



HAL
open science

Apport de la bioacoustique à la systématique des oiseaux chanteurs : discussion à partir d'exemples chez les grimpereaux, merles dyals et gobemouches

Jacques Comolet-Tirman

► **To cite this version:**

Jacques Comolet-Tirman. Apport de la bioacoustique à la systématique des oiseaux chanteurs : discussion à partir d'exemples chez les grimpereaux, merles dyals et gobemouches. *Naturae*, 2020, 11, pp.165-184. mnhn-04172429

HAL Id: mnhn-04172429

<https://mnhn.hal.science/mnhn-04172429v1>

Submitted on 27 Jul 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Apport de la bioacoustique à la systématique des oiseaux chanteurs : discussion à partir d'exemples chez les grimpereaux, merles dyals et gobemouches

Jacques COMOLET-TIRMAN



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colesbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Gobemouche gris *Muscicapa striata striata* (Pallas, 1764). Crédit photo: Jean-Philippe Siblet.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:
Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2020
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Apport de la bioacoustique à la systématique des oiseaux chanteurs : discussion à partir d'exemples chez les grimpereaux, merles dyals et gobemouches

Jacques **COMOLET-TIRMAN**

UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN),
57 rue Cuvier, boîte postale 41, F-75231 Paris cedex 05 (France)
jacques.comolet-tirman@ofb.gouv.fr

Soumis le 18 décembre 2019 | Accepté le 20 mai 2020 | Publié le 28 octobre 2020

Comolet-Tirman J. 2020. — Apport de la bioacoustique à la systématique des oiseaux chanteurs : discussion à partir d'exemples chez les grimpereaux, merles dyals et gobemouches. *Naturae* 2020 (11): 165-184. <https://doi.org/10.5852/naturae2020a11>

RÉSUMÉ

Cet article fait le point sur les possibilités d'utilisation des critères acoustiques en taxonomie des passereaux, en complément des critères morphologiques et moléculaires. Le premier exemple fait référence au Grimpereau des bois *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758 et au Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla* C. L. Brehm, 1820, deux espèces distinguées de longue date mais dont les caractéristiques vocales ont récemment été quantifiées selon une approche standardisée basée sur la statistique d de Cohen. Un deuxième exemple est consacré au Merle dyal des Philippines *Copsychus mindanensis* (Boddaert, 1783) récemment séparé du Merle dyal *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758) sur la base de divers critères parmi lesquels les différences de vocalisations. Le troisième exemple détaille les études en cours sur le Gobemouche gris *Muscicapa striata* (Pallas, 1764) ainsi que les formes de gobemouches insulaires *tyrrhenica* et *balearica* considérées précédemment comme ses sous-espèces sous les noms *M. striata tyrrhenica* Schiebel, 1910 et *M. striata balearica* von Jordans, 1913 et dont la taxonomie fait encore l'objet de débats : l'auteur tente d'évaluer les différences vocales entre ces trois taxons selon la même approche standardisée. Les chants nuptiaux et territoriaux ont été analysés séparément. Parmi les résultats, les différences entre *striata* et *tyrrhenica* sont qualifiées d'exceptionnelles pour au moins deux caractères.

MOTS CLÉS
Passereaux,
chant,
Certhia,
Copsychus,
Muscicapa,
systématique,
critères de Tobias.

ABSTRACT

Contribution of bioacoustics to the systematics of songbirds: discussion based on examples from the Treecreepers, Magpie-robins and Flycatchers

This article reviews the possibilities of using acoustic criteria in passerine taxonomy, in addition to morphological and molecular criteria. The first example refers to the Eurasian Treecreeper *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758 and the Short-toed Treecreeper *Certhia brachydactyla* C. L. Brehm, 1820, two long-standing distinguished species whose vocal characteristics have recently been quantified using a standardized approach. A second example is devoted to the Philippine Magpie-Robin *Copsychus mindanensis* (Boddaert, 1783), which was recently separated from the Oriental Magpie-Robin *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758) on the basis of various criteria, including vocalization differences. The third example details the ongoing studies on the Spotted Flycatcher *Muscicapa striata* (Pallas, 1764) and the Mediterranean taxa *tyrrhenica* and *balearica* previously known as its subspecies under the names *M. striata tyrrhenica* Schiebel, 1910 and *M. striata balearica* von Jordans, 1913 and whose taxonomy is still under discussion: the author attempts to assess the vocal differences between these three taxa using the same standardized approach applied to spectral measures (maximum, minimum

KEY WORDS

Passerines,
song,
Certhia,
Copsychus,
Muscicapa,
systematics,
Tobias criteria.

and peak frequencies, bandwidth). Nuptial songs and territorial songs have been analysed separately, with emphasis on nuptial songs for which Cohen's d statistics have been calculated for each pair of taxa and for each character. However no attempt at calculating Cohen's statistics for minimum frequency has been made due to limitations in the data set (very faint flycatcher sounds are often difficult to identify when similar frequencies occur in the background noise). No analysis of temporal measurements has been made, but the presence of abrupt frequency changes has been added as an additional character, shared by *balearica* and *tyrrhenica*. Among the results are the differences between *striata* and *tyrrhenica*, which are described as exceptional for at least two characters (maximum frequency and peak frequency).

De nombreuses découvertes restent à faire en bioacoustique. « Les sons animaux, qu'ils soient audibles ou non, les organes qui les produisent et ceux qui les reçoivent sont loin d'être tous décrits » (Sueur & Boistel 1998). Certains sons émis à des fréquences peu ou pas audibles pour notre oreille pourraient faire partie des sons non décrits.

PROUESSES VOCALES ET AUDITIVES

Dans le meilleur des cas, l'oreille humaine est sensible aux sons dont les fréquences sont comprises entre 20 et 20 000 Hz. L'acuité auditive des Oiseaux serait du même ordre de grandeur mais un pouvoir de résolution temporelle nettement supérieur leur permettrait d'entendre avec une grande précision la fine structure temporelle de certains sons que nous ne percevons que de manière très imparfaite. Ainsi une part importante de certaines informations contenues dans les vocalisations des oiseaux pourrait nous être inaccessible (Dooling & Prior 2017).

De même, l'appréciation du caractère musical du chant d'un oiseau par l'oreille humaine est limitée. Le chant du Serin cini *Serinus serinus* (Linnaeus, 1766) décrit comme un « babil très soutenu et pressé, cliquetant, grinçant » (Peterson *et al.* 1971) paraît beaucoup plus mélodieux si on l'analyse à vitesse réduite, ce qui met en évidence des subtilités inattendues et un phrasé mélodieux proche de celui d'une fauvette *Sylvia* sp. Sur son site internet (<http://www.whybirdssing.com>, dernière consultation le 19 août 2020), David Rothenberg illustre la musicalité du chant des oiseaux avec l'exemple des grives américaines *Catharus guttatus* (Pallas, 1811) (Grive solitaire) et *Catharus fuscescens* (Stephens, 1817) (Grive fauve). Leur chant est proposé à vitesse normale mais aussi à vitesse réduite, ce qui permet de mieux en apprécier l'intérêt musical. « Certains chants d'oiseaux familiers deviennent alors des phrases de toute beauté, certaines nuances subtiles devenant perceptibles ».

EXEMPLE D'UTILISATION DES VOCALISATIONS EN TAXONOMIE : LES CRITÈRES DE TOBIAS

Quelle que soit leur musicalité, les vocalisations des Oiseaux peuvent s'avérer d'une importance cruciale dans le cadre des études taxonomiques. Dans le but de confirmer ou au contraire

d'infirmar la validité du traitement comme espèces distinctes de certaines formes proches, Tobias (Tobias *et al.* 2010) a introduit une approche par critères (dits critères de Tobias) en incluant les vocalisations à côté d'autres paramètres biométriques ou de plumage. Il a cherché à quantifier les divergences vocales en analysant les chants d'une cinquantaine de paires d'espèces de passereaux et apparentés. Il s'est concentré sur les chants plutôt que sur les notes d'appel, car les chants ont tendance à influencer le choix du partenaire et ils jouent donc un rôle dans l'isolement reproductif des oiseaux.

Les enregistrements de chants ont été compilés à partir de diverses archives sonores. La structure du chant a ensuite été quantifiée à l'aide de diverses mesures temporelles et spectrales (sept paramètres principaux). Au cas par cas, d'autres caractères mesurables ont été aussi inclus (changement de rythme ou de fréquence, intervalle inter-notes, etc.). Lors de l'évaluation de la divergence des chants, seules des vocalisations analogues ont été comparées (il ne serait pas approprié de comparer le chant d'une espèce à un type de cri de l'autre espèce; des difficultés peuvent être rencontrées lors de l'examen d'espèces chez lesquelles plusieurs types de chants ont été décrits, comme c'est le cas pour la Mésange boréale *Poecile montanus* (Conrad, 1827)).

LES CRITÈRES DE TOBIAS ET LA STATISTIQUE D DE COHEN

La statistique de Cohen utilisée par Tobias *et al.* (2010) est une méthode complémentaire des tests statistiques classiques qui permettent de tester une hypothèse nulle pour un seuil donné de significativité. La statistique de Cohen ne repose pas sur un test mais permet de catégoriser la différence entre deux moyennes : pas de différence; faible; majeure; exceptionnelle, etc. Le lecteur trouvera tous les détails (formule mathématique, comment les seuils ont été fixés) dans Tobias *et al.* (2010).

Parmi les résultats, citons à titre d'exemple la divergence vocale entre les deux espèces européennes de grimpeaux, le Grimpereau des bois *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758 (Fig. 1) et le Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla* C. L. Brehm, 1820, qui est qualifiée de majeure ($d > 5$) selon Tobias *et al.* (2010), en particulier du fait de deux paramètres (durée moyenne d'une phrase et fréquence minimale émise au cours d'une phrase) comme le résume le Tableau 1.



FIG. 1. — Les plumages des deux grimpeaux sont très similaires mais leurs chants diffèrent de façon marquée. Grimpeau des bois *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758. Crédit photo : F. Jiguet.

Les chants de ces deux espèces utilisent des fréquences relativement élevées qui dépassent le plus souvent 5 kHz, nécessitant l'utilisation d'une échelle appropriée (0 à 8, voire 0 à 10 kHz) lors de l'élaboration de sonagrammes.

Comme l'illustrent ces sonagrammes, une phrase de chant comporte un plus grand nombre de notes chez *familiaris* (Fig. 2 : près d'une vingtaine, contre environ une demi-douzaine chez l'autre espèce), d'où une durée de phrase supérieure (2,8 s contre à peine 1,2 s). Les fréquences minimales sont un peu plus basses chez *familiaris*, passant en-dessous des 5 kHz. On pourrait ajouter que la phrase est globalement descendante chez *familiaris*, alors qu'elle est clairement montante, semblant interrogative, chez *brachydactyla* (Fig. 3). Cette approche trouve cependant ses limites du fait de cas bien documentés de chanteurs mixtes qui tendent à reprendre par imitation le chant de l'espèce jumelle.

UNE APPLICATION À LARGE ÉCHELLE DES CRITÈRES DE TOBIAS

Dans le cadre d'un ouvrage récent recensant les espèces d'oiseaux du monde entier (Del Hoyo & Collar 2016), l'analyse quantitative des vocalisations a été pour la première fois introduite comme élément central du processus décisionnel taxonomique, en appliquant les critères de Tobias. Le but recherché était de réaliser un bilan aussi équitable que possible des caractères (biométrie, chant, plumage).

TABEAU 1. — Tableau comparatif des chants de *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758 et de *Certhia brachydactyla* C. L. Brehm, 1820 donnant les valeurs moyennes des principaux paramètres (d'après Tobias *et al.* 2010).

Principaux paramètres	<i>Certhia familiaris</i> n = 3	<i>Certhia brachydactyla</i> n = 4	Statistique d de Cohen
Durée	2,424 s ± 0,371	1,052 s ± 0,184	-5
Nombre de notes	16,083 ± 5,282	5,75 ± 0,957	-3,02
Rythme d'émission	6,511 notes/s ± 1,329	5,537 notes/s ± 0,995	-0,85
Fréquence minimale	3,059 kHz ± 0,125	4,569 kHz ± 0,242	7,42
Fréquence maximale	8,129 kHz ± 0,417	7,671 kHz ± 0,254	-1,39
Fréquence dominante	5,951 kHz ± 0,594	5,413 kHz ± 0,623	-0,88
Étendue	5,07 kHz ± 0,538	3,103 kHz ± 0,356	-4,5

Dans plusieurs douzaines de cas, l'évaluation de la voix a été décisive pour décider s'il fallait élever les taxons au rang d'espèce. À titre d'exemple le Merle dyal des Philippines *Copsychus mindanensis* (Boddaert, 1783) (aussi appelé Shama des Philippines) a été séparé du Merle dyal *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758) (aussi appelé Shama dayal, Figs 4 et 5) sur la base de divers critères dont les vocalisations. Les résultats résumés de ces évaluations figurent dans l'ouvrage, et les résultats détaillés ont été mis à disposition ultérieurement sur internet (Boesman 2016).

Les chants de ces deux espèces utilisent des fréquences plus graves que celles des grimpeaux, de sorte qu'une échelle 0 à 6 kHz peut convenir pour l'édition des sonagrammes. Le chant du Merle dyal des Philippines (Fig. 6) est caractérisé par des phrases plus longues et moins clairement délimitées. Les notes sont dans l'ensemble plus graves, ne dépassant pas 5 kHz, et la gamme de fréquence est réduite (selon Boesman [2016], « All stay below 5 kHz and have a rather narrow frequency range »). Sur le sonagramme, un insecte stridule entre 3 et 4 s alors que l'oiseau émet des notes plutôt graves.

ÉVALUATION DES DIVERGENCES VOCALES CHEZ LES GOBEMOUCHES *MUSCICAPA*

Le Gobemouche gris *Muscicapa striata* (Pallas, 1764) est un petit Passereau insectivore largement répandu à travers l'Europe. Plusieurs sous-espèces ont été décrites notamment dans les îles méditerranéennes. L'élévation au rang d'espèce des formes insulaires du Gobemouche gris sous le nom de *Muscicapa tyrrhenica* a récemment été proposée (Pons *et al.* 2016, 2017) et acceptée par certaines autorités taxonomiques.

Cependant Del Hoyo & Collar (2016) n'ont pas retenu cette proposition du fait de différences morphologiques peu prononcées et de différences vocales non quantifiées à l'époque, faute d'étude acoustique dédiée.

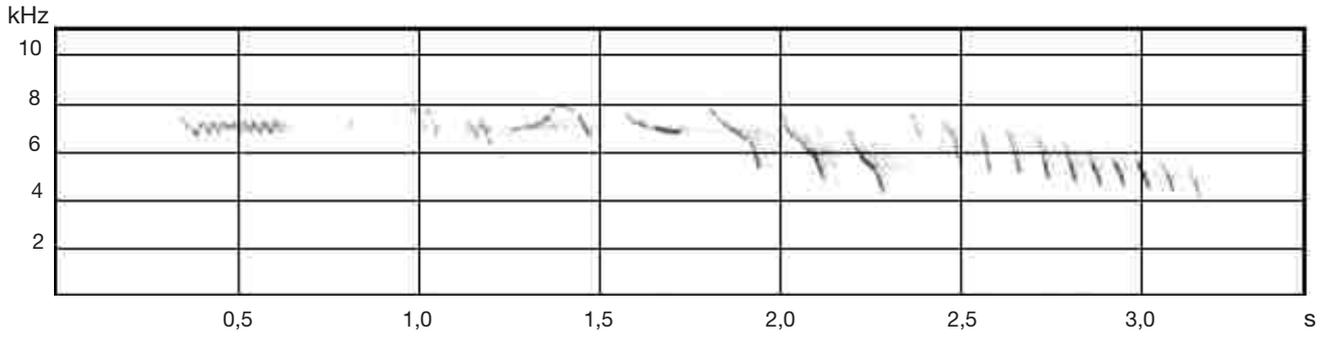


FIG. 2. — Une phrase de chant de Grimpereau des bois *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758, Forêt de Compiègne, Oise, France, enregistrement de J. Comolet-Tirman (mai 1992). Son MNHN n° MNHN-SO-2020-621.

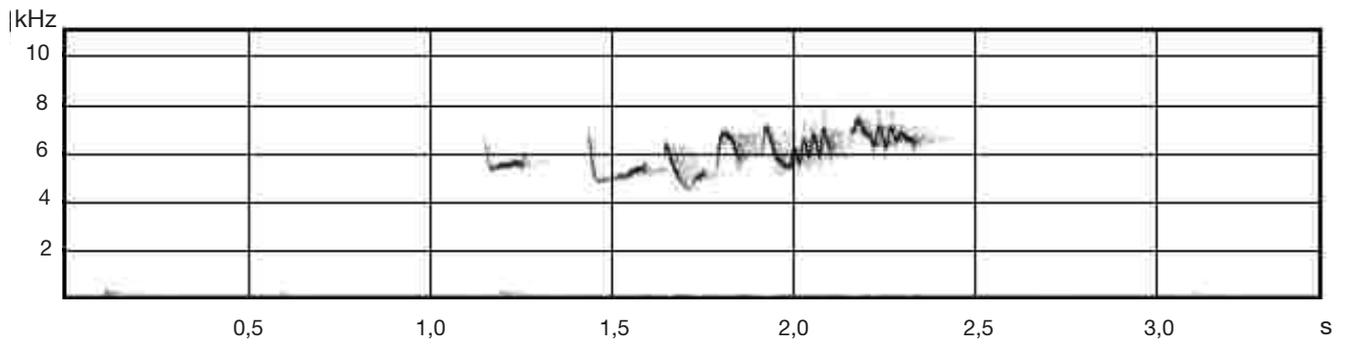


FIG. 3. — Une phrase de chant de Grimpereau des jardins *Certhia brachydactyla* C. L. Brehm, 1820, Forêt de Fontainebleau, Seine-et-Marne, France, enregistrement de J. Comolet-Tirman (mai 1989). Son MNHN n° MNHN-SO-2020-622.



FIG. 4. — Merle d'yal *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758), Cambodge, juillet 2015. crédit photo : J. Comolet-Tirman.

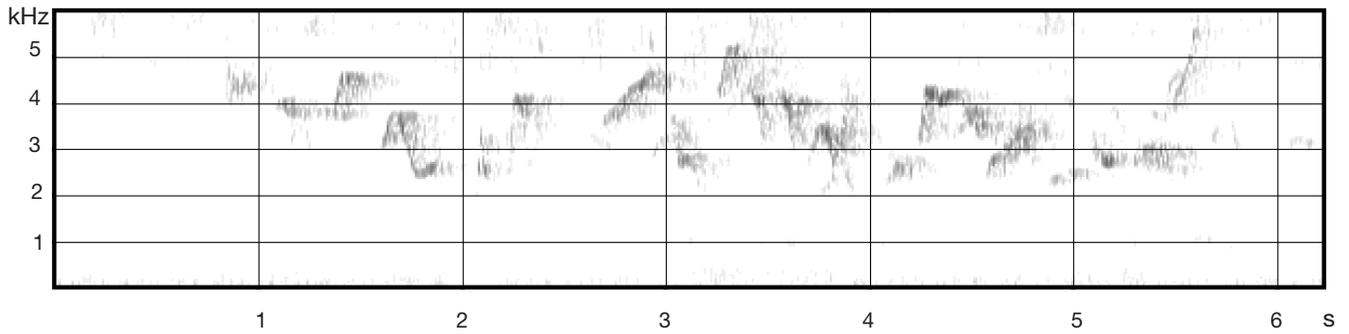


FIG. 5. — Une phrase de chant de Merle dyal *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758), Malaisie, enregistrement de J. Comolet-Tirman (juin 2006). Son MNHN n° MNHN-SO-2020-623.

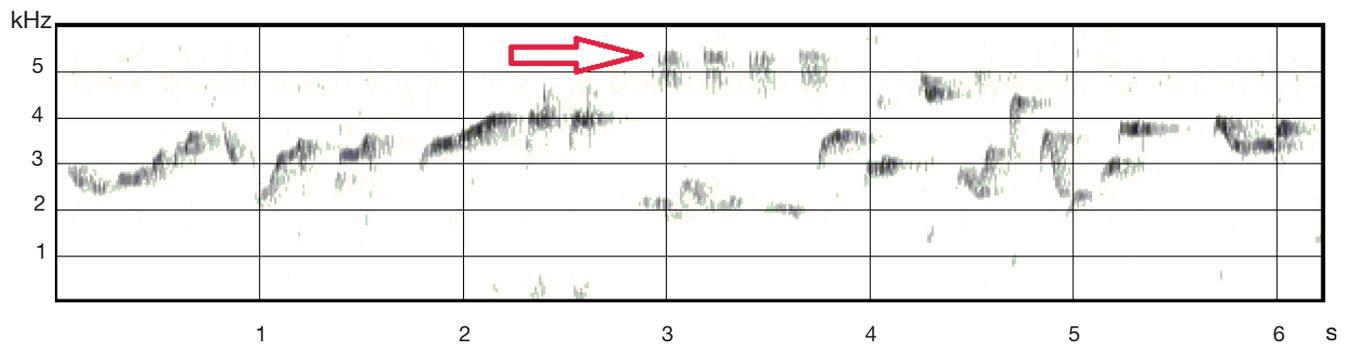


FIG. 6. — Chant de Merle dyal des Philippines *Copsychus mindanensis* (Boddaert, 1783), Leyte (Philippines), enregistrement de J. Comolet-Tirman (mars 2011). Les quatre motifs signalés par la flèche ne font pas partie du chant de l'oiseau (stridulation d'insecte). Son MNHN n° MNHN-SO-2020-624.

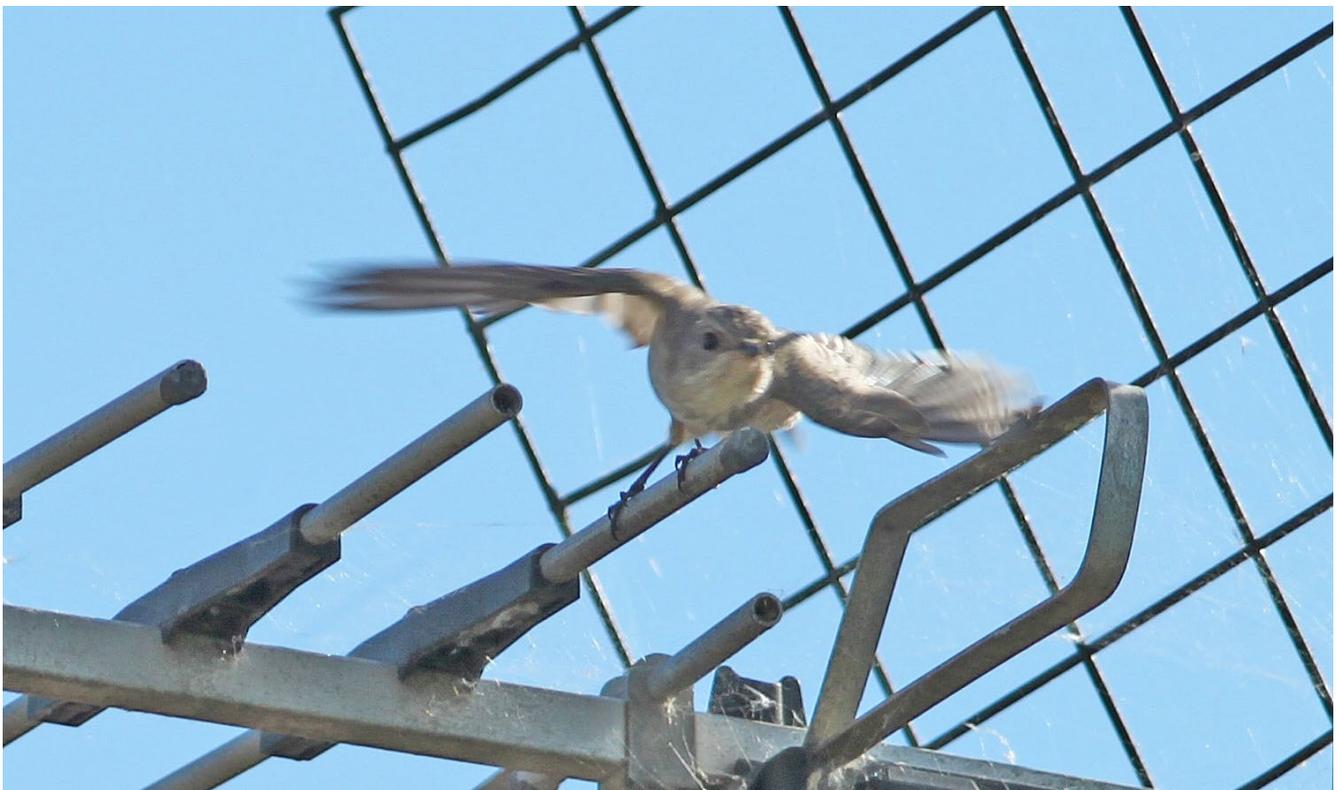


FIG. 7. — Gobemouche méditerranéen *Muscicapa tyrrenica tyrrenica*, Aleria (Haute-Corse), mai 2017. Crédit photo : J. Comolet-Tirman.

TABLEAU 2. — Tableau comparatif des chants territoriaux de trois formes de gobemouches *Muscicapa* (parmi les chants territoriaux de *tyrrhenica*, trois proviennent de Corse et un de Sardaigne). La fréquence est exprimée en kHz.

Principaux paramètres	<i>striata</i> (n = 8)	<i>balearica</i> (n = 3)	<i>tyrrhenica</i> (n = 4)
	Moy. ± écart-type	Moy. ± écart-type	Moy. ± écart-type
Fréquence minimale	3,62 ± 1,18 Min 1,8 Max 5	6,06 ± 0,11 Min 6 Max 6,2	4,88 ± 0,6 Min 4,05 Max 5,5
Fréquence maximale	9,71 ± 0,49 Min 9 Max 10,5	12,1 ± 1,83 Min 10,1 Max 13,7	18,11 ± 1,79 Min 15,8 Max 20
Fréquence dominante	7,32 ± 0,24 Min 6,84 Max 7,55	7,09 ± 0,49 Min 6,59 Max 7,58	7,14 ± 0,33 Min 6,85 Max 7,62
Étendue moyenne	6,08 ± 1,18 Min 4,5 Max 7,4	6,03 ± 1,75 Min 4,1 Max 7,5	13,22 ± 1,36 Min 11,75 Max 15
Registre habituel	6-8 parfois 9 motifs spéciaux vers 4 ou 5	6-8 brièvement jusque vers 10 à 12	6-8 brièvement jusque vers 15 à 18
Sons variant de plusieurs kHz en moins de 20 ms	Absents	Réguliers mais écarts limités	Réguliers avec écarts importants

Afin de remédier à ces lacunes de connaissance, nous avons entrepris une étude des chants des formes insulaires tout d’abord en Corse (Fig. 7 ; Comolet-Tirman 2017) puis aux Baléares (Comolet-Tirman 2018). Le nombre d’individus enregistrés au cours de cette étude est relativement faible, mais depuis d’autres enregistrements réalisés par d’autres preneurs de son ont permis de confirmer les premiers résultats et certains d’entre eux ont pu être utilisés dans les nouvelles statistiques présentées ici (la liste des références sonores est donnée en Annexe 1 et des éléments plus détaillés sur les caractéristiques des chants individuels sont donnés en Annexes 2 et 3). L’étude du contexte comportemental des émissions sonores a permis de valider leur classification en trois types principaux : cris, chants territoriaux simples, chants nuptiaux complexes et rapides (émis dans un contexte particulier d’excitation à proximité d’un site potentiel de nidification, le plus souvent en présence de la femelle). Ces vocalisations ont ensuite pu être comparées à leur équivalent chez les oiseaux continentaux, là encore avec de nouveaux enregistrements disponibles. Dans le cadre de cette étude, seuls les chants seront comparés, selon la méthode définie par Tobias. Les cris ne semblent pas différer dans l’état actuel des connaissances, bien que l’étude des cris de migration pourrait réserver des surprises (Wroza 2019).

Les chants des gobemouches sont susceptibles de contenir des notes de fréquences très élevées. En conséquence une échelle de 0 à 20 kHz a été nécessaire pour la représentation sur sonagrammes des différentes vocalisations. Les chants territoriaux sont émis sur un rythme lent qui ne semble guère différer entre les formes de gobemouches (de l’ordre de une note par seconde). Viganò (2015) a étudié le rythme d’émission des chants et n’a pas trouvé de différence significative entre *tyrrhenica* et *striata*. L’étude du rythme des chants nuptiaux des gobemouches ne sera pas abordée ici, mais d’autres paramètres du chant nuptial semblent discriminants.

La fréquence dominante émise dans les chants territoriaux (Tableau 2) ne diffère guère entre les différentes formes de

gobemouches, elle est de l’ordre de 7 kHz pour un registre habituel compris entre 6 et 8 kHz (Fig. 8). Les chants territoriaux « insulaires » diffèrent de manière assez subtile, avec l’ajout d’une sorte de signature pouvant monter dans les aigus pour atteindre les 12 kHz chez *balearica* (Fig. 9, son extrait de Chappuis 1976) et surtout 17 kHz et parfois au-delà chez *tyrrhenica* (Fig. 10). Malgré tout l’étendue du registre est très similaire entre *striata* et *balearica*, en moyenne de 6 kHz. En revanche elle s’élève à plus du double chez *tyrrhenica* (précisions sur taille de l’échantillon, moyenne et écart-type au Tableau 2).

La fréquence dominante émise dans les chants nuptiaux (Tableau 3) diffère de façon importante entre les différentes formes de gobemouches. Alors qu’elle est de 7,4 kHz chez *striata*, elle est d’environ 16,7 kHz chez *tyrrhenica* (il faut cependant noter l’existence de plusieurs crêtes de fréquence souvent presque à égalité). Une position intermédiaire est occupée par *balearica* avec 11,6 kHz. Le registre habituel couvre environ 5 kHz aussi bien chez *striata* (5 à 10 kHz) que chez *balearica* (7 à 12 kHz) mais il s’étend sur plus de 10 kHz chez *tyrrhenica* (7 à 17 voire 18 kHz). Les chants nuptiaux de *striata* (Fig. 11) et *balearica* (Fig. 12) nous ont semblé assez semblables en termes de structure mais cette appréciation est peut-être biaisée par le faible nombre d’individus enregistrés et a été discutée (Viganò *et al.* 2019). Quoi qu’il en soit, les gobemouches insulaires diffèrent fortement des continentaux par leurs fréquences nettement plus élevées. Le chant nuptial de *tyrrhenica* en particulier (Fig. 13) diffère de façon radicale en raison de la présence de nombreux sons qui chutent rapidement depuis des fréquences extrêmement élevées. En effet, alors que les gobemouches continentaux atteignent tout au plus des fréquences comprises entre 10 et 11 kHz et que ceux des Baléares atteignent voire dépassent la classe 12 à 13 kHz, les sons brefs et suraigus émis par *tyrrhenica* montent jusqu’à 18 kHz et au-delà, frôlant les 20 kHz. Ils sont sans équivalent connu dans l’univers sonore des oiseaux et il s’agit probablement de la plus haute fréquence jamais documentée à ce jour dans le chant d’un passereau.

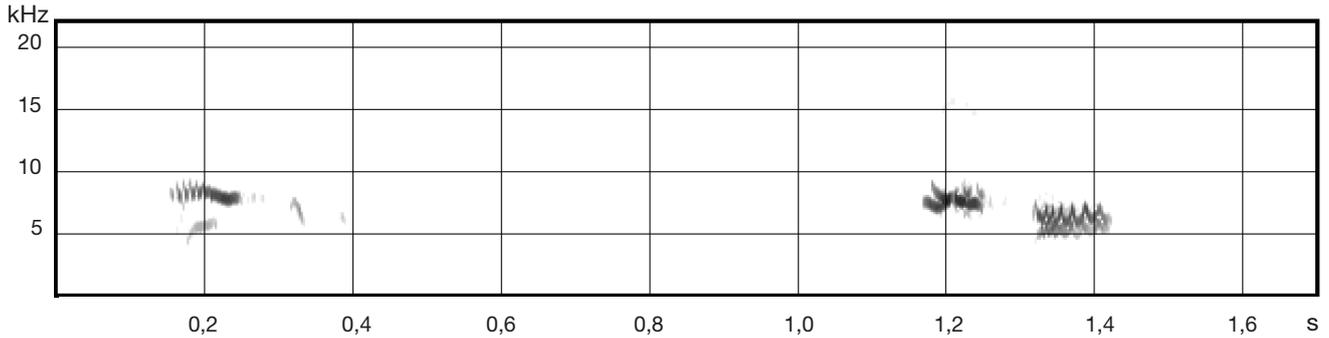


FIG. 8. — Chant territorial de Gobemouche gris *Muscicapa striata striata*, Fontainebleau (Seine-et-Marne, France), enregistrement de Julien Rochefort (mai 2013). Son MNHN n° MNHN-SO-2020-620.

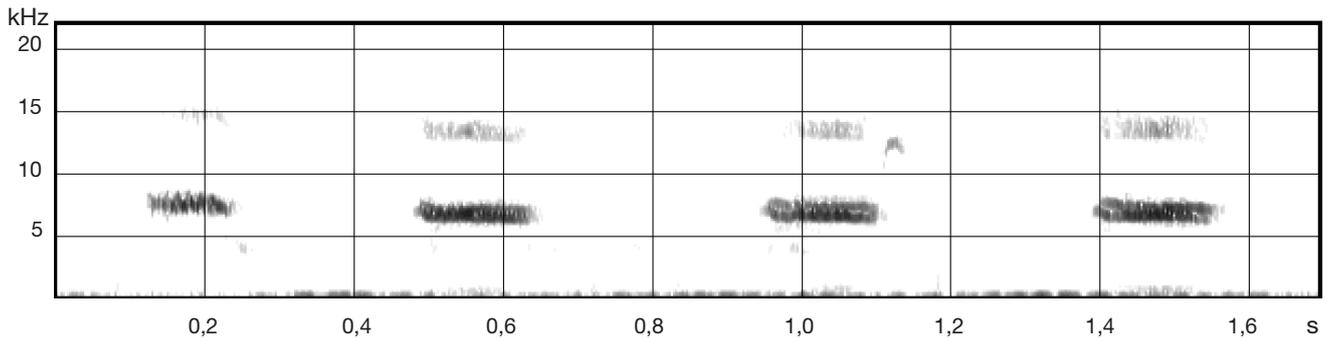


FIG. 9. — Chant territorial de Gobemouche méditerranéen *Muscicapa tyrrhenica balearica*, Majorque (Baléares, Espagne), enregistrement de Claude Chappuis (juin 1975). Les harmoniques sont bien visibles mais la troisième note est aussi suivie d'un élément de fréquence élevée qui n'est pas une harmonique mais bien un son fondamental.

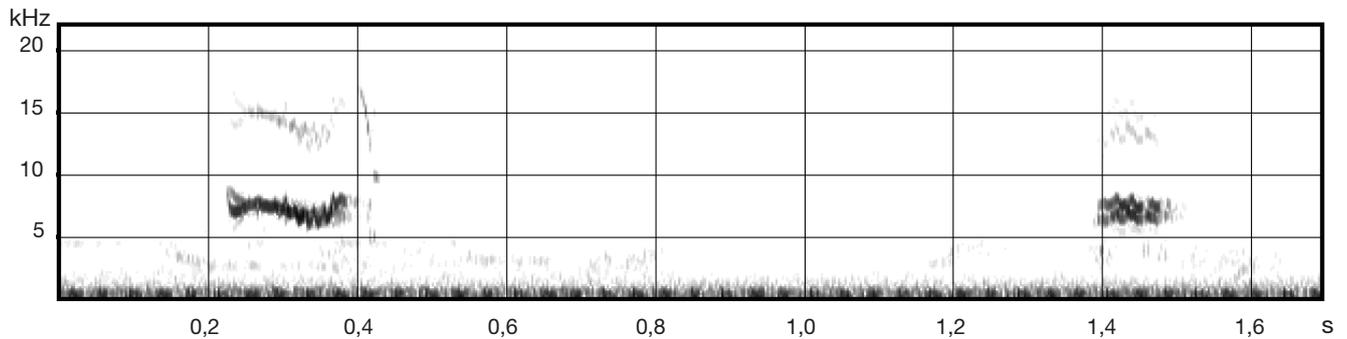


FIG. 10. — Chant territorial de Gobemouche méditerranéen *Muscicapa tyrrhenica tyrrhenica*, Pietracorbara (Haute-Corse, France) enregistrement de J. Comolet-Tirman (mai 2017). Son MNHN n° MNHN-SO-2017-109. Les harmoniques sont bien visibles mais la première note est aussi suivie d'un élément de fréquence élevée qui n'est pas une harmonique mais bien un son fondamental.

Ces sons pourraient échapper en grande partie à l'oreille humaine et nécessitent d'être écoutés à vitesse réduite ou visualisés sur sonagrammes.

Les différences entre les chants nuptiaux ont été étudiées pour deux caractères à l'aide de la statistique d de Cohen (Tableau 4). Elles sont exceptionnelles (loin au-dessus des valeurs seuils) pour les chants de *tyrrhenica* versus *striata*, et majeures à exceptionnelles pour les autres paires de taxons. À travers leur comparaison de 58 paires d'espèces sympatriques, Tobias *et al.* (2010) ont trouvé huit paires d'espèces caractérisées par des différences vocales majeures ($d > 5$) dont les grimpeaux *Certhia* sp. évoqués précédemment, mais aussi

les mésanges *Poecile montanus* (Conrad, 1827) et *P. palustris* (Linnaeus, 1758), et seulement deux paires d'espèces caractérisées par des différences vocales exceptionnelles ($d > 10$) : *Empidonax alnorum* Brewster, 1895 et *E. traillii* (Audubon, 1828) pour le nombre de notes ($d = 14,8$) et le rythme d'émission ($d = 16,5$), *Pericrocotus brevirostris* (Vigors, 1831) et *P. ethologus* Bangs & Phillips, 1914 pour le rythme d'émission ($d = -18$). Si l'on s'intéresse aux fréquences maximales, les différences sont au mieux majeures ($d > 5$) : *Illadopsis fulvescens* (Cassin, 1859) et *I. puveli* (Salvadori, 1901) ($d = -6$), *Tyrannus verticalis* Say, 1822 et *T. vociferans* Swainson, 1826 ($d = 5,7$). De même pour les fréquences dominantes avec

TABLEAU 3. — Tableau comparatif des chants nuptiaux de trois formes de gobemouches *Muscicapa* (tous les chants nuptiaux de *tyrrhenica* proviennent de Corse).

Principaux paramètres	<i>striata</i> (n = 4)	<i>balearica</i> (n = 3) n = 2 pour fréquence min.	<i>tyrrhenica</i> (n = 4) n = 3 pour fréquence min.
Fréquence minimale	1,49 ± 0,39 Min 1,15 Max 1,92	4,82 sous réserve Min 2,75 Max 6,9	2,72 ± 0,57 Min 2,07 Max 3,4
Fréquence maximale	10,34 ± 0,33 Min 10,07 Max 10,71	12,7 ± 0,69 Min 12,25 Max 13,5	18,12 ± 0,5 Min 17 Max 19
Fréquence dominante	7,4 ± 0,32 Min 7,19 Max 7,79	11,63 ± 0,88 Min 10,8 Max 12,56	16,75 ± 0,5 Min 14,8 Max 17,88
Étendue moyenne	8,85 ± 0,22 Min 8,67 Max 9,1	7,49 sous réserve Min 5,48 Max 9,5	15,78 ± 0,33 Min 15,4 Max 16
Registre habituel	5 à 10 (étendue 5)	7 à 12 (étendue 5)	7 à 17 (étendue 10)
Sons variant de plusieurs kHz en moins de 20 ms	Absents	Présents mais limités à environ 5 kHz d'écart et régularité à préciser	Très réguliers, pouvant atteindre 5 à 10 kHz d'écart

Criniger calurus (Cassin, 1856) et *C. ndussumensis* Reichenow, 1904 (d = 6,2). L'étude de la fréquence dominante permet de décrire le chant de *balearica* comme intermédiaire entre *striata* et *tyrrhenica*. Celle de la fréquence maximale suggère qu'il pourrait être légèrement plus proche des *striata* du continent que de *tyrrhenica*. Cependant seule une analyse statistique avec des échantillons plus importants et couvrant de façon adéquate l'ensemble des paramètres (fréquence minimale, étendue) permettrait de l'affirmer. La quantification de l'utilisation des variations abruptes de fréquences serait de nature à mettre en avant au contraire une proximité entre *balearica* et *tyrrhenica*.

POURQUOI DE TELLES FRÉQUENCES CHEZ LES GOBEMOUCHES INSULAIRES ?

Au cours d'épisodes de glaciations, les populations continentales de Gobemouche gris ont trouvé un abri dans deux refuges climatiques dont on ne connaît pas précisément à ce jour la localisation, mais qui ont donné les populations actuelles qui se répartissent en deux lignées génétiques bien différenciées (Pons *et al.* 2016). Les îles ouest méditerranéennes ont quant à elles constitué un troisième refuge qui aurait permis la forte évolution du chant au sein de la lignée insulaire du fait de l'isolement des îles et de conditions particulières qui y règnent. Compte tenu de ce que l'on connaît de la théorie de la niche acoustique et du relâchement de caractères dans les îles (Robert *et al.* 2019), l'insularité est susceptible d'entraîner un élargissement de la gamme des fréquences émises et c'est ce qui s'est produit chez *tyrrhenica* avec l'émission de fréquences très élevées, que l'on ne s'attendrait pas à entendre d'un oiseau mais plutôt d'un insecte, voire d'un chiroptère. Notons que chez les Grylloidea (grillons), ce sont également des formes insulaires qui détiennent le record des plus hautes fréquences émises : le précédent record était détenu par *Lebinthus santonensis* Robillard, 2009 (Vanuatu) avec 26,5 kHz ; une espèce nouvellement décrite de Nouvelle-Calédonie, *Pixibinthus sonicus* Anso & Robillard, 2016, possède un chant d'appel entièrement ultrasonique avec une fréquence dominante

proche de 30 kHz (Anso *et al.* 2016). Rappelons que l'émission de fréquences élevées peut prédisposer certaines espèces d'oiseaux à vivre dans un habitat urbain bruyant où les communications se trouvent alors facilitées, car n'utilisant pas le même spectre de fréquence que les nuisances sonores (Hu & Cardoso 2009). En Corse, les gobemouches vivent dans divers types d'habitats, notamment dans les villes et villages à proximité des routes et des habitations. Mais à ce stade de nos connaissances, il est impossible de connaître les facteurs à l'origine des hautes fréquences utilisées par les gobemouches de Corse et de Sardaigne. Une autre lignée insulaire (Baléares) aurait conservé une étendue de registre similaire à celle de la forme continentale, tout en utilisant des fréquences nettement plus élevées.

CONCLUSION

L'exemple des grimpeaux a permis d'illustrer la manière dont les phrases de chants sont analysées pour évaluer une divergence entre deux espèces selon les critères de Tobias *et al.* (2010). L'exemple des merles dyals montre des différences de gammes de fréquence utilisées mais aussi une différence de structure car si le chant est constitué de phrases bien distinctes chez *C. saularis*, cela n'est pas le cas chez *C. mindanensis*. Dans le cas des gobemouches, une particularité importante est l'existence de deux types de chants (chant territorial simple et chant nuptial plus complexe) qu'il a semblé préférable de distinguer dans les analyses. Par ailleurs, ces chants ne sont pas en règle générale constitués de phrases. Ils peuvent au contraire être émis de façon plus ou moins continue, ce qui rend peu pertinent le paramètre « durée moyenne ». Quant aux paramètres « nombre moyen de notes » et « rythme d'émission » (nombre de notes / seconde), ils n'ont pas pu être utilisés dans l'immédiat (l'existence d'éléments très brefs et très rapprochés que l'oreille humaine est incapable de séparer mais qui peuvent néanmoins être individualisés sur sonagramme a pour conséquence une difficulté d'ordre méthodologique : doit-on ou non les considérer comme des notes distinctes?). Les analyses présentées ici ont introduit un

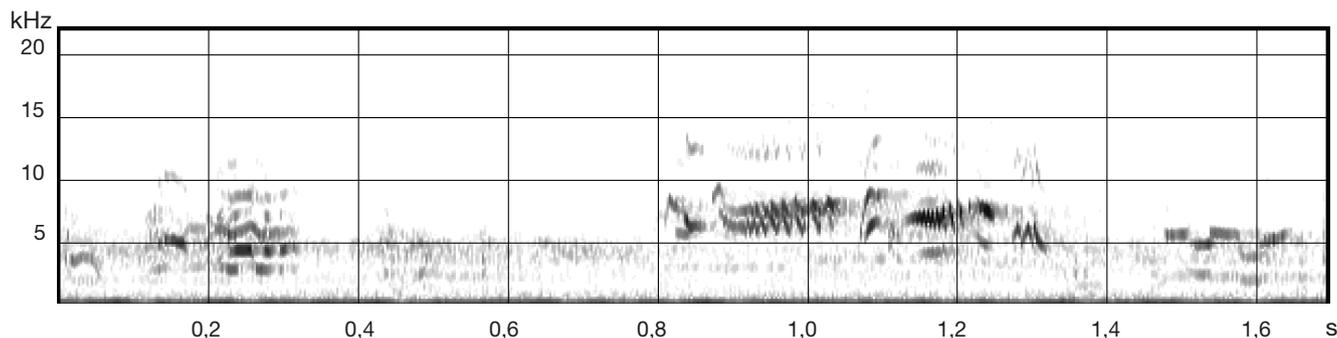


FIG. 11. — Chant nuptial de Gobemouche gris *Muscicapa striata striata*, Compiègne (Oise, France) enregistrement de J. Comolet-Tirman (mai 1992). Son MNHN n° MNHN-SO-2017-134.

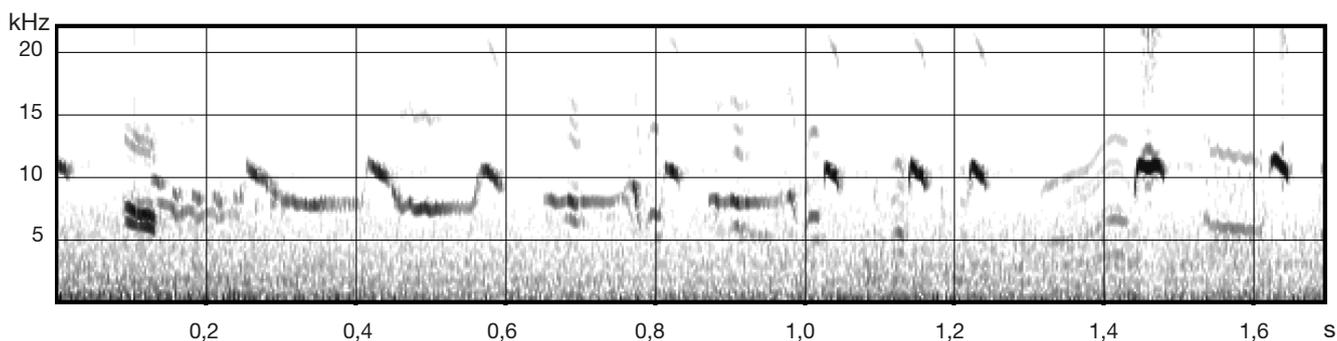


FIG. 12. — Chant nuptial de Gobemouche méditerranéen *Muscicapa tyrrenica balearica*, Majorque (Baléares, Espagne) enregistrement de J. Comolet-Tirman (mai 2018). Son MNHN n° MNHN-SO-2018-127.

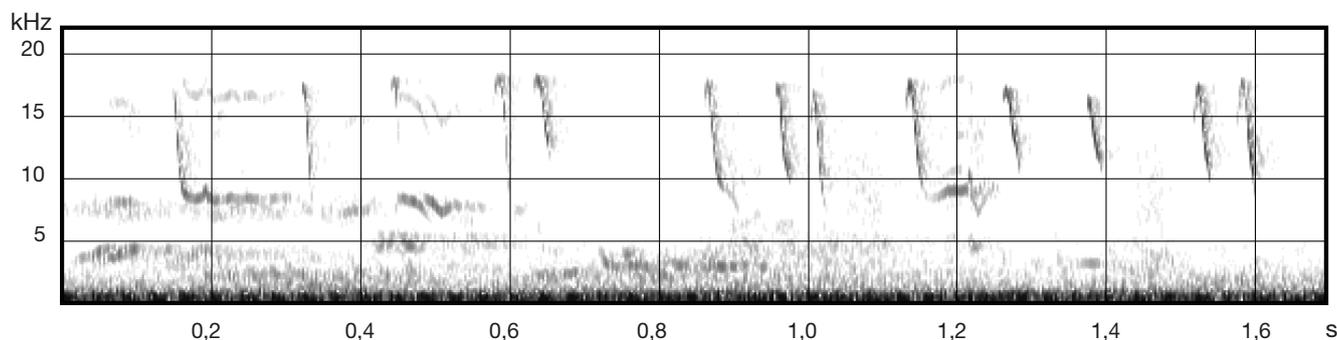


FIG. 13. — Chant nuptial de Gobemouche méditerranéen *Muscicapa tyrrenica tyrrenica*, Pietracorbara (Haute-Corse, France) enregistrement de J. Comolet-Tirman (mai 2017). Son MNHN n° MNHN-SO-2017-110.

TABLEAU 4. — Statistique *d* de Cohen appliquée aux chants nuptiaux de trois formes de gobemouches *Muscicapa*. Les différences sont toutes exceptionnelles ($d > 10$) ou majeures ($d > 5$) selon la terminologie de Tobias *et al.* (2010).

Paires de taxons	Cohen's <i>d</i> pour la fréquence maximale	Cohen's <i>d</i> pour la fréquence dominante
tyr / str	21,2	25,7
bal / str	5,5	8,2
tyr / bal	11	8,9

paramètre additionnel (changement brusque de fréquence) mais ont laissé de côté les trois premiers paramètres temporels. En outre, l'étude de la fréquence minimale émise par les gobemouches insulaires n'a pas toujours été possible à cause du bruit de fond présent dans certains enregistrements.

L'étendue moyenne des fréquences émises souffre donc d'un faible échantillon et, surtout dans le cas de *balearica*, d'une sous-estimation potentielle. Il ressort malgré tout que la divergence entre les chants nuptiaux de *tyrrhenica* et de *striata* est exceptionnelle, tendant à démontrer qu'une barrière

comportementale est aujourd'hui possiblement à l'œuvre, empêchant les croisements de ces deux formes lorsqu'elles sont potentiellement en contact lors du retour des oiseaux à l'issue de leur hivernage africain. Sur la base de critères essentiellement morphologiques, un guide photographique récent (Shirihai & Svensson 2018) en vient à traiter *balearica* comme une espèce distincte mais relègue *tyrrhenica* au rang de simple sous-espèce de *striata*. La pertinence de ces choix est questionnée par Olioso (Olioso *et al.* 2019). La bioacoustique montre que la forme la plus distincte sur le plan vocal est bien *tyrrhenica*, qui mérite à n'en pas douter un statut spécifique distinct de la forme continentale. Le traitement de *balearica* semble encore incertain. On pourrait hésiter en particulier entre *Muscicapa tyrrhenica balearica*, option suggérée par Pons *et al.* (2016) et retenue dans cet article, et *Muscicapa balearica* qui pourrait s'imposer en tenant compte des statistiques de Cohen présentées ici, à nuancer par le fait que les brusques changements de fréquence constituent un caractère commun à *balearica* et *tyrrhenica*, totalement absent chez *striata* (Viganò *et al.* 2019). Une décision bien établie scientifiquement ne pourra émerger qu'après compilation détaillée des données moléculaires, morphologiques et acoustiques et approfondissement des mécanismes d'isolement reproducteur qui dépassent le cadre de cet article.

Remerciements

L'auteur remercie les preneurs de sons qui ont grandement contribué à cet article en permettant d'augmenter la taille des échantillons de chants de gobemouches étudiés, et en particulier Rob Van Bemmelen, Claude Chappuis, François Charron, Fernand Deroussen, Jérôme Fischer, Gabriel Leite et Julien Rochefort, ainsi que Frédéric Guilbert, gestionnaire de la sonothèque du Muséum national d'Histoire naturelle, et Frédéric Jiguet pour l'iconographie. Il adresse ses plus vifs remerciements aux relecteurs, Jean-Marc Pons et Stanislas Wroza, ainsi qu'à Jean-Philippe Sibley pour la photo de couverture ainsi que pour ses commentaires sur une première version de l'article. Merci également à tous les preneurs de son de la base de données en ligne XENOCANTO (<https://www.xeno-canto.org>, dernière consultation le 27 octobre 2019).

RÉFÉRENCES

ANSO J., BARRABÉ L., DESUTTER-GRANDCOLAS L., JOURDAN H., GRANDCOLAS P., DONG J. & ROBILLARD T. 2016. — Old lineage on an old island: *Pixibinthus*, a new Cricket genus endemic to New Caledonia shed light on gryllid diversification in a hotspot of biodiversity. *PLoS ONE* 11 (3): e0150920. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150920>

BOESMAN P. 2016. — Notes on the vocalizations of Oriental Magpie-robin (*Copsychus saularis*). HBW alive ornithological note 429, in *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Editions, Barcelone. <http://www.hbw.com/node/1271524>, dernière consultation le 31 juillet 2019.

CHAPPUIS C. 1976. — *Oiseaux de Corse et de Méditerranée*. Disque 33 T., Alauda, supplément sonore, disque n° 7.

COMOLET-TIRMAN J. 2017. — Les vocalisations du Gobemouche gris *Muscicapa striata tyrrhenica* en Corse: perspectives pour les décisions relatives à son statut taxonomique. *Alauda* 85 (4): 295-306.

COMOLET-TIRMAN J. 2018. — Note sur le chant nuptial du Gobemouche des Baléares *Muscicapa tyrrhenica balearica* à Majorque. *Alauda* 86 (3): 235-236.

DEL HOYO J. & COLLAR N. J. 2016. — *HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. Volume 2, Passerines*. Editions Lynx, Barcelone, 1013 p.

DOOLING R. J. & PRIOR N. H. 2017. — Do we hear what birds hear in birdsong? *Animal Behaviour* 124: 283-289. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.10.012>

HU Y. & CARDOSO G. C. 2009. — Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology* 20 (6):1268-1273. <https://doi.org/10.1093/behecol/arp131>

OLIOSO G., THIBAUT J.-C., PIACENTINI J. & PONS J.-M. 2019. — Le Gobemouche tyrrhénien: nouvelle espèce endémique des îles de Méditerranée occidentale. *Ornithos* 26 (2): 67-77.

PETERSON R., MOUNTFORT G. & HOLLOWAY P. A. D. 1971. — *Guide des Oiseaux d'Europe, 5ème édition*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 447 p.

PONS J.-M., THIBAUT J.-C., AYMÍ R., GRUSSU M., MUNTANER J., OLIOSO G., SUNYER J. R., TOUIHRI M. & FUCHS J. 2016. — The role of western Mediterranean islands in the evolutionary diversification of the spotted flycatcher *Muscicapa striata*, a long-distance migratory passerine species. *Journal of Avian Biology* 47 (3): 386-398. <https://doi.org/10.1111/jav.00859>

PONS J.-M., FUCHS J., OLIOSO G. & THIBAUT J.-C. 2017. — Une nouvelle espèce de gobemouche en Corse. *Le Courrier de la Nature* 302 (mars-avril): 18-20.

ROBERT A., LENGAGNE T., MELO M., GARDETTE V., JULIEN S., COVAS R., GOMEZ D. & DOUTRELANT C. 2019. — The theory of island biogeography and soundscapes: Species diversity and the organization of acoustic communities. *Journal of Biogeography* 46 (9): 1-11. <https://doi.org/10.1111/jbi.13611>

SHIRIHAI H. & SVENSSON L. 2018. — *Handbook of Western Palearctic Birds, Volume II, Passerines: flycatchers to buntings*. Christopher Helm, London, 656 p.

SUEUR J. & BOISTEL R. 1998. — La bioacoustique. *Le Courrier de la Nature* 173 (sept.-oct.): 32-37.

TOBIAS J. A., SEDDON N., SPOTTISWOODE C. N., PILGRIM J. D., FISHPOOL L. D. & COLLAR N. J. 2010. — Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis* 152 (4): 724-746. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2010.01051.x>

VIGANÒ M. 2015. — *Indagini bioacustiche e genetiche sul Pigliamosche tirrenico (Muscicapa striata tyrrhenica)*. Thèse de l'Université de Pavie, Pavie, 65 p.

VIGANÒ M., CORSO A., ILLA M. & STARNINI L. 2019. — Identification of Mediterranean Flycatcher. *Dutch Birding* 41: 295-317.

WROZA S. 2019. — Le Gobemouche tyrrhénien *M. tyrrhenica*: un exemple de vocalisation extrême. *Ornithos* 26 (2): 78-82.

Soumis le 18 décembre 2019;
 accepté le 20 mai 2020;
 publié le 28 octobre 2020.

ANNEXES

ANNEXE 1. — Références sonores.

Pays	Localité	Date	Forme	Type de chant	Référence	Durée étudiée	Preneur de son
France	Dourdan (91)	01/05/2010	<i>striata</i>	nuptial	MNHN-SO-2020-617	44 s	J. Rochefort
France	Compiègne (60)	12/05/1992	<i>striata</i>	nuptial	MNHN-SO-2017-134	60 s	J. Comolet-Tirman
France	Compiègne (60)	12/05/1992	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2017-134	4 s	J. Comolet-Tirman
France	Fontainebleau (77)	22/05/2007	<i>striata</i>	nuptial	MNHN-SO-2020-618	2 mn 03 s	J. Rochefort
France	Fontainebleau (77)	22/05/2007	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2020-619	1 mn 31 s	J. Rochefort
France	Fontainebleau (77)	27/05/2013	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2020-620	34 s	J. Rochefort
France	Montigny/Loing (77)	10/05/1992	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2017-133	2 mn 02 s	J. Comolet-Tirman
France	Milly-la-Forêt (91)	07/07/1986	<i>striata</i>	territorial	Oiseaux de Fontainebleau	32 s	F. Charron
France	Arbonne-la-Forêt (77)	27/05/1992	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2016-7999	27 s	F. Deroussen
France	Forêt de Villefermoy (77)	01/06/1996	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2016-8003	30 s	F. Deroussen
France	St Léger la Montagne (87)	19/05/2005	<i>striata</i>	territorial	MNHN-SO-2016-8004	30 s	F. Deroussen
France/Corse	Aleria (2B)	13/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	nuptial	MNHN-SO-2017-111	13 s	J. Comolet-Tirman
France/Corse	Aleria (2B)	13/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	territorial	MNHN-SO-2017-112	4 mn	J. Comolet-Tirman
France/Corse	Pietracorbara (2B)	09/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	nuptial	MNHN-SO-2017-110	16 s	J. Comolet-Tirman
France/Corse	Pietracorbara (2B)	09/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	territorial	MNHN-SO-2017-109	3 mn	J. Comolet-Tirman
France/Corse	Tiuccia (2A)	17/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	nuptial	MNHN-SO-2017-113	40 s	J. Comolet-Tirman
France/Corse	Tiuccia (2A)	18/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	territorial	MNHN-SO-2017-123	35 s	J. Comolet-Tirman
France/Corse	Olmeto (2A)	07/05/2018	<i>tyrrhenica</i>	nuptial	XC428243	1 mn 54 s	R. Van Bemmelen
Italie/ Sardaigne	Carloforte	11/05/2017	<i>tyrrhenica</i>	territorial	XC370713	55 s	J. Fischer
Espagne/ Majorque	Muro	14/05/2018	<i>balearica</i>	nuptial	MNHN-SO-2018-124	4,4 s	J. Comolet-Tirman
Espagne/ Majorque	Playa de Muro	15/05/2018	<i>balearica</i>	nuptial	MNHN-SO-2018-127	11 s	J. Comolet-Tirman
Espagne/ Majorque	Port de Pollença	14/05/2018	<i>balearica</i>	nuptial	MNHN-SO-2018-126	2 s	J. Comolet-Tirman
Espagne/ Majorque	S'Albufera	12/05/2018	<i>balearica</i>	territorial	MNHN-SO-2018-123	6 s	J. Comolet-Tirman
Espagne/ Majorque	NE Majorque	06/1975	<i>balearica</i>	territorial	Alauda suppl. sonore n° 7	40 s	C. Chappuis
Espagne/ Majorque	Serra de Tramuntana	19/06/2017	<i>balearica</i>	territorial	XC376589	12,5 s	G. Leite

ANNEXE 2. — Fiches synthétiques des gobe-mouches.

		Principaux paramètres	Fréquence maximale	Fréquence dominante	Fréquence minimale	Étendue moyenne
Continent	Nuptial	Dourdan	10710	7246	1920	8790
		Compiègne	10250	7778	1150	9100
		Fontainebleau	10075	7190	1400	8675
		<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	10345	7405	1490	8855
		<i>Écart type</i>	328	325	393	220
	Territorial	Compiègne	9000	7163	4500	4500
		Fontainebleau - parcelle 604	10500	7555	3900	6600
		Fontainebleau - Feuillards	9500	7487	2250	7250
		Montigny-sur-Loing	10000	7536	4500	5500
		Coquibus	9500	7254	5000	4500
		Chanfroy	9200	7284	1800	7400
		Villefermoy	9900	7412	2800	7100
		Tourbière des Dauges	10050	6840	4250	5800
	<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	9706	7316	3625	6081	
<i>Écart type</i>	495	239	1183	1185		
Cumul (nuptial et territorial)	<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	9880	7340	3043	6838	
	<i>Écart type</i>	531	250	1416	1634	
Corse-Sardaigne	Nuptial	Aleria	19000	17881	3000	16000
		Pietracorbara	18500	17452	3100	15400
		Tiuccia	18000	16876	2070	15930
		Olmeto	17000	14797	–	–
		<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	18125	16752	2723	15777
	<i>Écart type</i>	854	1367	568	328	
	Territorial	Aleria	20000	7616	5000	15000
		Pietracorbara	18900	6848	5500	13400
		Tiuccia	17750	7057	5000	12750
		Carloforte (Sardaigne)	15800	7066	4050	11750
		<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	18113	7147	4888	13225
	<i>Écart type</i>	17955	329	606	1364	
	Cumul (nuptial et territorial)	<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	18119	11949	3960	14319
		<i>Écart type</i>	1301	5216	1276	1681
Baléares	Nuptial	Playa de Muro	12250	10807	2750	9500
		Port de Pollença	12375	11514	6900	5475
		Muro	13500	12559	–	–
		<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	12708	11627	4825	7488
	<i>Écart type</i>	688	881	2934	2846	
	Territorial	S'Albufera	10100	7093	6000	4100
		Nord Est Majorque	12500	6592	6000	6500
		Serra de Tramuntana	13700	7582	6200	7500
		<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	12100	7089	6067	6033
	<i>Écart type</i>	1833	495	115	1747	
	Cumul (nuptial et territorial)	<i>Valeurs moyennes en Hz</i>	12404	9358	5570	6615
<i>Écart type</i>		1282	2566	1619	2046	

ANNEXE 3. — Cartes d'identité sonores individuelles des gobemouches *Muscicapa* par type de chant.

Référence MNHN-SO-2020-617

TYPE. Continental
 DATE. 01/05/2010 à 12h53
 DURÉE ANALYSÉE. 44s
 LOCALITÉ. Forêt de Dourdan (Essonne)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Julien ROCHEFORT

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7246	A8
Fréquence maximale	10710	E9
Fréquence minimale	1920	B6
Étendue	8790	–

Référence MNHN-SO-2017-134 [restreint à 60s, entre 4s et 64s]

TYPE. Continental
 DATE. 12/05/1992
 DURÉE ANALYSÉE. 60s
 LOCALITÉ. Forêt de Compiègne (Oise)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7778	B8
Fréquence maximale	10250	D#9/E9
Fréquence minimale	1150	D6
Étendue	9100	–

Référence MNHN-SO-2017-134 [restreint à 4s, entre 0 et 4s]

TYPE. Continental
 DATE. 12/05/1992
 DURÉE ANALYSÉE. 4s
 LOCALITÉ. Forêt de Compiègne (Oise)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7163	A8
Fréquence maximale	9000	–
Fréquence minimale	4500	–
Étendue	4500	–

Référence MNHN-SO-2020-618

TYPE. Continental
 DATE. 22/05/2007 à 12h02
 DURÉE ANALYSÉE. 2mn 03s
 LOCALITÉ. Forêt de Fontainebleau, parcelle 604 (Seine-et-Marne)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Julien ROCHEFORT

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7190	A8
Fréquence maximale	10075	D#9
Fréquence minimale	1400	F6
Étendue	8675	–

Référence MNHN-SO-2020-619

TYPE. Continental
 DATE. 22/05/2007 à 11h59
 DURÉE ANALYSÉE. 1mn 31s
 LOCALITÉ. Forêt de Fontainebleau, parcelle 604 (Seine-et-Marne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Julien ROCHEFORT

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7555	A#8
Fréquence maximale	10500	–
Fréquence minimale	3900	–
Étendue	6600	–

Référence MNHN-SO-2020-620

TYPE. Continental
 DATE. 27/05/2013
 DURÉE ANALYSÉE. 34s
 LOCALITÉ. Forêt de Fontainebleau, Feuillards (Seine-et-Marne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Julien ROCHEFORT

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7487	A#8
Fréquence maximale	9500	–
Fréquence minimale	2250	–
Étendue	7250	–

Référence MNHN-SO-2017-133

TYPE. Continental
 DATE. 10/05/1992
 DURÉE ANALYSÉE. 2mn 02s
 LOCALITÉ. Montigny-sur-Loing (Seine-et-Marne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

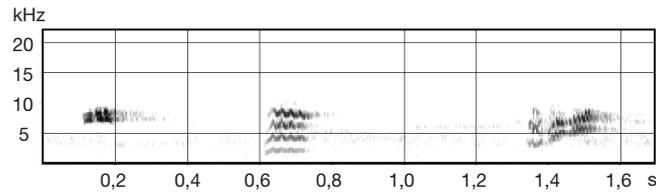
Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7536	A#8
Fréquence maximale	10000	–
Fréquence minimale	4500	–
Étendue	5500	–

Référence « Oiseaux de Fontainebleau » (cassette audio)

TYPE. Continental
 DATE. 07/07/1986
 DURÉE ANALYSÉE. 32s
 LOCALITÉ. Le Coquibus en Forêt des Trois Pignons, Milly-la-Forêt (Essonne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. François CHARRON

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7254	A#8
Fréquence maximale	9500	–
Fréquence minimale	5000	–
Étendue	4500	–

ANNEXE 3. — Suite.



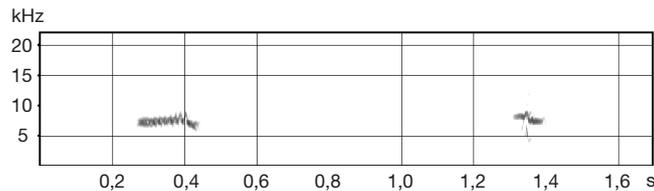
Chant territorial de Gobemouche gris *Muscicapa striata striata* enregistré par François Charron.

SOURCE. Charron F. & Comolet-Tirman J. 1993. — *Oiseaux de Fontainebleau* (cassette audio, publiée avec le concours de l'Association des Naturalistes de la Vallée du Loing et du massif de Fontainebleau). C.N.A.I., Paris.

Référence MNHN-SO-2016-7999

TYPE. Continental
 DATE. 27/05/1992
 DURÉE ANALYSÉE. 27s
 LOCALITÉ. Chanfroy en Forêt des Trois Pignons, Arbonne-la-Forêt (Seine-et-Marne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Fernand DEROUSSEN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7284	A#8
Fréquence maximale	9200	—
Fréquence minimale	1800	—
Étendue	7400	—

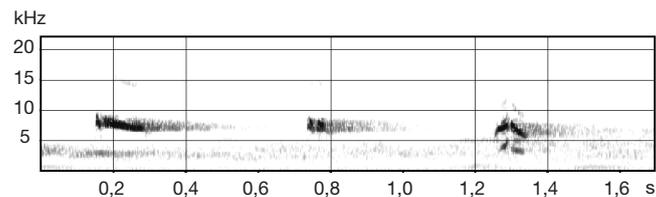


Chant territorial de Gobemouche gris *Muscicapa striata striata* enregistré par F. Deroussen.

Référence MNHN-SO-2016-8003

TYPE. Continental
 DATE. 01/06/1996
 DURÉE ANALYSÉE. 30s
 LOCALITÉ. Forêt de Villefermoy (Seine-et-Marne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Fernand DEROUSSEN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7412	A#8
Fréquence maximale	9900	—
Fréquence minimale	2800	—
Étendue	7100	—

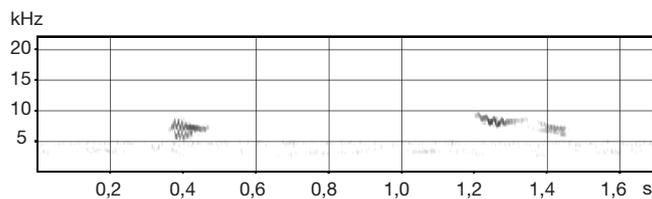


Chant territorial de Gobemouche gris *Muscicapa striata striata* enregistré par F. Deroussen.

Référence MNHN-SO-2016-8004

TYPE. Continental
 DATE. 19/05/2005
 DURÉE ANALYSÉE. 30s
 LOCALITÉ. Tourbière des Dagues, St Léger la Montagne (Haute-Vienne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Fernand DEROUSSSEN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	6840	A8
Fréquence maximale	10050	–
Fréquence minimale	4250	–
Étendue	5800	–



Chant territorial de Gobemouche gris *Musciapa striata striata* enregistré par F. Deroussen.

Référence MNHN-SO-2017-111 [55s restreint à 13s, entre 5,4s et 18,4s]

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 13/05/2017
 DURÉE ANALYSÉE. 13s
 LOCALITÉ. Aleria (Haute-Corse)
 TYPE DE CHANT. Nuptial (mais la séquence complète est mixte nuptial/territorial)
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	17 881	C#10
Fréquence maximale	19000	–
Fréquence minimale	3000 environ	–
Étendue	16000 environ	–

Référence MNHN-SO-2017-110 [4mn 23s restreint à 16s, entre 42s et 58s]

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 09/05/2017
 DURÉE ANALYSÉE. 16s
 LOCALITÉ. Pietracorbara (Haute-Corse)
 TYPE DE CHANT. Nuptial (mais la séquence complète est mixte nuptial/territorial)
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	17 452	C#10
Fréquence maximale	18 500	–
Fréquence minimale	3100	–
Étendue	15 400 environ	–

ANNEXE 3. — Suite.

Référence MNHN-SO-2017-113 [6mn 05s restreint à 40s, approximativement entre 151s et 187s]

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 17/05/2017
 DURÉE ANALYSÉE. 40s
 LOCALITÉ. Tiuccia (Corse-du-Sud)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	16876	C10
Fréquence maximale	18000	–
Fréquence minimale	2070	C7
Étendue	15930 sous réserve	–

Référence XC428243

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 07/05/2018 à 7h
 DURÉE ANALYSÉE. 1mn 54s
 LOCALITÉ. Olmeto (Corse-du-Sud)
 ALTITUDE. 70 m
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Rob van BEMMELEN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	14797	A#9
Fréquence maximale	17000	–
Fréquence minimale	Impossible à déterminer	–
Étendue	Impossible à déterminer	–

Référence MNHN-SO-2017-112 [5mn 01s restreint entre 28s et 4mn25s]

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 13/05/2017
 DURÉE ANALYSÉE. 3mn 57s
 LOCALITÉ. Aleria (Haute-Corse)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7616	A#8
Fréquence maximale	20000	–
Fréquence minimale	5000	–
Étendue	15000	–

REMARQUE. Maximum le plus souvent vers 18000.

Référence MNHN-SO-2017-109 [5mn 03s analysé sur séquence spéciale expurgée des alarmes et de chants de bouscarle]

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 09/05/2017
 DURÉE ANALYSÉE. Près de 3mn
 LOCALITÉ. Pietracorbara (Haute-Corse)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	6848	A8
Fréquence maximale	18900	–
Fréquence minimale	5500	–
Étendue	13400	–

Référence MNHN-SO-2017-123

TYPE. Tyrrhénien (Corse)
 DATE. 18/05/2017 à 7h11
 DURÉE ANALYSÉE. 35s
 LOCALITÉ. Tiuccia (Corse-du-Sud)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7057	A8
Fréquence maximale	17 750	–
Fréquence minimale	5000	–
Étendue	12 750	–

REMARQUE. Minimales à 5500 vers 7,75s et même 5000 vers 10,3s ou vers 24,3s

Référence XC370713

TYPE. Tyrrhénien (Sardaigne)
 DATE. 11/05/2017
 DURÉE ANALYSÉE 55,3s
 LOCALITÉ. Carloforte (Sardaigne)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jérôme FISCHER

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7066	A8
Fréquence maximale	15 800	–
Fréquence minimale	4050	–
Étendue	11 750	–

Référence MNHN-SO-2018-124 [40s restreint à 4,4s entre 16,4s et 20,8s]

TYPE. Baléares
 DATE. 14/05/2018 à 6h21
 DURÉE ANALYSÉE. 4,4s
 LOCALITÉ. Muro (Majorque)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	12 559	G9
Fréquence maximale	13 500	G#9
Fréquence minimale	Impossible à déterminer	–
Étendue	Impossible à déterminer	–

Référence MNHN-SO-2018-127 [1mn 54s restreint à 11s entre 35,2s et 46,2s]

TYPE. Baléares
 DATE. 15/05/2018 à 9h24
 DURÉE ANALYSÉE. 11s
 LOCALITÉ. Playa de Muro (Majorque)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	10 807	E9
Fréquence maximale	12 250	–
Fréquence minimale	2 750	–
Étendue	9 500	–

ANNEXE 3. — Suite.

REMARQUE. Un son de l'ordre de 2300 Hz, présent dans cet enregistrement, n'a pas pu être attribué à l'espèce avec une certitude suffisante et n'a donc pas été retenu. Malgré tout, la fréquence minimale de 2750 Hz est donnée sous réserve.

Référence MNHN-SO-2018-126 [1mn 22s restreint à 1,6s entre 6,2s et 7,8s]

TYPE. Baléares
 DATE. 14/05/2018 à 8h33
 DURÉE ANALYSÉE. 1,6s
 LOCALITÉ. Port de Pollença (Majorque)
 TYPE DE CHANT. Nuptial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	11514	F#9
Fréquence maximale	12375	–
Fréquence minimale	6900	–
Étendue	5475	–

REMARQUE. Parmi les chants nuptiaux de *balearica* enregistrés par l'auteur, cet individu est le seul à émettre des sons passant brusquement d'environ 7 à 12 kHz (écart > 4 kHz). Les paramètres mesurés et en particulier la fréquence minimale sont donnés sous réserve compte tenu de la brièveté de la séquence étudiée.

Référence MNHN-SO-2018-123 [46s restreint entre 14s et 20s]

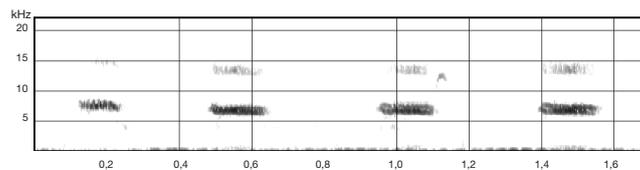
TYPE. Baléares
 DATE. 12/05/2018 à 11h29
 DURÉE ANALYSÉE. 6s
 LOCALITÉ. S'Albufera (Majorque)
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Jacques COMOLET-TIRMAN

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7093	A8
Fréquence maximale	10100	–
Fréquence minimale	6000	–
Étendue	4100	–

Référence « Oiseaux de Corse et de Méditerranée » (disque 33 tours)

TYPE. Baléares
 DATE. 06/1975
 DURÉE ANALYSÉE. 40s
 LOCALITÉ. N. E. Majorque
 TYPE DE CHANT. Territorial
 PRENEUR DE SON. Claude CHAPPUIS

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	6592	G#8
Fréquence maximale	12500	–
Fréquence minimale	6000	–
Étendue	6500	–



Chant territorial de Gobemouche méditerranéen *Muscicapa tyrrhenica balearica* enregistré par C. Chappuis.

SOURCE. Chappuis C. 1976. — *Oiseaux de Corse et de Méditerranée*. Disque 33 T., Alauda, supplément sonore, disque n° 7.

Référence XC376589

TYPE. Baléares

DATE. 19/06/2017

DURÉE ANALYSÉE. 12,5s

LOCALITÉ. Serra de Tramuntana (proche de Escorca), Majorque

ALTITUDE. 750 m

TYPE DE CHANT. Territorial

PRENEUR DE SON. Gabriel LEITE

Principaux paramètres	Valeurs en Hz	Notes
Fréquence dominante	7582	A#8
Fréquence maximale	13 700	—
Fréquence minimale	6200	—
Étendue	7500	—