuvent aussi varier sensiblement d'une Gorgebleue à l'autre, reproduisant les différents types de cris des Martinets (FIG. 13A et B). En 2007, dès le 12 avril, des cris de Martinet noir étaient déjà notés dans le chant de cette Gorgebleue, mais à ce moment, les Martinets n'étaient pas encore rentrés de migration.

Martin-pêcheur *Alcedo atthis*

La Gorgebleue peut imiter certains cris du Martin-pêcheur, les émettre dans un tempo comparable, mais à une fréquence un peu plus basse (FIG. 14).

Hirondelle de rivage *Riparia riparia*

Dans la première partie du chant (introduction), la Gorgebleue peut émettre une imitation du cri de l'Hirondelle de rivage (FIG. 15B) en longue série, mais elle peut aussi l'intégrer dans un motif composite (FIG. 3).

Hirondelle de rochers *Ptyonoprogne rupestris*

Dans la partie « introductive » de son chant, la Gorgebleue peut répéter une imitation du cri de l'Hirondelle de rochers dans une bande de fréquence un peu plus élevée (d'environ 1 000 Hz). Les FIG. 16B et 16C en donnent deux versions.

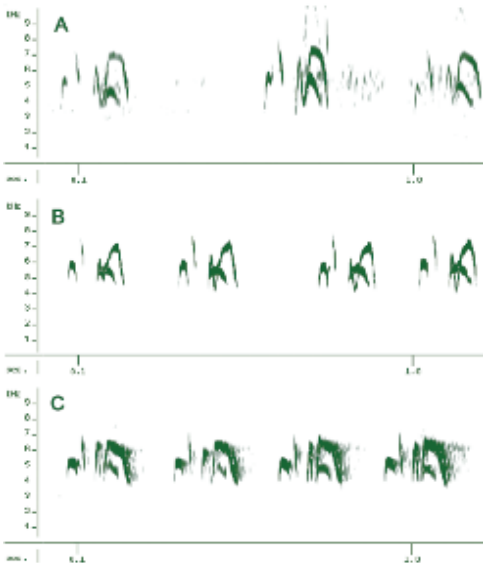


FIG. 8.— (A) Cris d'Hirondelle rustique (Amay, avril 2008); (B, C) imitation par la Gorgebleue; (B) Hologne, juin 2008. (C) Tienen, juin 2008). (A) Calls from a Barn Swallow (Amay, April 2008); (B, C) imitations by a Bluethroat; (B) Hologne, June 2008; (C) Tienen, June 2008).

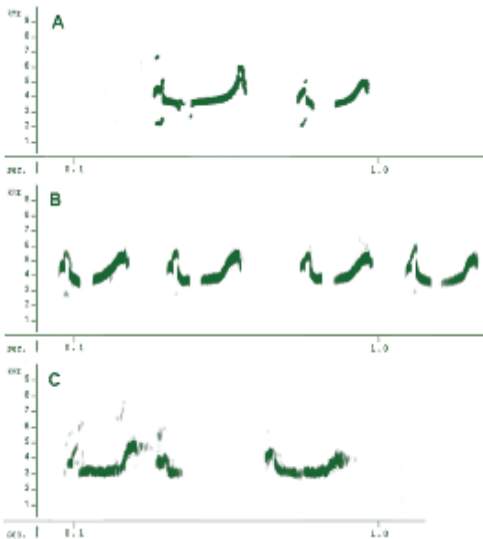


FIG. 10.— (A) Cri du Chevalier culblanc (BERGMANN & HELB, 1982); (B) Imitation par la Gorgebleue en Belgique (Amay, avril 2006); (C) et au Sénégal (MOREL & MOREL in CHAPPUIS, 2000). (A) Call of Green Sandpiper; (B) Imitation by Bluethroat in Belgium (Amay, April 2006); (C) and in Sénégal (MOREL & MOREL in CHAPPUIS, 2000).

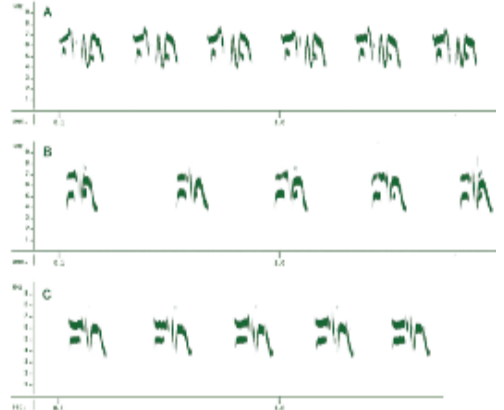


FIG. 9.— (A, B, C) Comparaison d'un même type de syllabe chez trois Gorgebleues: (A) Amay, 2007; (B) Amay, 2009; (C) Flône, 2009). (A, B, C) Comparison of same type of syllable in three Bluethroat: (A) Amay, 2007; (B) Amay, 2009; (C) Flône, 2009.

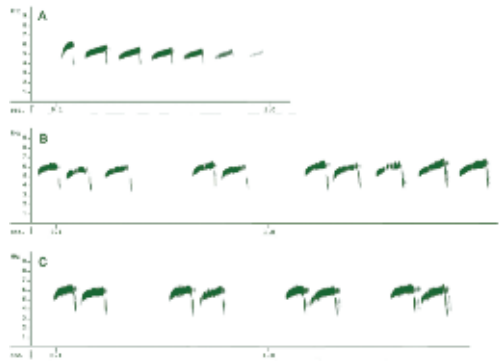


FIG. 11.— (A) Cris de Chevalier guignette (CHAPPUIS, 2000). (B, C) imitation par la Gorgebleue (Tienen, juin 2008). (A) Calls of Common Sandpiper (CHAPPUIS, 2000). (B, C) imitation by a Bluethroat (Tienen, June 2008).

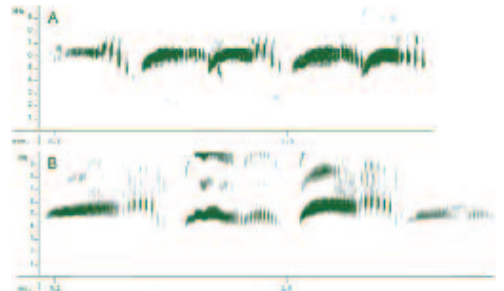


FIG. 12.— (A) Cris de Martinet noir (CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010); (B) Cris enregistrés à Malmedy (mai 2000). (A) Calls of Common Swift (CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010); (B) Calls recorded in Malmedy (May 2000).

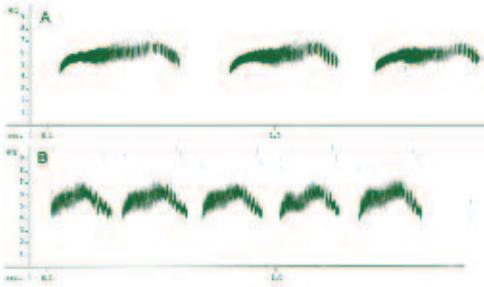


FIG. 13.– (A, B) Imitations par la Gorgebleue de cris de Martinet noir (A) Hologne, juin 2008; (B) Amay, avril 2007). (A, B) Imitations by a Bluethroat of calls of Common Swift (A) Hologne, June 2008; (B) Amay, April 2007).

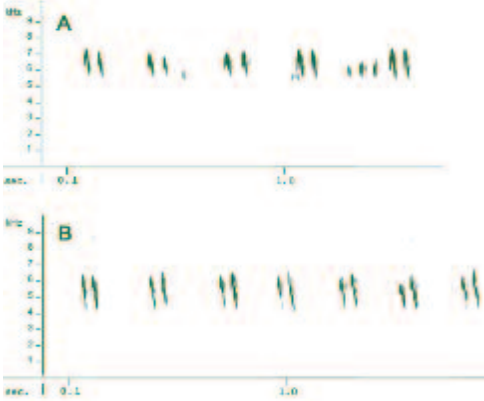


FIG. 14.– (A) Cris de Martin-pêcheur (CHAPPUIS, 2000). (B) Imitation par la Gorgebleue (Amay, mai 2008). (A) Calls of European Kingfisher (CHAPPUIS, 2000). (B) Imitation by a Bluethroat (Amay, May 2008).

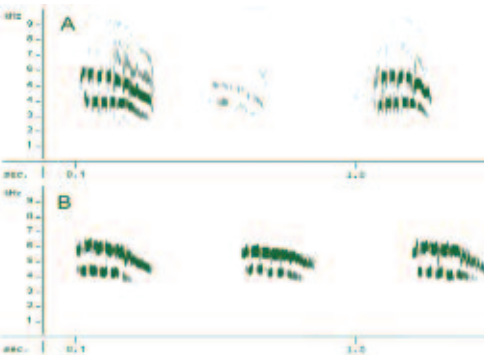


FIG. 15.– (A) Cris d'Hirondelle de rivage (CHAPPUIS, 2000). (B) Imitation par la Gorgebleue (Amay, mai 2008). (A) Calls of Sand Martin (CHAPPUIS, 2000). (B) Imitation by a Bluethroat (Amay, May 2008).

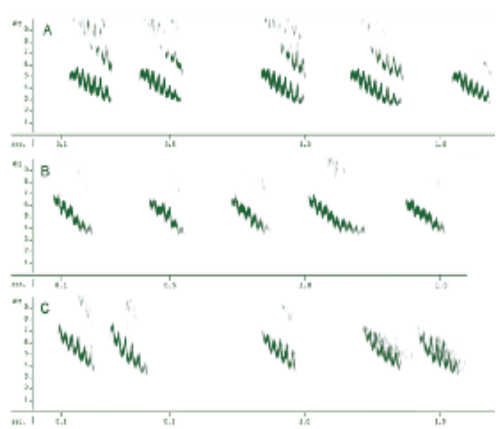


FIG. 16.– (A) Cris d'Hirondelle de rochers (enregistrement de CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010). (B, C) imitation par la Gorgebleue; (B) Amay, avril 2007; (C) Amay, mai 2008).

(A) Crag Martin calls (CHARRON's recording in BOSSUS & CHARRON, 2010). (B, C) Imitation by Bluethroat (A) Amay, April 2007; (B) Amay, May 2008).

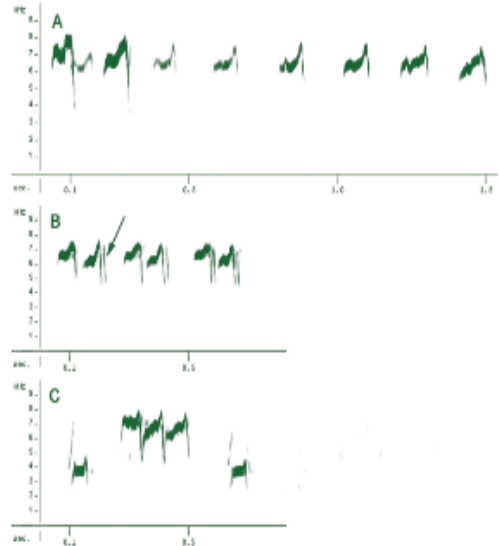


FIG. 17.– (A) Cris de Pipit farlouse (Amay, avril 2007). (B) (C) Imitations par la Gorgebleue; (B) Hologne, juin 2008; (C) Amay, mai 2008). La flèche indique une différence de structure entre ces imitations.

(A) Calls of Meadow Pipit (Amay, April 2007). (B, C) Imitations by a Bluethroat; (B) Hologne, June 2008; (C) Amay, May 2008). The arrow indicates a structural difference between these imitations.

Pipit farlouse *Anthus pratensis*

Le cri emprunté au Pipit farlouse (FIG. 17A) est de deux types: l'imitation de la Gorgebleue de Hologne (FIG. 17B) comportait un bref élément absent de l'imitation du chanteur enregistré la même année à Amay. Cette dernière, en revanche, était toujours accompagnée d'une note de fréquence plus basse (FIG. 17C).

Mésange bleue *Cyanistes caeruleus*

Une Gorgebleue a imité un cri très aigu de la Mésange bleue (FIG. 18A) tout en modifiant son tempo (FIG. 18B). Elle peut aussi imiter (FIG. 19B) un cri plus long et complexe (FIG. 19A).

Bruant des roseaux *Emberiza schoeniclus*

L'enregistrement des Bruants des roseaux, qui étaient cantonnés dans les mêmes zones humides que les Gorgebleues, a permis de constituer un catalogue détaillé de leurs chants et de déceler l'imitation d'au moins 13 types de syllabes de Bruant dans le chant de la Gorgebleue (FIG. 20 et 21). La Figure 21A présente un chant entier de Bruant des roseaux intégré dans une phrase

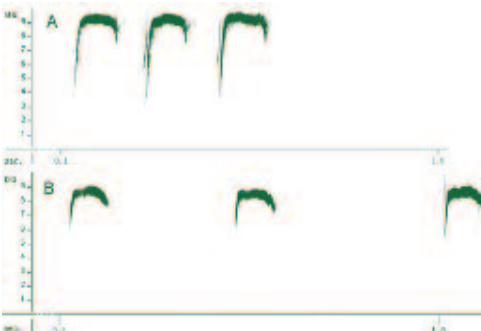


FIG. 18.— (A) Cris de Mésange bleue (CHARRON *in* BOSSUS & CHARRON, 2010). (B) Imitation par la Gorgebleue (Amay, avril 2007). (A) Calls of Blue Tit (CHARRON *in* BOSSUS & CHARRON, 2010). (B) Imitation by a Bluethroat (Amay, April 2007).

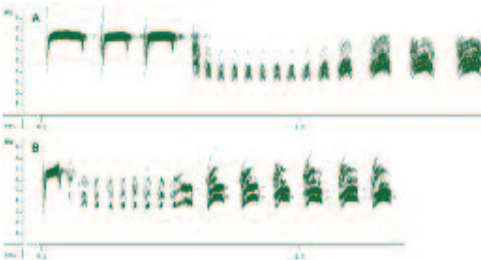


FIG. 19.— (A) Cri de Mésange bleue (Nomont, mai 1999). (B) imitation par la Gorgebleue (Amay, avril 2009). (A) Blue tit call (Nomont, May 1999). (B) Imitation by Bluethroat (Amay, April 2009).

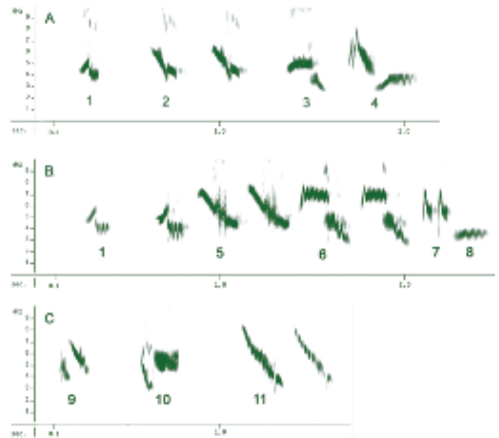


FIG. 20.— (A, B, C) Trois phrases de Bruant des roseaux: Amay (A) Juin 2007; (B) Juillet 2007; (C) juin 2008) et onze types de syllabes. (A, B, C) Three songs of Reed Bunting: (Amay (A) June 2007; (B) July 2007; (C) June 2008) with eleven types of syllables.

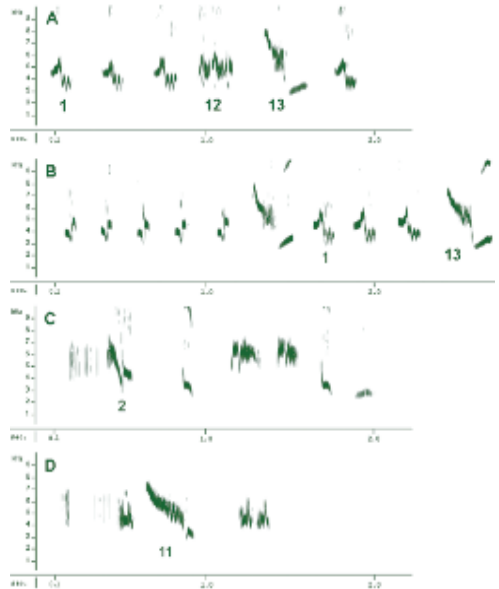


FIG. 21.— (A) Imitation d'un chant entier de Bruant des roseaux dans une phrase de Gorgebleue (Amay, avril 2007); (B, C, D) Imitations de différentes syllabes (1, 2, 11 et 13) de Bruant des roseaux (Amay, avril 2007 et mai 2008). (A) Imitation of an entire Reed Bunting song in a Bluethroat phrase (Amay, April 2007); (B, C, D) Imitations of different syllables (1, 2, 11 and 13) of Reed Bunting songs (Amay, April 2007 and May 2008).

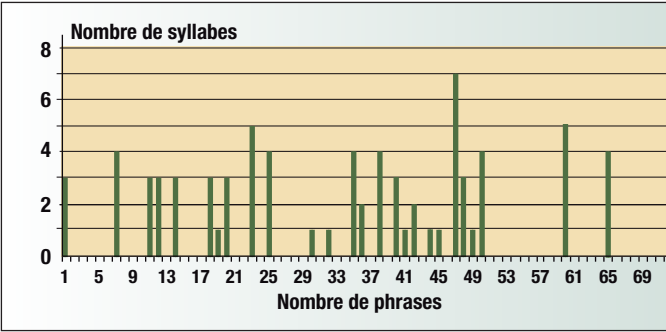


FIG. 22.– Nombre de syllabes de Bruant des roseaux par phrase dans une séquence de 72 phrases d'une Gorgebleue (Amay, 19 mai 2008). *Number of syllables of Reed Bunting songs per phrase in a sequence of 72 phrases of a Bluethroat (Amay, 19 May 2008).*

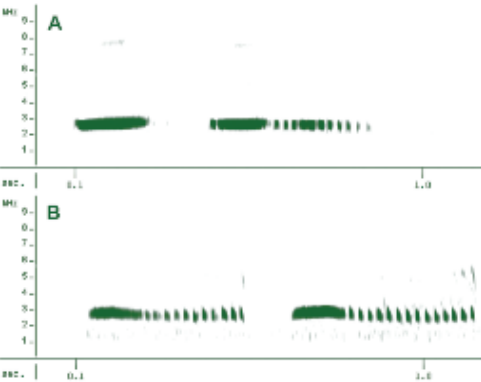


FIG. 23.– (A) Chant du Martin-chasseur strié (CHAPPUIS, 2008). (B) Imitation par la Gorgebleue (Amay, avril 2006).

(A) *Song of Striped Kingfisher (CHAPPUIS, 2008).*
 (B) *Imitation by a Bluethroat (Amay, April 2006).*

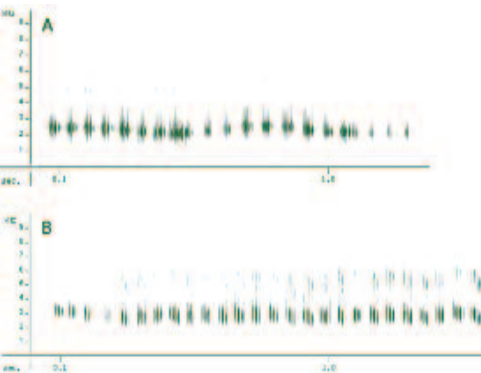


FIG. 24.– (A) Sonagramme d'un chant de Grenouille de Lesson (enregistrement de DEROUSSEN *et al.*, 1996). (B) imitation par la Gorgebleue (Amay, avril 2007).

(A) *Sonagram of a song of Pool Frog (DEROUSSEN et al., 1996).* (B) *Imitation by a Bluethroat (Amay, April 2007).*

de Gorgebleue, et cela avec la note caractéristique (note 1) qui amorce et individualise le chant de chaque Bruant (GAILLY, 1982). Les Figures 21 B, C et D montrent divers exemples d'intégration de syllabes de ce Bruant (voire de fragments de son chant), soit dans la partie introductive (FIG. 21B), soit dans un motif composite (FIG. 21C et D). Chez la Gorgebleue, le nombre d'imitations de syllabes de Bruant des roseaux peut varier d'une phrase à l'autre. Dans une séquence de 72 phrases d'un même mâle, 35 % comportaient une ou plusieurs syllabes de Bruant avec, dans un cas, un maximum de 7 (FIG. 22).

Martin-chasseur strié *Halcyon chelicuti*
 (un oiseau africain)

Le cri du Martin-chasseur strié, souvent répété, comporte normalement une note détachée suivie d'un trille de notes rapides, mais parfois il consiste en « 2 ou 3 trilles qui se suivent sans la première note isolée » (SERLE & MOREL, 1979). Un motif émis par une Gorgebleue (FIG. 23B), qui chantait en vol (Amay, 15 avril 2006), se situe dans une bande de fréquence comparable et la première note est pure (non roulée), comme c'est le cas dans le chant territorial en Afrique de l'Ouest (FRY *et al.*, 1988).

Imitation de batraciens

Mes sonagrammes suggèrent aussi l'imitation de la Grenouille de Lesson *Pelophylax lessonae*, car la Gorgebleue peut émettre une longue série de cris, dont la structure et le tempo sont fort comparables à ceux de cette grenouille (FIG. 24A), mais à une fréquence un peu plus élevée (aux alentours de 3 kHz au lieu de 2,5 kHz, FIG. 24B). Cette imitation enregistrée à Amay en début avril 2007 chez une des trois Gorgebleues, l'a été aussi en début avril 2008 au même endroit, mais cette fois lors d'un chant en vol.

Fin de la première partie
End of the first part

Alauda

Revue
internationale
d'Ornithologie
Volume 92 (1) 2024

- CAMARGUE, CRAU, ALPILLES
Compte rendu ornithologique pour
les années 2013 à 2018
- GORGEBLEUE À MIROIR BLANC
Caractérisation du chant (fin)

ALAUDA (nouvelle série) XCII.- 1 . 2024



SOCIÉTÉ D'ÉTUDES ORNITHOLOGIQUES DE FRANCE - MNHN

STRUCTURE DU CHANT, IMITATIONS EXTRASPÉCIFIQUES
ET LEUR UTILISATION SYNTAXIQUE CHEZ LA **GORGEBLEUE**
À MIROIR BLANC *Luscinia svecica cyanecula* (2^e partie)

Maxime METZMACHER*

ABSTRACT.– Song structure, extraspecific imitations and their syntactic use in the Bluethroat *Luscinia svecica cyanecula* (second part). In Passerine songs, vocal imitation is very widespread, but it always raises many questions. In the song of the Bluethroat, few heterospecific imitations have been confirmed so far by sonographic analyses and the various modes of integration of imitations into the song are still poorly documented. Long vocal sequences of 10 territorial males were recorded in Belgium (Liège region). Many potential models (birds, amphibians) were also recorded in the same area. The sonograms of all these recordings were used to compile detailed catalogues of vocal repertoires and to classify their syllables on the basis of visual examination of the sonograms. This study clarifies the syntax of Bluethroat song, adds to the inventory of heterospecific imitations (birds, amphibians and crickets) and illustrates their quality. The number of syllables borrowed from the same species varies greatly from phrase to phrase. The second part of the phrases includes «complex motifs», consisting of ticks and various imitations, which needed to be described more precisely in the song of this species. If the Bluethroat can copy the syntax and syllable structure of heterospecific vocalizations, it can also combine imitations of different species and create new sounds, a bit like some human musicians. This vocal learning process can continue during migratory journeys and in the winter quarters. Finally, the possible functions of this imitative song are discussed, but remain open to further investigation.

RÉSUMÉ.– Structure du chant, imitations extraspécifiques et leur utilisation syntaxique chez la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica cyanecula* (2^e partie). Dans le chant des Passereaux, l'imitation vocale est un comportement fort répandu, mais qui soulève toujours de nombreuses questions. Chez la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia s. cyanecula*, peu d'imitations hétérospécifiques ont été confirmées jusqu'ici par des analyses sonographiques, et les divers modes d'intégration des imitations dans le chant sont encore peu documentés. De longues séquences de chant de 10 mâles territoriaux ont été enregistrées en Belgique (région de Liège). De nombreux modèles potentiels (oiseaux, batraciens) ont aussi été enregistrés dans les mêmes zones. Les sonogrammes de tous ces enregistrements ont permis de constituer des catalogues détaillés des répertoires vocaux et de classer leurs syllabes sur base de l'examen visuel des sonogrammes. Cette étude clarifie la syntaxe du chant de la Gorgebleue, complète l'inventaire des imitations hétérospécifiques (oiseaux, batraciens et grillons), tout en illustrant leur qualité. Le nombre de syllabes emprunté à une même espèce varie beaucoup d'une phrase à l'autre. La seconde partie des phrases inclut des « motifs composites », constitués de clics et de diverses imitations, dont la description méritait d'être précisée dans le chant de cette espèce. Si la Gorgebleue peut copier la syntaxe et la structure des syllabes d'une autre espèce, elle peut aussi combiner les imitations d'espèces différentes et créer de nouveaux sons, un peu comme certains musiciens le font chez l'Homme. Cet apprentissage vocal peut se poursuivre lors des trajets migratoires et dans les quartiers d'hiver. Les fonctions possibles de ce chant imitatif sont discutées, mais restent ouvertes à de nouvelles investigations.

Mots-clés : *Luscinia svecica cyanecula*, Imitations, Innovations, Apprentissage, Syntaxe du chant.

Keywords: *Luscinia svecica*, Mimicry, Innovations, Song learning, Song syntax.

* rue abbé Péters 50, B-4960 Malmedy (Belgique) (maxime.metzmacher@laposte.net).

Imitations d’Orthoptères (Grillons)

Grillon champêtre *Gryllus campestris*

Dans le chant de la Gorgebleue, certaines syllabes (FIG. 25B) correspondent en fréquence et en durée aux stridulations de ce Grillon (FIG. 25A).

Grillon des bois *Nemobius sylvestris*

À Tienen (Annexe II), la Gorgebleue a imité la stridulation du Grillon des bois (FIG. 26).

Grillon provençal (ou bimaculé) *Gryllus bimaculatus*

Chez la Gorgebleue, l’imitation de ses stridulations se situe dans une bande de fréquence fort comparable (FIG. 27B, C). Lorsque les éléments des syllabes sont au nombre de quatre, la durée des syllabes imitées est aussi proche de celles de ce Grillon (FIG. 27A). Par rapport au Grillon champêtre (FIG. 25A), les syllabes imitées sont aussi plus longues, leurs éléments étant plus espacés, en particulier dans la FIG. 27C, qui ne comportait que trois éléments par syllabe.

Un entomologiste, David MORICHON, qui a écouté une de ces imitations, considère qu’elle évoque de manière troublante le chant de *Gryllus bimaculatus* (*com. pers.*). Mais, dans le cas de certaines versions, la distinction entre ces deux espèces de grillons n’est pas toujours possible (TAB. V).

Grillon bordelais *Eumodicogryllus b. bordigalensis*

En ce qui concerne la bande de fréquence et la durée, la succession de motifs dans l’introduction de la phrase de la Gorgebleue (FIG. 28B) est fort comparable à celle trouvée dans le chant du Grillon bordelais (FIG. 28A).

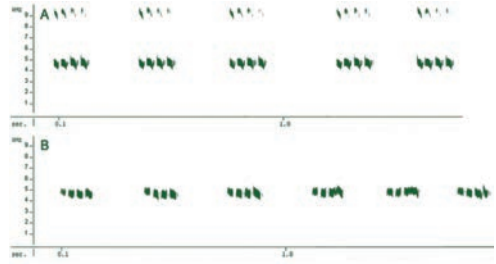


FIG. 25.– (A) Grillon champêtre (ANDRIEU & DUMORTIER; 1994). (B) imitation par la Gorgebleue (Hollogne, juin 2008). (A) Field Cricket (ANDRIEU & DUMORTIER, 1994). (B) imitation by a Bluethroat (Hollogne, June 2008).

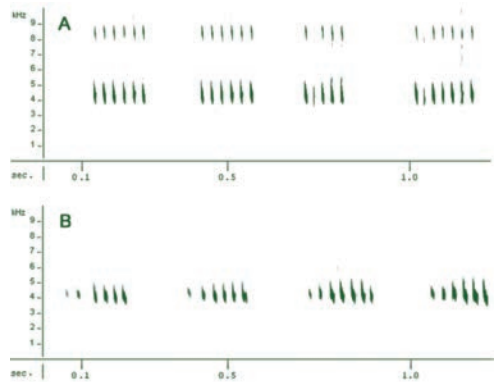


FIG. 26.– (A) Stridulation du Grillon des bois (CHARRON *et al.*, 2004). (B) imitation par la Gorgebleue (Tienen, juin 2008).

(A) Stridulation of Wood Cricket (CHARRON *et al.*, 2004). (B) imitation by Bluethroat (Tienen, June 2008).

		2006	2007	2008		
		22 avril	29 avril	2 juin	4 juin	18 juin
		Amay B	Amay A	Amay A	Hollogne	Tienen
Nombre de phrases		21	74	59	49	24
Espèce	Type					
<i>Gryllus campestris</i>	B1	xxxxx				
	B2				xxx	
<i>Nemobius sylvestris</i>	B					x
<i>Gryllus sp.</i>	B1		x	xxxx		
	B2		xxxxx	xxxx		
	B3				xx	
<i>Gryllus bimaculatus</i>	B1					xx
	B2				x	
<i>Eumodicogryllus bordigalensis</i>	B				xx	
<i>Natulaaverni</i>	B		xx	x		

B: stridulation.
 x: 1 à < 5 %; xx: 5 à < 10 %; xxx: 10 à < 20 %; xxxx: 20 % à < 40 %; xxxxx: > 40 %

TAB. V.– Imitations de grillons dans le chant de la Gorgebleue *Luscinia svecica cyaneacula*.

Cricket imitations in the song of the Bluethroat Luscinia svecica cyaneacula.

Une stridulation de grillon est considérée comme une syllabe, soit B.

A Cricket stridulation is considered as a syllable, i.e. B.

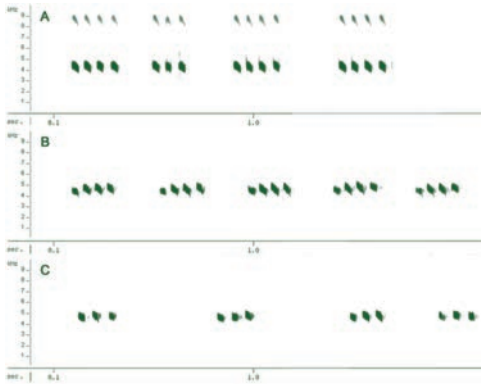


FIG. 27.– (A) Grillon provençal (NELSON, Xeno-Canto, Portugal); (B, C) imitation par la Gorgebleue (B, Hologne & C, Tienen, juin 2008).

(A) *Two-spotted Cricket* (NELSON, Xeno-Canto, Portugal); (B, C) imitation by a Bluethroat (B, Hologne & C, Tienen, June 2008).

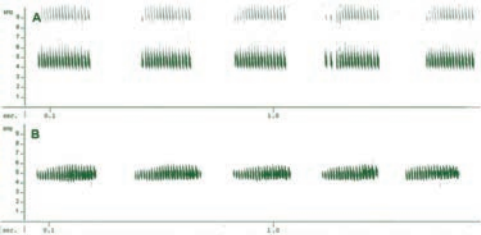


FIG. 28.– (A) Grillon bordelais (CHARRON *et al.*, 2004). (B) imitation par la Gorgebleue (Hologne, juin 2008).

(A) *Bordeaux Cricket stridulations* (CHARRON *et al.*, 2004). (B) imitation by Bluethroat (Hologne, June 2008).

Grillon des roseaux *Natula averni*

Ses motifs sont répétés au rythme d'environ 2-3/secondes, mais en conditions plus froides, il se réduit à environ 1/seconde et leur fréquence semble aussi diminuer jusqu'à 4,1 - 4,7 kHz (ODÉ *et al.*, 2011), ce que suggère la Figure 29A. Chez la Gorgebleue, les stridulations de la Fig. 29B, qui peuvent être émises en longues séries dans l'introduction de sa phrase, semblent bien correspondre à une imitation de ce grillon.

Grillon des marais *Pteronemobius heydenii* ou Grillon africain ?

Chez ce grillon, les motifs (« zirr ») se situent selon les individus entre 5 et 9 kHz. La durée des motifs est comprise

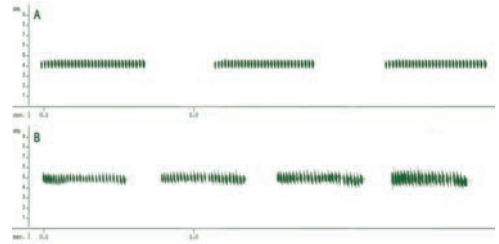


FIG. 29.– (A) Grillon des roseaux (SARDET *et al.*, 2015). (B) imitation par la Gorgebleue (Amay, mai 2008).

(A) *Reed Cricket stridulations* (SARDET *et al.*, 2015). (B) imitation by a Bluethroat (Amay, May 2008).

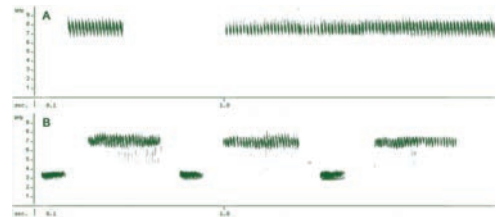


FIG. 30.– (A) Grillon des marais (MNHN). (B) imitation possible par la Gorgebleue (Tienen, juin 2008).

(A) *Marsh Cricket stridulations* (MNHN). (B) possible imitation by a Bluethroat (Tienen, June 2008).

entre 1,5 et 3 secondes (IORGU & MUSTA, 2008). Un motif de moins d'une seconde est exceptionnel (FIG. 30A), mais chez la Gorgebleue de la Fig. 30B, cela semble être la règle. De plus, cet oiseau intercalait entre deux « stridulations » une syllabe plus courte et moins aiguë, dont le timbre évoquait celui d'une Mésange charbonnière *Parus major*. Il est possible aussi que la stridulation notée dans le chant de cette Gorgebleue soit celle d'un Grillon africain. LEROY (1979 : 138) a publié la stridulation d'un de ces Grillons *Oligacheta chabanaudi*, qui se situe entre 6,5 et 7 kHz. Mais ses motifs sont très courts ($\pm 0,1$ sec.).

Imitations et innovations

Recombinaisons.– La Gorgebleue peut intégrer des parties de phrases d'autres espèces en respectant leur syntaxe et quelquefois des phrases entières (FIG. 21A). Mais elle peut aussi introduire des innovations en combinant des syllabes d'origine diverse ou en modifiant leur rythme d'émission, en particulier dans les motifs composites (FIG. 3, 4, 21C et 21D).

Transposition de fréquence.– La Gorgebleue peut transposer certaines notes ou syllabes à une fréquence plus élevée. Dans le premier exemple de la FIG. 31 (quatre dernières notes), la transposition d'environ 1 000 Hz est réalisée sans transition. Dans le second exemple, par contre, la transposition des deux dernières syllabes est progressive.

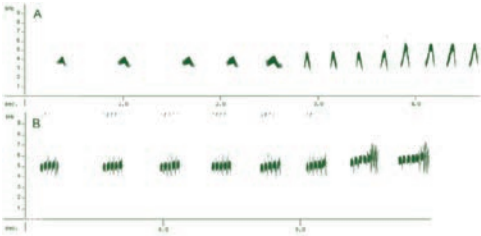


FIG. 31.– (A, B) Transposition de fréquence dans le chant de la Gorgebleue (VERHAEGEN in METZMACHER *et al.*, 1997).

(A, B) Frequency transposition in a Bluethroat song (VERHAEGEN in METZMACHER *et al.*, 1997).

Modifications et recomposition de notes et de syllabes.– Dans la FIG. 32A, la note 1b dérive apparemment de la note 1a par ajout et fusion d'un élément. Dans la FIG. 32B, la syllabe 1 s'allonge, élargit sa bande de fréquence et forme la syllabe 2. Dans la FIG. 32C, la note 4a est un fragment de la syllabe 4b. Enfin, dans la FIG. 32D, les notes 1 et 2 s'associent après la note 3, mais en ordre inversé pour former une syllabe « 2-1 », puis la note 2 est émise seule après la note 3. Cet extrait présente aussi une double émission d'un motif composite formé de deux séries de clics, soit 4 et 6, et de deux notes, soit 5 et 7.

Syllabes émises à deux voix

La FIG. 33 montre qu'une syllabe peut être émise à deux voix. Dans cet extrait (imitation d'un cri d'Hirondelle rustique), la seconde partie des quatre premières syllabes est en effet émise à deux voix : deux tracés se chevauchent sur le sonagramme (FIG. 33A). Mais, dans le cas des deux dernières syllabes, il n'y a plus qu'un seul tracé : la dernière partie de la syllabe n'est plus émise qu'à une seule voix.

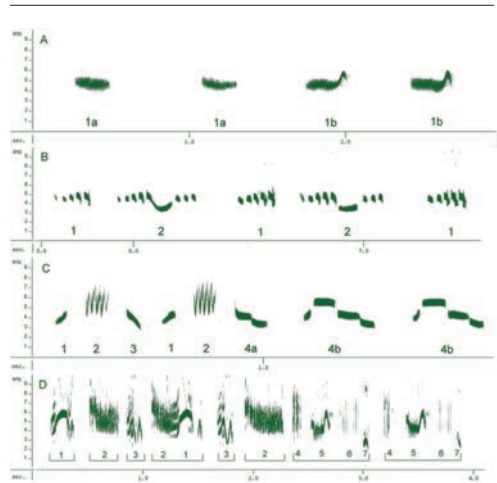


FIG. 32.– (A, B, C, D) Innovations par modifications de notes et de syllabes chez la Gorgebleue. (A et B: CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010; (C) Amay, avril 2007; (D) Flône, mai 2009).

(A, B, C, D) Innovations by modification of notes and syllables in a Bluethroat song (A and B: CHARRON in BOSSUS & CHARRON, 2010; (C) Amay, April 2007; D: Flône, May 2009).

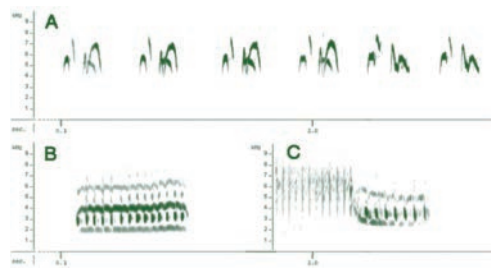


FIG. 33.– (A) Syllabe émise à deux voix puis à une voix (Hollogne, juin 2008), imitation de syllabes d'une Hirondelle rustique. (B) syllabe d'une Grive musicienne (Esneux, avril 1998). (C) après une série de clics, imitation par une Gorgebleue (Amay, avril 2007).

(A) Syllable given with two voices and then with one voice (Hollogne, June 2008) ; imitation syllables of a Barn Swallow. (B) syllable of a Song Trush (Esneux, April 1998). (C) after a series of ticks, imitation by a Bluebird (Amay, April 2007).

La Figure 33C présente un exemple de syllabe émise à deux voix dans une syllabe composite (imitation d'une syllabe de Grive musicienne *Turdus philomelos*).

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'étude du chant de la Gorgebleue *Luscinia svecica cyaneola*, basée sur de nombreux enregistrements et sonagrammes de cette espèce et des espèces qu'elle était susceptible d'imiter, a permis de préciser la syntaxe de son chant, de compléter l'inventaire de ses imitations (oiseaux, batraciens et grillons), d'illustrer leur qualité et de décrire le mode d'intégration de ces imitations dans les deux parties de son chant. Cette étude a montré aussi les capacités d'innovation de ce grand imitateur. Elle a fourni, en outre, des éléments de réponse concernant les lieux, la période et le modèle d'apprentissage de ce chant imitatif. Enfin, elle permet de s'interroger sur ses fonctions possibles. Mais le chant en vol de la Gorgebleue demande un complément d'étude, car il n'a guère été enregistré. Dans la zone d'étude, la densité de population de Gorgebleue était très faible, la première nidification de l'espèce à Amay étant notée en 1998 (VERROKEN, 2003). Cette faible densité, la nature fortement individualiste des répertoires, la durée des enregistrements et le choix de zones humides distantes de plusieurs kilomètres ont facilité la reconnaissance individuelle des oiseaux.

SINGULARITÉ DU CHANT DE LA GORGEBLEUE

La structure du chant de la Gorgebleue se singularise surtout par la diversité des motifs imités et le rythme. Les formules rythmiques, que l'on y découvre, ne sont pas étrangères à celles que présente la rythmique grecque (METZMACHER, non publié), appelées *iambe* (brève-longue ; FIG. 30B), *dactyle* (longue et deux brèves), *trochée* (longue-brève) (voir VIRET, 1996).

Par ailleurs, dans la seconde partie du chant de la Gorgebleue, les motifs composites, qui n'avaient pas encore fait l'objet d'une analyse sonographique détaillée, constituent une singularité notable contribuant aussi à la spécificité et au rythme du chant. Ils peuvent être qualifiés de « composites », parce qu'ils sont formés de plusieurs composants distincts, soit d'une série de sons brefs (des « clics », ou « *tick traces* », CONSTANTINE, 2006) et

de syllabes plus longues et plus complexes, où diverses imitations ont été identifiées.

Une association de clics et d'autres syllabes s'observe aussi dans le chant de la Rousserolle des buissons *Acrocephalus dumetorum* (CONSTANTINE, 2006 : 128), mais elle paraît plus simple. Cette association se retrouve également chez des espèces africaines comme le Cubla *Dryoscopus cubla* et plusieurs espèces de bouscarles du genre *Bradypterus* ou certaines espèces du genre *Apalis*, où cette alternance d'un clic et d'une note plus longue constitue la forme de chant la plus caractéristique (F. DOWSETT-LEMAIRE, *com. pers.*)

RÉPERTOIRE IMITATIF

L'inventaire des espèces imitées par la Gorgebleue, s'il est très diversifié, ne se limite pas aux oiseaux (TAB. IV). L'analyse sonographique montre en effet une imitation d'un batracien, enregistrée dans plusieurs phrases. Elle confirme les observations « auditives » des naturalistes (SCHMIDT, 1988), mais non certifiées par un sonagramme. À cet inventaire, il faut encore ajouter l'imitation d'au moins cinq espèces de Grillons (TAB. V).

D'après la littérature (SCHMIDT, 1988 ; GARCIA *et al.*, 2023) et mes enregistrements, les imitations de passereaux (au minimum 48) sont plus nombreuses que celles de non-passereaux (19), sans doute parce que les vocalisations des non-passereaux se situent en général dans une gamme de fréquences plus graves, plus difficiles à reproduire par la Gorgebleue, comme cela semble aussi être le cas chez la Rousserolle verderolle (LEMAIRE, 1974). À côté du contrôle neural, qui joue un rôle important dans le contrôle de l'amplitude fréquentielle, la taille corporelle ainsi que les limites physiques et morphologiques de l'organe vocal des oiseaux influencent aussi l'ampleur des fréquences fondamentales (revue dans GOLLER & RIEDE, 2013).

DIVERSITÉ DES IMITATIONS

Dans le chant de la Gorgebleue, les imitations d'oiseaux peuvent concerner des syllabes isolées, des parties de phrases, mais rarement des chants entiers. Souvent, elles concernent aussi des stridulations de Grillons (METZMACHER, 2008).

Les imitations de la Gorgebleue sont très diversifiées (TAB. IV et V), probablement parce que les vocalisations de leurs modèles le sont aussi. Dans le Tableau IV, le recensement de toutes les syllabes ou motifs imités est sans doute fortement sous-estimé pour des espèces comme l'Alouette lulu *Lullula arborea*, l'Alouette des champs *Alauda arvensis*, le Pipit des arbres *Anthus trivialis*, le Pipit farlouse, le Merle noir *Turdus merula* et la Grive musicienne *Turdus philomelos*. Le chant de ces espèces étant très varié, il faudrait disposer de beaucoup plus d'enregistrements pour identifier les syllabes imitées et compléter ainsi le puzzle des imitations.

Certaines imitations pourraient, par ailleurs, être déformées « de père en fils ». Dans le chant imitatif du Rougequeue à front blanc *Phoenicurus phoenicurus*, COMOLET-TIRMAN (1994) considère que ces déformations pourraient « entraîner une dissemblance accrue vis-à-vis du modèle original ».

IMITATIONS ET INNOVATIONS

La Gorgebleue peut reproduire la syntaxe des chants imités. Mais elle peut aussi la modifier dans la première partie de son chant, comme dans la seconde, car le nombre de syllabes imitées d'une même espèce peut fortement varier d'une phrase à l'autre (FIG. 22).

Dans la première partie des phrases, les syllabes imitées sont le plus souvent répétées en série. Mais, parfois, certaines sont combinées avec d'autres et forment de nouvelles syllabes du type « alternance de deux notes », répétées en séries elles aussi. Cette recombinaison introduit de l'innovation et accroît la diversité rythmique de ses phrases. D'autres espèces, comme la Rousserolle verderolle (LEMAIRE, 1974; DOWSETT-LEMAIRE, 1979), l'Étourneau sansonnet (E. TRETZEL in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988: 2047) utilisent également ce procédé rythmique. Sur la base d'autres sonagrammes (par ex. ceux publiés par BERGMANN & HELB, 1982; GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988; BERGMANN *et al.*, 2008), on peut encore y ajouter le Rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos* et la Fauvette grisette *Sylvia communis*.

Répétées en série, les imitations de grillons se situent toujours dans la première partie du chant, à l'exception de la stridulation de la FIG. 30B qui est associée à une note « simple ».

Dans les motifs composites de la seconde partie du chant, la combinaison de clics et d'imitations augmente à la fois l'amplitude fréquentielle de ces motifs, leur diversité syllabique et rythmique.

Certains chanteurs peuvent encore transposer, de manière graduelle ou non, la fréquence de certaines syllabes ou modifier leur structure et faire preuve ainsi d'une autre forme de créativité. Cette transposition de fréquence s'observe aussi chez la Rousserolle verderolle (LEMAIRE, 1974; DOWSETT-LEMAIRE, 1979) et, sur la base des sonagrammes de BERGMANN *et al.* (2008), chez le Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus*, le Grimpereau des bois *Certhia familiaris*, le Bruant proyer *Emberiza calandra* et le Bruant jaune *Emberiza citrinella* (HANSEN, 1981: 124 et 125). Chez le Bruant à gorge blanche *Zonotrichia albicollis*, les sonagrammes et les images vidéos associées au chant montrent qu'une transposition de fréquence est fortement liée au changement dynamique du degré d'ouverture du bec, dont les mouvements influencent les propriétés de résonance du tractus vocal en modifiant ses dimensions physiques (WESTNEAT *et al.*, 1993: 150).

En utilisant et combinant ces divers procédés, en créant des sons nouveaux, la Gorgebleue ne réalise-t-elle pas « avec des règles anciennes, des structures d'intérêt renouvelé » (LEIPP, 1996), comme certains musiciens le font ou pourraient le faire chez l'Homme ?

SYLLABES À DEUX VOIX

Les sonagrammes montrent aussi que la Gorgebleue est capable de chanter à deux voix. Cette coordination des deux côtés de sa syrinx lui permet aussi d'accroître l'amplitude fréquentielle de certaines syllabes et, comme d'autres Passereaux, de diversifier ses vocalisations en exploitant les opportunités qu'offre la latéralisation du chant (SUTHERS, 1997). Chez le Cardinal rouge *Cardinalis cardinalis*, une partie de la syrinx produit les composantes de basse fréquence (en dessous de 3,5 kHz), tandis que l'autre produit celles de plus

haute fréquence (SUTHERS & GOLLER, 1997), une capacité partagée par d'autres espèces (SUTHERS, 2004), taxonomiquement parfois très différentes (Mésange charbonnière, THIELCKE, 1976; Gobemouche gris *Muscicapa striata* et Gobemouche à sourcils blancs *Fraseria cinerascens*, ÉRARD, 1990; Goéland railleur *Larus genei*, MATHEVON & AUBIN, 2002 et Manchot empereur *Aptenodytes forsteri*, JOUVENTIN *et al.*, 2002), et sans doute aussi par la Gorgebleue.

JOUVENTIN considère que cette émission à deux voix constitue « un deuxième système d'identification qui complète le premier et rend chaque signature vocale encore plus unique » (ibidem). Serait-ce également le cas chez la Gorgebleue ?

IMITATIONS, LIEUX ET PÉRIODE(S) D'APPRENTISSAGE DU CHANT

La Gorgebleue n'imité pas que la voix des oiseaux d'eau, comme celle, souvent notée, du Bruant des roseaux. En région liégeoise, les syllabes imitées peuvent aussi provenir d'espèces de milieux ouverts (Pipit farlouse) et de milieux boisés proches (Mésange bleue), voire formant des îlots dans les zones humides où elle se cantonne, ou encore d'espèces qui, fréquemment, survolent ces plans d'eau en criant (Hirondelle de rivage et Martinet noir). Les espèces les plus communes et les plus bruyantes dans l'environnement de la Gorgebleue sont ainsi souvent imitées, ce que KEULEN (1983) et SCHMIDT (1988) avaient aussi noté.

En Belgique, la Gorgebleue chante dès son arrivée en avril et à nouveau après l'envol de la première nichée. L'activité vocale s'arrête en juillet-août avec le début de la mue (SCHMIDT, 1988). Mais en septembre, on peut déjà entendre



PIOTR KRZESLAK

des phrases de type « subsong » (STAAV in GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988). Mi-octobre, TOMÁS (XC596944) a enregistré son chant au Portugal et SIREs (XC294224) mi-novembre, en Espagne. Dans ce pays, RONAYNE (XC518434) a enregistré du « subsong » en début janvier. Au Sénégal, enfin, MOREL & MOREL (*in* CHAPPUIS, 2000; FIG. 10) ont capté son chant en février. Mais dans tous les enregistrements précités, l'âge des chanteurs n'est pas connu. En migration, elle peut par ailleurs faire halte dans les terrains de culture et dans les landes, où elle entend des oiseaux qui ne nichent pas en zone humide (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988; GÉROUDET & CUISIN, 1998). L'espèce est en expansion en France et en Belgique, où elle occupe davantage de milieux non humides, (semi-)agricoles (VERROKEN, 2003 et CHIRON, 2017).

Le cri de l'Hirondelle de rochers ne peut pas être appris en Belgique, où elle ne niche pas (JACOB *et al.* 2010), mais dans son aire de répartition estivale (Sud de l'Europe, GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988; ISSA & MULLER, 2015).

Des syllabes du Chevalier culblanc ont été notées chez une Gorgebleue (FIG. 10B) et, au Sénégal, dans

une prise de sons de CHAPPUIS & MOREL (*in* CHAPPUIS, 2000; FIG. 10C) datée du mois de février. Ces imitations pourraient avoir été copiées en Belgique, où ce chevalier nordique est surtout observé en mars-avril et de juin à septembre (obs. be).

Pour l'instant, la seule imitation reconnue d'oiseaux africains se limite à celle du Martin-chasseur strié, enregistré dans un chant en vol. Cette lacune possible dans le répertoire imitatif de la Gorgebleue peut avoir plusieurs causes :

- dans mes enregistrements, il reste sans doute de nombreuses imitations à identifier ;
- les imitations se limitant à une ou deux notes sont difficiles à reconnaître quand, pour des espèces dotées d'un répertoire vocal très diversifié, on ne dispose pas de catalogues sonographiques détaillés des modèles potentiels (comme, par exemple, ceux des nombreux Bruants des roseaux que j'ai enregistrés dans les zones humides). Cette difficulté, COMOLET-TIRMAN (1994) la souligne aussi dans le chant imitatif du Rougequeue à front blanc ;
- à la différence de la Rousserolle verderolle, qui hiverne en Afrique équatoriale où elle apprend à imiter de très nombreux oiseaux africains (DOWSETT-LEMAIRE, 1979), tous les hivernants, chez la Gorgebleue, n'ont pas l'occasion d'entendre les oiseaux d'Afrique sahélienne, car tous ne franchissent pas le Sahara (BERGIER *et al.*, 2010). Elle est rare en Afrique occidentale au sud du Sahel où par contre elle est assez fréquente (KEITH *et al.* 1992). Des Gorgebleues hivernent aussi autour de la Méditerranée (GÉROUDET & CUISIN, 1998; DUBOIS *et al.*, 2008; ISSA & MULLER, 2015; reprises du baguage de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), un comportement qui risque de s'accroître avec le réchauffement climatique.

En ce qui concerne les stridulations des grillons, deux peuvent être apprises en Belgique : celles du Grillon champêtre et du Grillon des bois (BELLMAN & LUQUET, 1995; SARDET *et al.* 2015). Le Grillon bordelais et le Grillon provençal, par contre, sont présents dans le sud de l'Europe (SARDET *et al.*, 2015). Le Grillon des roseaux a été trouvé dans le sud de l'Europe et en Afrique (GOROCHOV & LLORENTE,

2001; SARDET *et al.*, 2015; FÄGERSTRÖM, 2021), où, comme le Grillon bordelais, il chante encore en automne (ODÉ *et al.*, 2011). Le Grillon des marais, enfin, a été trouvé en Allemagne, en France et en Suisse (BELLMAN & LUQUET, 1995; SARDET *et al.*, 2015).

En Afrique, la répartition des orthoptères reste toutefois fort mal connue et les enregistrements bien déterminés de ces espèces sont, par ailleurs, extrêmement rares. Si LEROY (1979) a publié quelques sonagrammes de Grillons africains, toutes les stridulations présentes sur mes sonagrammes n'ont pas encore pu être identifiées. La taxonomie du Grillon des roseaux pose par ailleurs une série de questions. Même dans le sud de l'Europe, il pourrait faire partie d'un complexe d'espèces (ODÉ *et al.*, 2011).

En résumé, il ressort des données disponibles que les syllabes empruntées aux différentes espèces peuvent être mémorisées à différents moments de l'année et aussi en dehors des lieux de naissance de la Gorgebleue. En hiver et lors des trajets migratoires, les juvéniles de la Gorgebleue ont manifestement de nombreuses occasions d'entendre les chants et les cris de leurs aînés, ainsi que ceux d'autres espèces.

IMITATIONS ET MODÈLE D'APPRENTISSAGE DU CHANT

Les nombreuses imitations d'autres espèces, que la Gorgebleue a mémorisées et qu'elle reproduit dans ses phrases, révèlent un apprentissage vocal relativement libre de contraintes, doublé d'une importante capacité d'innovation. Mais certains aspects de son chant sont partagés par tous les membres de son espèce, ce qui suggère qu'il comporte des « attributs universaux » (« species-specific universals », MARLER, 1997) faisant partie de sa syntaxe. Chez la Gorgebleue, l'emprunt vocal et le développement de la syntaxe pourraient être des processus indépendants sujets à différentes influences, comme c'est le cas chez l'Étourneau sansonnet (CHAIKEN & BÖHNER, 2007). Dans cette hypothèse, existe-t-il une mémoire pour les règles de syntaxe, organisant les relations entre syllabes, et une autre pour la collection de syllabes, une « mémoire lexicale » ? La question reste posée.

FONCTIONS POSSIBLES DU CHANT IMITATIF

Le chant des oiseaux a deux fonctions principales : la défense territoriale et l'attraction des femelles (CATCHPOLE & SLATER, 2008). Mais le chant imitatif pourrait sans doute transmettre aussi d'autres « messages ».

La reconnaissance individuelle

L'imitation permettrait aux oiseaux de développer facilement un répertoire original (THORPE, 1969) et étendu (NOTTEBOHM, 1972), ce qui favoriserait, avec l'expérience, la reconnaissance individuelle (NORDBY *et al.*, 2007), par les autres oiseaux et les ornithologues (MARLER, 1997). Chez la Gorgebleue, de nombreuses imitations (ou leurs différentes versions) ne sont pas partagées avec d'autres mâles (TAB. IV et V), ce qui facilite leur reconnaissance. L'identité individuelle ainsi codée au niveau syllabique peut toutefois l'être encore au niveau des combinaisons stéréotypées de syllabes imitées. Cette complexité dans la structure de la signature individuelle s'observe aussi chez d'autres espèces au chant très varié, comme le Canari domestique *Serinus canaria* (LEHONGRE *et al.*, 2008).

Le repérage spatial

Dans la seconde partie du chant de la Gorgebleue - lorsqu'il est enregistré dans de bonnes conditions météorologiques et à faible distance - les séries de clics des motifs composites peuvent atteindre de très hautes fréquences. Mais, comme le soulignent MARTEN & MARLER (1977) et LEROY (1979), quelle que soit la hauteur des postes de chant, plus la fréquence est basse mieux le son se transmet. Avec l'accroissement de la distance, la transmission des hautes fréquences se dégrade ainsi progressivement (voir par ex. BRENOWITZ, 1982).

Les séries de clics de la Gorgebleue et les trilles dans le chant du Rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos* présentent des similitudes de structure : dans les deux cas, l'amplitude fréquentielle est fort large. Les expériences de NAGUIB *et al.* (2008) sur la transmission du signal dans le chant du Rossignol ont révélé des différences significatives dans les distances de communication

des notes sifflées et des trilles. Avec l'augmentation de la distance de propagation, la structure spectrale des notes sifflées ne se dégradait pas, alors que les trilles à large bande de fréquence se dégradaient de manière substantielle. Cette atténuation fréquence-dépendante des différentes composantes du signal affecte aussi la transmission des clics des motifs composites de la Gorgebleue et, en théorie, elle peut lui offrir un moyen d'évaluer la distance (« range ») qui le sépare d'un autre chanteur.

Chez les Passereaux, « le repérage spatial dépend de l'appréciation des différences d'intensité » (LEROY, 2002 : 7) au niveau des deux récepteurs auditifs droit et gauche. La structure de certaines imitations, comme celles du Grillon champêtre et du Grillon provençal, devrait faciliter l'appréciation de ces différences, car celles-ci se présentent « comme une succession de notes identiques brèves et intenses séparées par des silences » (*ibidem*). Comme le seuil auditif des passereaux augmente sensiblement entre 4 et 8 kHz (DOOLING *et al.*, 1971 in WILEY & RICHARDS, 1982), ces imitations de grillons se situent aussi dans une bande de fréquence qui leur est acoustiquement très accessible.

Sélection sexuelle et choix de la femelle

La complexité des répertoires vocaux influencerait le choix de la femelle chez de nombreuses espèces (par ex., le canari domestique, DRAGANOUTI *et al.*, 2002 ; l'Étourneau sansonnet, MOUNTJOY & LEMON, 1996 ; GENTNER & HULSE, 2000 ; le Pinson des arbres, LEITAO *et al.*, 2006 ; et la Rousserolle verderolle, DARALOVA *et al.*, 2012). En Espagne, chez la sous-espèce *Luscinia svecica azuricollis*, GARCÍA *et al.* (2023) ont mis en évidence une corrélation entre la qualité de l'habitat et la complexité du chant, sans toutefois tenter d'évaluer la complexité globale du répertoire de la Gorgebleue. La qualité de l'habitat favoriserait-elle une formation plus rapide des couples susceptible d'expliquer cette corrélation ? Chez la Rousserolle verderolle, les grands territoires, qui offrent davantage de sites de nidification, favorisent en effet un appariement plus rapide (DOWSETT-LEMAIRE, 1981). La taille du répertoire (exprimé en nombre d'espèces imitées), en revanche, n'aurait pas d'influence

sur le comportement des femelles (ibidem).

L'idée que la taille du répertoire vocal constitue un indicateur fiable (« *an honest indicator* ») de la qualité d'un mâle semble bien partagée par de nombreux scientifiques (pour une revue voir GOLLER, 2020). La taille du répertoire ne serait toutefois qu'une des caractéristiques du chant susceptibles de jouer un rôle dans la sélection sexuelle (BUCHANAN & CATCHPOLE, 1997; GIL & GAHR, 2002; NOWICKI & SEARCY, 2005). Par ailleurs et pour plusieurs raisons, les femelles auraient aussi intérêt à s'accoupler avec les mâles les plus âgés, qu'elles devraient dès lors pouvoir identifier (ZIPPLE *et al.*, 2019). Mais, comme la très longue étude du chant du Bruant des marais *Melospiza georgiana* l'a montré (ZIPPLE *et al.*, 2019), cette identification pourrait s'avérer ardue si la femelle se base uniquement sur le nombre de phrases émises, la stéréotypie ou la constance de ces phrases. Par ailleurs, il faudrait prouver aussi que l'étendue du répertoire vocal reflète la qualité du territoire. Chez la Rousserolle verderolle, F. DOWSETT-LEMAIRE (*com. pers.*) a constaté que ces deux paramètres ne sont pas nécessairement liés. Un mâle qui a appris beaucoup de motifs dans sa première année, mais qui arriverait plus tard qu'un mâle âgé, pourrait bien devoir se cantonner dans un territoire exigü. « *De toute façon, beaucoup de mâles se taisent quasi complètement dès qu'une femelle entre dans leur territoire et le couple se forme sans que la femelle ait eu le temps d'entendre plus qu'une fraction des motifs de cet individu* » (voir DOWSETT-LEMAIRE 1981: 447-8).

Chez la Gorgebleue, les motifs composites, qui contribuent à la complexité du répertoire vocal, servent peut-être aussi de « *facteur proximal capable de capter et de maintenir l'attention* » (ROTHENBERG *et al.*, 2014). Les femelles, comme celles du Canari, pourraient en outre développer une « *sensibilité à une partie spéciale du chant* » (KREUTZER *et al.*, 1994) ou aux parades vocales et gestuelles, lorsque les mâles chantent en vol. Chez le Canari, les femelles préfèrent en effet solliciter les mâles qui chantent de longues séries de syllabes multinotes, dans une large bande de fréquence: les A-syllabes ou syllabes *sexy* (VALLET & KREUTZER, 1995; VALLET *et al.*, 1998). Ces syllabes com-

plexes, entraînant des réactions plus fortes lorsqu'elles sont répétées (AMY *et al.*, 2015), leur permettraient d'évaluer la santé des mâles (SUTHERS *et al.*, 2012). Les motifs composites de la Gorgebleue, qui présentent aussi une large bande de fréquence et qui sont parfois répétés, ont peut-être une fonction comparable, si les femelles passent un certain temps à écouter les mâles avant de rejoindre l'un d'eux pour s'accoupler.

PERSPECTIVES

Aspects mécaniques et neurologiques

Chez la Gorgebleue, lorsque le chanteur est fort excité, le chant perché peut aussi s'accompagner de secousses d'ailes latérales plus ou moins fortes (illustrées par F. WEICK *in* GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER, 1988 : 231). Les clics des motifs composites, comme ceux des clics émis en vol, semblent bien correspondre à des bruits d'ailes, soit à des sons mécaniques. En volière, il serait intéressant de filmer et d'enregistrer un chanteur pour vérifier la nature des divers types de « clics » de ces motifs composites. S'il s'agit toujours de sons mécaniques que le chanteur associe à des vocalises, l'émission des motifs composites pourrait constituer un nouveau sujet de recherche en neurobiologie et en bioacoustique, car elle impliquerait les activités coordonnées des muscles respiratoires, de la syrinx et d'autres muscles (du tractus vocal et/ou d'autres impliqués dans le mouvement des ailes).

Aspects neurologiques

La taille du répertoire syllabique pourrait être liée au volume de certains noyaux de la voie motrice du Système du chant (noyaux définis dans The Avian Brain Nomenclature Consortium, 2005), comme les noyaux HVC (*high vocal center*), RA (*robust nucleus of the arcopallium*) et nXIIIts (*tracheosyringeal portion of the nucleus hypoglossus*), ainsi qu'au nombre de leurs neurones (MOORE *et al.*, 2011). Les ratios HVC/RA et RA/nXIIIts, par exemple, sont effectivement plus élevés chez de grands imitateurs, comme la Rousserolle verderolle et le Rossignol philomèle, que chez un oiseau comme la Locustelle fluviale *Locustella fluviatilis*, dont le chant est très

simple (ibidem). Chez la Gorgebleue, le nombre de neurones dans le noyau HVC serait-il comparable à celui de la Verderolle? La taille du répertoire vocal, toutefois, ne dépend pas uniquement de l'anatomie de HVC, car, comme le soulignent BOLHUIS & GAHR (2006 : 350), « *there might not be a straightforward relationship between brain morphology and vocal learning* ». De plus, l'interprétation de telles corrélations pose d'importants problèmes méthodologiques (pour une revue voir HEALY & ROWE, 2007). Dans l'étude de MOORE *et al.* (2011), la taille des échantillons est par ailleurs très faible (de 1 à 4 oiseaux par espèce).

Période d'apprentissage

Il reste à préciser la durée de la période d'apprentissage chez cette espèce. Est-ce que l'apprentissage se poursuit au-delà de la période d'hivernage, soit au cours de la première saison de nidification, ou même au-delà? Cet aspect ne pourra être étudié que par le suivi d'individus marqués, au cours de la saison de nidification et d'une année sur l'autre.

Littérature à ce sujet : chez la Verderolle en tout cas, l'apprentissage est terminé vers la fin du premier hivernage, le répertoire ne change plus d'une note au cours de la vie de l'adulte (DOWSETT-LEMAIRE, 1979 : 460-461). Chez d'autres espèces par contre, la taille du répertoire, sa composition ou la longueur du chant peuvent continuer à se modifier chez des oiseaux âgés de trois ans ou plus (pour une revue sur ce sujet, voir par ex. ZIPPLE *et al.*, 2019 : 1762). ●

REMERCIEMENTS

Cet article doit beaucoup aux relectures attentives de Françoise DOWSETT-LEMAIRE. Je tiens à remercier aussi François CHARRON, Pascal DHUICQ et Cheryl TIPS (*The British Library*) pour le prêt de leurs enregistrements ; Didier VANGELUWE (IRSNB), qui m'a communiqué les résultats du baguage de la Gorgebleue, Pierre LOLY, pour ses données sur les oiseaux fréquentant la gravière d'Amay, Charly FARINELLE pour ses photos de Gorgebleue, ainsi que la Direction des Carrières et Fours à chaux Dumont-Wautier S.A., à Saint-Georges-sur-Meuse, qui, en 2009, m'a autorisé à enregistrer les oiseaux fréquentant ses bassins de décantation. Je tiens

aussi à remercier la rédaction d'*Alauda* pour son travail de mise en page et à dédicacer cet article à la mémoire de Marie-Claire DELVOYE qui a toujours soutenu mes recherches sur les chants d'oiseaux.

BIBLIOGRAPHIE - DISCOGRAPHIE - WEBOGRAPHIE

- AMY (M.), SALVIN (P.), NAGUIB (M.) & LÉBOUCHER (G.) 2015.– Female signalling to male song in the domestic Canary, *Serinus canaria*. *R. Soc. open sci.*, 2 : 140-196. [dx.doi.org /10.1098/rsos.140196](https://doi.org/10.1098/rsos.140196)
- ANDRIEU (A.-J.) & DUMORTIER (B.) 1984.– *Entomophonia. Chants d'insectes*. INRA, Paris.
- ARNOLD (E.N.) & BURTON (J.A.) 1978.– *Tous les reptiles et amphibiens d'Europe en couleurs*. Elsevier Séquoia, Bruxelles.
- AVIAN BRAIN NOMANCLATURE CONSORTIUM (The) 2005.– Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews*, 6 : 151-159. [Doi:1038/nrn1606](https://doi.org/10.1038/nrn1606)
- BAPTISTA (L.F.) & PETRINOVICH (L.) 1986.– Song development in the white-crowned sparrow: social factors and sex differences. *Anim. Behav.*, 34 : 1359-1371. [Doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80207-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80207-X)
- BAYLIS (J.R.) 1982.– Avian vocal mimicry: its function and evolution. *Acoustic Communication in Birds*, 2 : 51-80.
- BELLMAN (H.) & LUQUET (G.) 1995.– *Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale*. Delachaux & Niestlé, Lausanne-Paris.
- BERGIER (P.), THÉVENOT (M.) & QNINBA (A.) 2010.– Liste des oiseaux du Sahara Atlantique marocain. Mise à jour février 2010 (rév. 1.0). *Go-South Bull.*, 7 : 109-120.
- BERGMANN (H.H.) & HELB (W.) 1982.– *Stimmen der Vögel Europas: Gesänge und Rufe von über 400 Vogelarten in mehr als 2000 Sonagrammen*. BLV Verlagsgesellschaft mbH, München.
- BERGMANN (H.H.), HELB (W.) & BAUMANN (S.) 2008.– *Die Stimmen der Vögel Europas*. AULA-Verlag GmbH, Wiebelsheim.
- BOLHUIS (J.J.) & GAHR (M.) 2006.– Neural mechanisms of birdsong memory. *Nat. Neurosci. Rev.* 7 : 347-357. [Doi:10.1038/nrn1904](https://doi.org/10.1038/nrn1904)
- BOSSUS (A.) & CHARRON (F.) 2010.– *Guide des chants d'oiseaux d'Europe occidentale*. Delachaux & Niestlé.
- BRENOWITZ (E.A.) 1982.– Long-range communication species identity by song in the Red-winged Blackbird. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10 : 29-38.
- BRUMM (H.) & SLATER (P.J.B.) 2006.– Ambient noise, motor fatigue and serial redundancy in Chaffinch

- song. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 60: 475-481. Doi: 10.2307/25063839
- BUCHANAN (K.L.) & CATCHPOLE (C.K.) 1997.– Female choice in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 521-526.
 - CATCHPOLE (C.K.) & SLATER (P.J.B.) 2008.– *Bird Song - Biological Themes and Variations*. Cambridge Univ. Press, London.
 - CHAIKEN (M.) & BÖHNER (J.) 2007.– Song learning after isolation in the open-ended learner the European Starling: dissociation of imitation and syntactic development. *Condor*, 109: 968-976.
 - CHAPPUIS (C.) 2000.– *Oiseaux d'Afrique / African bird sounds*. SEOF, Paris et la British Library, London.
 - CHARRON (F.), DEROUSSIN (F.) & MÉRINO (P.) 2004.– *Le chant de l'herbe*. La Salamandre, Neuchâtel.
 - CHIRON (D.) 2017.– Range extension of the Blue-throat *Luscinia svecica namnetum* towards intensive farming habitats in Central western France. *Alauda*, 85: 83-91.
 - COMOLET-TIRMAN (J.) 1994.– Le chant imitatif du Rougequeue à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*): une étude en forêt de Fontainebleau, Seine-et-Marne, France. *Nos Oiseaux*, 42: 267-277.
 - CONSTANTINE (M.) 2006.– *The sound approach to birding. A guide to understanding bird sound*. The Sound Approach, Poole.
 - CRAMP (S.) 1988.– *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic* (Vol. V). Oxford Univ. Press, Oxford, New York.
 - DAGNELIE (P.) 2013.– *Statistique théorique et appliquée. 1. Statistique descriptive et bases de l'inférence statistique*. De Boeck Supérieur s.a., Bruxelles.
 - DAROLOVA (A.), KRISTOFIK (J.), HOI (H.) & WINK (M.) 2012.– Song complexity in male marsh warblers: does it reflect male quality? *J. Ornithol.*, 153: 431-439. Doi: 10.1007/s10336-011-0759-1
 - de HOOG (W.) & de HOOG (E.) 1980.– *De zang der vogels. De Wielewaal, Schelde-Leie*.
 - DEROUSSIN (F.), COATMEUR (J.) & FAUCHEUX (P.) 1996.– *Guide sonore du naturaliste: les Batraciens*. K7 CPN b 96, Boul-t-aux-Bois.
 - DOWSETT-LEMAIRE (F.) 1979.– The imitative range of the song of the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds. *Ibis*, 121: 453-468.
 - DOWSETT-LEMAIRE (F.) 1981.– Eco-ethological aspects of breeding in the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, 35: 437-491.
 - DRAGANOIU (T.I.), NAGLE (L.) & KREUTZER (M.) 2002.– Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269: 2525-2531. Doi: 10.1098/rspb.2002.2192
 - DUBOIS (P.-J.), LE MARÉCHAL (P.), OLIOSSO (G.) & YÉSOU (P.) 2008.– *Nouvel inventaire des oiseaux de France*. Delachaux & Niestlé, Paris.
 - ÉRARD (C.) 1990.– *Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves: Muscipapinae) du Nord-Est du Gabon*. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Zoologie*, Tome 146. 233 p.
 - FÄGERSTRÖM (C.) 2021.– Lund Museum of Zoology - Insect collections (MZLU). Version 367.718. Lund Museum of Zoology. Occurrence dataset. Doi.org/10.15468/dahk2a
 - FALLS (J.B.) 1982.– Individual recognition by sounds in birds. In KROODSMA (D.E.) & MILLER (E.H.) (eds). *Acoustic communication in birds* (Vol. 2.), pp. 237-278. Academic Press, New York.
 - FRY (C.H.), KEITH (S.) & URBAN (E.K.) 1988.– *The birds of Africa*. Academic Press, London.
 - GAILLY (P.) 1982.– Le Bruant des roseaux (*Emberiza schoeniclus* L.): description d'un système de reconnaissance individuelle. *Aves*, 19: 13-31.
 - GARCÍA (J.), LAIOLO (P.) & SUÁREZ-SEOANE (S.) 2023.– Song complexity is associated with habitat quality in an upland passerine. *Ibis*. Doi: 10.1111/ibi.13257.
 - GENTNER (T.Q.) & HULSE (S.H.) 2000.– Female European starling preference and choice for variation in conspecific song. *Anim. Behav.*, 59: 443-458. Doi: 10.1006/anbe.1999.1313
 - GÉROUDET (P.) & CUISIN (M.) 1998.– *Les Passereaux d'Europe* (Vol. 1). Delachaux & Niestlé, Lausanne.
 - GIL (D.) & GAHR (M.) 2002.– The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends Ecol. Evol.*, 17: 133-141. Doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02410-2
 - GLUTZ VON BLOTZHEIM (U.N.) & BAUER (K.M.) 1988.– *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, vol. 11/1. AULA-Verlag GmbH.
 - GOLLER (M.) 2020.– *Functions of vocal mimicry in the complex song of the European starling Sturnus vulgaris*. Dissertations and Theses in Biological Sciences. 109. digitalcommons.unl.edu/biosci_diss/109
 - GOLLER (F.) & RIEDE (T.) 2013.– Integrative physiology of fundamental frequency control in birds. *J. Physiology. Paris*, 107: 230-242.
 - GOLLER (M.) & SHIZUKA (D.) 2018.– Evolutionary origins of vocal mimicry in songbirds. *Evolution Letters*, 2: 417-426. Doi: 10.1002/evl3.62
 - GOROCHOV (A.V.) & LLORENTE (V.) 2001.– Estudio taxonómico preliminar de los Grylloidea de España (*Insecta, Orthoptera*). *Graellsia*, 57: 95-139.
 - HALFWERK (W.) & SLABBEKOORN (H.) 2009.– A behavioural mechanism explaining noise-dependent frequency use in urban birdsong. *Anim. Behav.*, 78: 1301-1307. Doi: 10.1016/j.anbehav.2009.09.015
 - HANSEN (P.) 1981.– Coordinated singing in neighbouring Yellowhammers (*Emberiza citrinella*). *Natura Jutlandica*, 19: 131-138.

- HEALY (S.D.) & ROWE (C.) 2007.– A critique of comparative studies of brain size. *Proc. R. Soc. B*, 274: 453-464. *Doi*:10.1098/rspb.2006.3748
- ISSA (N.) & MULLER (Y.) 2015.– *Atlas des Oiseaux Nicheurs de France métropolitaine, nidification et présence hivernale*. Delachaux & Niestlé S.A., Lausanne.
- JACOB (J.-P.), DEHEM (C.), BURNEL (A.), DAMBIERMONT (J.-L.), FASOL (M.), KINET (T.), VAN DER ELST (D.) & PAQUET (J.-Y.) 2010.– *L'Atlas des Oiseaux Nicheurs de Wallonie 2001-2007*. Aves & DEMNA, Gembloux.
- JOUVENTIN (P.), AUBIN (T.) & SEARBY (A.) 2002.– Le Manchot, fantaisie de la nature ou modèle de communication. *Pour la Science*, 34: 84-89.
- KEITH (S.), URBAN (E.K.) & FRY (C.H.) 1992.– *The birds of Africa* (Vol.4). Academic Press, London.
- KELLEY (L.A.), COE (R.L.), MADDEN (J.R.) & HEALY (S.D.) 2008.– Vocal mimicry in songbirds. *Anim. Behav.*, 76: 521-528. *Doi*:10.1016/j.anbehav.2008.04.012
- KEULEN (C.) 1983.– Étude comparative du chant imitatif de quelques oiseaux des marais: Gorgebleue à miroir blanc (*Cyanosylvia svecica cyaneula* Meisner), Phragmite des joncs (*Acrocephalus schoenobaenus* L.) et Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus* Hermann). État de la recherche. *Cahiers d'Éthologie appliquée*, 3: 165-189.
- KREUTZER (M.), VALLET (E.) & NAGEL (L.) 1994.– Sexual responsiveness of female canaries to song bout organization. *Behaviour*, 129: 31-43.
- LEHONGRE (K.), AUBIN (A.), ROBIN (S.) & DEL NEGRO (C.) 2008.– Individual signature in Canary songs: contribution of multiple levels of song structure. *Ethology*, 114: 425-435. *Doi.org*/10.1111/j.1439-0310.2008.01486.x
- LEIPP, (E.) 1996.– *Acoustique et musique*. Masson, Paris.
- LEITAO (A.), TEN CATE (C.) & RIEBEL (K.) 2006.– Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers. *Anim. Behav.*, 71: 1289-296. *Doi*:10.1016/j.anbehav.2005.08.008
- LEMAIRE (F.) 1974.– Le chant de la Rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*): étendue du répertoire imitatif, construction rythmique et musicalité. *Le Gerfaut*, 64: 3-28.
- LEMAIRE (F.) 1975.– Le chant de la Rousserolle verderolle (*Acrocephalus palustris*): fidélité des imitations et relations avec les espèces imitées et avec les congénères. *Gerfaut*, 65: 3-28.
- LEMON (R.E.) 1975.– How birds develop song dialects. *Condor*, 77: 385-406.
- LEROY (Y.) 1979.– L'évolution du monde sonore animal. *Pour la Science*, 18: 130-141.
- LEROY (Y.) 1993.– *L'univers sonore animal*. Dunod, Paris.
- LEROY (Y.) 2002.– L'univers sonore animal. *Pour la Science*, 34: 6-9.



Gorgebleue à miroir blanc. *Bluethroat*
(Amay, Photo: Charly FARINELLE).

- LIPPENS (L.) & WILLE (H.) 1976.– *Les oiseaux du Zaïre*. Lannoo, Tielt.
- MARLER (P.) 1997.– Three models of song learning: evidence from behavior. *J. Neurobiology*, 33: 501-516. *PMID*: 9369456
- MARTEN (K.) & MARLER (P.) 1977.– Sound-transmission and its significance for animal vocalization. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2: 271-290.
- MATHEVON (N.) & AUBIN (T.) 2002.– Les oiseaux, des maîtres chanteurs sous la loi du milieu. *Pour la Science*, 34: 76-81.
- METZMACHER (M.) 2005.– Le Roitelet huppé, un petit virtuose. In *Sonatura*, CD 4, Saint-Piat.
- METZMACHER (M.) 2008.– Les Grillons, muses de la Gorgebleue à miroir blanc *Luscinia svecica cyaneula*? *Parcs et Réserves*, 63: 17-19. <http://hdl.handle.net/2268/162545>
- METZMACHER (M.) 2016.– Imitations et transmission culturelle dans le chant du Pinson des arbres *Fringilla coelebs*? *Alauda*, 84: 203-220. <http://hdl.handle.net/2268/204048>
- METZMACHER (M.) 2020.– *La Rousserolle verderolle*. In *Voyage au fil des saisons*. *Sonatura*, CD 16, Saint-Piat.
- METZMACHER (M.), CHARRON (F.) & VERHAEGEN (J.P.) 1997.– *Our Virtuosos*. Études & Environnement asbl, Flémalle.
- MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. <https://sonotheque.mnhn.fr/sounds/mnhn/>
- MOREL (G.) & ROUX (F.) 1962.– Données nouvelles sur l'avifaune du Sénégal. *ORFO.*, 32: 28-56.
- MOREL (G.) & ROUX (F.) 1966.– Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. II. Passereaux et synthèse générale. *Terre et Vie*: 143-176.
- MOORE (J.M.), SZÉKELY (T.), BÜKI (J.), & DEVOOGD (T.J.) 2011.– Motor pathway convergence predicts syllable

- ble repertoire size in oscine birds. *PNAS*, 108: 16440-16445. [Doi:10.1073/pnas.1102071108](https://doi.org/10.1073/pnas.1102071108)
- MOUNTJOY (D.) & LEMON (R.) 1996.– Female choice for complex song in the European starling: a field experiment. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 65-71. [Doi.org/10.1007/s002650050218](https://doi.org/10.1007/s002650050218)
 - NAGUIB (M.), SCHMIDT (R.), SPRAU (P.), ROTH (T.), FLÖRCKE (C.) & AMRHEIN (V.) 2008.– The ecology of vocal signaling: male spacing and communication distance of different song traits in nightingales. *Behav. Ecol.*, 19: 1034-1040. [Doi.org/10.1093/beheco/arn065](https://doi.org/10.1093/beheco/arn065)
 - NICHOLSON (J.S.), BUCHANAN (K.L.), MARSHALL (R.C.) & CATCHPOLE (C.K.) 2007.– Song sharing and repertoire size in the Sedge Warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: changes within and between years. *Anim. Behav.*, 74: 1585-1592.
 - NORDBY (J.C.), CAMPBELL (S.E.) & BEECHER (M.D.) 2007.– Selective attrition and individual song repertoire development in song sparrows. *Anim. Behav.*, 74: 1413-1418. [Doi: 10.1016/j.anbehav.2007.02.008](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.02.008)
 - NOTTEBOHM, F. (1972).– The origins of vocal learning. *American Naturalist*, 106: 116-140.
 - NOWICKI (S.) & SEARCY (W.A.) 2005.– Song and mate choice in birds: how the development of behavior helps us understand function. *Auk*, 122: 1-14. [Doi.org/10.1642/0004-8038\(2005\)122\[001:SAMCIB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2005)122[001:SAMCIB]2.0.CO;2)
 - ODÉ (B.), KLEUKERS (R.), FORBICIONI (L.), MASSA (B.), ROESTI (C.), BOITIER (E.) & BRAUD (Y.) 2011.– In search of the most mysterious orthopteran of Europe: the Reed cricket *Natulaaverni* (Orthoptera: Gryllidae). *Articulata*, 26: 51-65.
 - ROTHENBERG (D.), ROESKE (T.R.), VOSS (H.U.), NAGUIB (M.) & TCHERNICHOVSKI (O.) 2014.– Investigation of musicality in birdsong. *Hear Res.*, 308: 71-83. [Doi: 10.1016/j.heares.2013.08.016](https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.08.016)
 - SARDET (E.), ROESTI (Ch.) & BRAUD (Y.) 2015.– *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze.
 - SCHMIDT (E.) 1988.– *Das Blaukehlchen Luscinia svecica*. Die Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg Lutherstadt.
 - SERLE (W.) & MOREL (G.J.) 1979.– *Les oiseaux de l'ouest africain*. Delachaux & Niestlé S.A., Lausanne.
 - SICAUD (J.L.) 2004.– Gorgebleue à miroir roux. In *Sonatura*, CD 0, Charenton-le-Pont.
 - SLATER, (P.J.B.) & INCE (S.A.) 1982.– Song development in Chaffinches: what is learnt and when? *Ibis*, 124: 21-26.
 - SUTHERS (R.A.) 1997.– Peripheral control and lateralization of birdsong. *J. Neurobiol.*, 33: 632-652.
 - SUTHERS (R.A.) 2004.– How birds sing and why it matters. In MARLER (P.), SLABBEKOORN (H.) (eds), *Nature's Music: The Science of Birdsong.*, pp. 272-295. Elsevier Academic Press, San Diego, CA.
 - SUTHERS (R.A.) & GOLLER (F.) 1997.– Motor correlates of vocal diversity in songbirds. In NOLAN (Jr. E.), KETTERSON (E.), THOMPSON (C.F.) (eds), *Current Ornithology* (Vol. 14), pp 235-288. Plenum Press, New York.
 - SUTHERS (R.A.), VALLET (E.) & KREUTZER (M.) 2012.– Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. *J. Exp. Biol.*, 215: 2950-2959.
 - THIELCKE (G.) 1976.– *Birds Sounds*. Ann Arbor, University of Michigan Press.
 - THORPE (W.H.) 1969.– The significance of vocal imitation in animals with special reference to birds. *Acta Biol. Exp.*, 29: 251-269.
 - VALLET (E.) & KREUTZER (M.) 1995.– Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Anim. Behav.*, 49: 1603-1610. [Doi: 10.1016/0003-3472\(95\)90082-9](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90082-9)
 - VALLET (E.), BEME (I.) & KREUTZER (M.) 1998.– Two-note syllables in Canary songs elicit high levels of sexual display. *Anim. Behav.*, 55: 291-297. [Doi:10.1006/anbe.1997.0631](https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0631)
 - VERROKEN (D.) 2003.– Nidification de la Gorgebleue à miroir blanc (*Luscinia svecica*) dans le nord du Hainaut occidental et son évolution en Belgique. *Aves*, 39: 23-29.
 - VIRET (J.) 1996.– Rythme In Honegger (M.) (ed.), *Connaissance de la Musique*, pp 917-924. Les Savoirs Bordas, Poitiers.
 - VARGAS-CASTRO (L.E.), SANCHEZ (N.V.) & BARRANTES (G.) 2015.– Song plasticity over time and vocal learning in clay-colored thrushes. *Anim. Cogn.*, 18: 1113-1123. [Doi: 10.1007/s10071-015-0883-z](https://doi.org/10.1007/s10071-015-0883-z)
 - WALLSCHLÄGER (D.) 1978.– Imitationsleistungen eines Blaukehlchen, *Luscinia svecica* (L.). *Mitt. Zooll. Mus., Berlin* 54 (Suppl.), *Ann. Orn.*, 2: 173-181.
 - WESTNEAT (M.W.), LONG JR (J.H.), HOESE (W.) & NOWICKI (S.) 1993.– Kinematics of birdsong: functional correlation of cranial movements and acoustic features in sparrows. *J. exp. Biol.*, 182: 147-171. [PMID: 8228778](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8228778/)
 - WILEY (R.H.) & RICHARDS (D.B.) 1982.– Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In KROODSMA (D.E.) & MILLER (E.H.) (eds), *Acoustic communication in birds* (Vol.1), pp 131-181. Academic Press, New York.
 - ZIPPLE (M.N.), NOWICKI (S.), SEARCY (W.A.) & PETERS (S.) 2019.– Full life course analysis of birdsong reveals maturation and senescence of highly repeatable song characteristics. *Behav. Ecology*, 30: 1761-1768. [Doi:10.1093/beheco/arz146](https://doi.org/10.1093/beheco/arz146)