

PEUPLEMENTS D'OISEAUX ET POPULATIONS DE MESANGES
DANS LA FORET DOMANIALE DU FANGO (RESERVE MAB)

par

J. BLONDEL, C. BLONDEL, A. DERVIEUX, H. KOWALSKI,
M. MAISTRE, P. PERRET et H. ZANDT

PEUPLEMENTS D'OISEAUX ET POPULATIONS DE
MESANGES DANS LA FORET DOMANIALE DU FANGO
(RESERVE MAB)

par

Jacques Blondel, Chantal Blondel, Alain Dervieux, Hubert Kowalski,
Marie Maistre, Philippe Perret et Hagen Zandt

Au cours des vingt dernières années de multiples travaux se sont efforcés d'identifier puis d'évaluer les conséquences de l'isolement spatial sur les communautés végétales et animales. Ces travaux ont permis de reconnaître et parfois de mesurer les éléments de ce qu'il est convenu de nommer "le syndrome d'insularité" (Blondel 1986) dont on peut définir les symptômes à trois niveaux conventionnels d'organisation des systèmes écologiques: faunes régionales, peuplements, populations. Les enjeux scientifiques et pratiques de ces études sont considérables, notamment dans le cadre des politiques de gestion et de contrôle des écosystèmes insulaires dont on sait l'originalité mais aussi la fragilité.

Dans ce contexte, le cas de la Corse est particulièrement intéressant pour trois raisons:

(1) Nous disposons pour cette île d'un remarquable capital de connaissances sur ses flores et ses faunes passées et actuelles (cf. par exemple Gamisans 1975, Reille 1975, Vigne 1983, Thibault 1983, Blondel 1986, Noblet 1987 pour des synthèses récentes, ainsi que les innombrables travaux publiés par le Bulletin des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse et par les Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional et des Réserves Naturelles de Corse).

(2) Des six grands complexes insulaires méditerranéens (Baléares, Corse, Sardaigne Sicile, Crète, Chypre), la Corse est de loin l'île la plus riche, la plus diversifiée et celle dont certains systèmes forestiers sont encore de belle venue en dépit d'une pression anthropique vieille de près de 8 000 ans. La diversité des paysages permet au biologiste de trouver une remarquable gamme de milieux, de reconstituer des gradients de biotopes et de trouver encore de vieilles forêts dont la composition floristique et la structure ne sont pas trop éloignées d'un état climacique.

(3) Le classement en Réserve de Biosphère (MAB) de la forêt domaniale du Fango nécessite et justifie la réalisation de programmes de biologie fondamentale aux trois échelles des paysages, des peuplements et des populations. Bien que cette forêt soit actuellement très fragilisée et probablement en très fort déséquilibre démographique, elle constitue la dernière futaie de Chênesverts digne de ce nom en France. A ce titre, elle doit être l'objet de soins tout particuliers.

DES AVIFAUNES MEDITERRANEENNES AUX MESANGES DU FANGO

Avant d'aborder la biologie des Mésanges dans cette forêt, et pour la relier à son contexte méditerranéen, il est nécessaire de situer ce programme de recherche dans le cadre élargi d'une problématique plus générale concernant l'ensemble de la Méditerranée. La justification de cette démarche apparaîtra dans les pages qui suivent. Les biologistes ont mis longtemps à découvrir l'intérêt d'une approche hiérarchisée des problèmes biologiques (Allen and Starr 1982, Blondel 1987). Pour récente qu'elle soit, une telle approche n'en est pas moins extrêmement féconde, car on constate de plus en plus que les systèmes écologiques ont des composantes spatiales et temporelles telles qu'un système écologique situé à un niveau d'intégration donné (communauté, population) doit être considéré dans le contexte de l'espace sur lequel il s'applique et dans celui de son histoire. La justification de cette démarche réside dans le fait que tout système reçoit une partie de son information des niveaux qui le précédent dans la hiérarchie des grands niveaux d'intégration biologique et en transmet une partie à ceux qui lui succèdent. C'est pourquoi, les travaux réalisés en Corse, notamment dans la forêt du Fango, s'inscrivent dans une problématique hiérarchisée dont ils sont un des paliers. Quatre niveaux ont été abordés; ils sont schématiquement esquissés sur la Fig. 1. Nous serons brefs sur les trois premiers afin de développer plus longuement le quatrième qui concerne les populations de Mésanges dans la forêt du Fango.

Histoire des avifaunes méditerranéennes.

A cette échelle de perception des phénomènes biologiques, le temps est long et l'espace est vaste. Les problèmes qui se posent concernent l'histoire des faunes, leur origine biogéographique et les processus de leur mise en place (cf. Blondel 1986, 1988). Sur les quelque trois millions de Km² que couvre l'aire méditerranéenne, 343 espèces d'oiseaux nichent régulièrement, nombre considérable si on le compare aux 419 espèces qui, selon Vouous (1960), nichent sur la totalité de l'Europe (10 millions de Km²). L'analyse de l'origine biogéographique de cette avifaune fait ressortir son caractère composite lié à la position charnière de l'aire méditerranéenne aux confins des grandes masses continentales eurasienne et africaine. Toutefois, il faut souligner la participation très largement

majoritaire de deux grands ensembles: l'Eurasie (153 espèces) et les ceintures arides et semi-arides qui limitent vers le sud la région méditerranéenne (85 espèces). Quarante-sept espèces, soit 14% seulement du peuplement, sont d'origine méditerranéenne. Cette analyse largement développée ailleurs (Blondel 1986, 1988) souligne la représentation majoritaire des faunes d'Eurasie tempérée, notamment dans les forêts, et la représentation très discrète d'une faune spécifiquement méditerranéenne. L'analyse des conditions de mise en place de ces faunes conduit à expliquer ainsi la dominance d'espèces forestières paléarctiques et la très faible représentation d'espèces méditerranéennes:

(1) L'accumulation de la totalité des faunes sylvatiques européennes dans le périmètre méditerranéen au cours des épisodes glaciaires du Pléistocène, et l'absence d'isolement géographique entre formations forestières méditerranéennes et formations plus nordiques a empêché la radiation adaptative par spéciation allopatrique d'espèces forestières méditerranéennes. Le cas des trois Sittelles mésogéennes, dont la Sittelle corse, est une des très rares exceptions à cette règle.

(2) Les maquis et garrigues ont toujours existé en Méditerranée au moins depuis la charnière Mio-Pliocène mais, dans les conditions naturelles, sur des étendues trop limitées et trop fragmentées pour avoir donné naissance à une importante différenciation spécifique. C'est pourquoi, seuls quelques groupes, dont le plus évident est le groupe des Fauvettes du genre *Sylvia*, sont de vraies endémiques méditerranéennes. Ces quelques éléments d'histoire se sont avérés nécessaire à connaître pour interpréter les systèmes écologiques qui se situent à des niveaux plus bas dans la hiérarchie des échelles du temps et de l'espace.

Niveau régional de la Corse

Il est établi depuis fort longtemps que les milieux insulaires sont appauvris par rapport à leurs homologues continentaux comme le montre la relation log-log espèces*surfaces établie pour les îles méditerranéennes (Fig. 2). Cet appauvrissement a largement été démontré en Corse où l'avifaune nicheuse compte 109 espèces nicheuses régulières contre 170 à 173 sur trois espaces continentaux de superficie semblable (Blondel et Frochot 1976, Fig. 3). Le statut détaillé de toutes les espèces d'oiseaux rencontrées en Corse est donné par Thibault (1983). Le problème est de savoir, compte tenu de l'histoire de la faune et de son origine biogéographique, si les oiseaux nicheurs de Corse sont un échantillon aléatoire des faunes du continent-source ou s'il existe un tri parmi les candidats à la colonisation. On a démontré dans le cas de la Corse (Blondel 1981, 1985*, 1986, Martin 1982, 1984) une sous-représentation a) des grandes espèces, notamment des prédateurs, b) des espèces très spécialisées à des biotopes particuliers, c) des espèces qui sont toujours rares sur le continent, et enfin d) des espèces forestières, d'où un important appauvrissement spécifique dans les

forêts corses. En résumé, les meilleurs candidats à la colonisation sont les petites espèces abondantes sur le continent et peu exigeantes dans le choix qu'elles font de leur habitat et de leurs ressources. Il s'agit là d'attributs classiques du syndrome d'insularité à l'échelle des faunes régionales. D'où cette question importante: quelles sont les conséquences sur la composition, la structure et la dynamique des peuplements, et par contre-coup sur celles des populations, de l'appauvrissement des faunes insulaires et des distorsions qu'elles présentent sur les plans taxinomique et trophique? La réponse à ces questions nécessite une étude fine des peuplements. Cela fut fait par l'analyse comparée de deux gradients de biotopes..

Peuplements continentaux et peuplements insulaires

Les conséquences sur les peuplements insulaires des chances différentielles de succès des candidats à la colonisation ont été explorées par une analyse comparée de la composition, de la structure et de la dynamique de peuplements d'oiseaux le long de deux gradients de biotopes homologues, l'un sur le continent et l'autre en Corse (Blondel 1981, 1985a, Blondel et al. 1988). Ces gradients débutent par des milieux de garrigue et de maquis très bas et se terminent par une vieille forêt de Chênesverts dans les deux régions (Provence et Corse). Ces études ont révélé deux phénomènes très intéressants largement développés ailleurs (Blondel et al. 1988). Nous ne ferons que les résumer brièvement ici

(1) Dans les premiers stades des successions, l'avifaune est essentiellement composée d'espèces caractéristiques des milieux semi-arides méditerranéens (Pipit rousseline, Alouettes), puis elle est relayée dans les maquis et garrigues par une faune typiquement méditerranéenne surtout composée de Fauvettes. Par la suite, la composante méditerranéenne des peuplement s'estompe progressivement au profit d'une faune de type paléarctique tempéré qui constitue la quasi-totalité des peuplements dans les vieux stades forestiers. Les peuplements sont composés d'espèces d'origine d'autant plus nordique que le milieu devient davantage forestier. Il y a donc là un paradoxe: la faune est d'autant moins méditerranéenne que la flore à laquelle elle est associée paraît l'être davantage. Ce phénomène est régulier dans toutes les successions méditerranéennes. Il a été brièvement expliqué plus haut grâce à l'analyse historique de la mise en place des faunes. Une analyse factorielle des correspondances appliquée à un jeu de données comprenant quatre successions situées dans des régions très différentes du Paléarctique occidental (Corse, Provence, Bourgogne, Pologne) révèle une remarquable convergence des trajectoires suivies par les peuplements dans les vieux stades forestiers (Blondel et Farré 1988, Fig. 4). Les vieilles forêts, où qu'elles se situent en Europe, comportent toutes, à quelques nuances près, le même pool d'espèces alors que les stades successifs dont elles dérivent sont peuplés de faunes différentes d'un milieu à l'autre car elles ont évolué dans les milieux non forestiers des zones bioclimatiques où elles se trouvent. La structure, l'étendue spatiale et les caractères

généraux de ces milieux non forestiers sont beaucoup plus tributaires des conditions locales d'environnement et de climat que la vieille forêt, d'où une radiation adaptative différentielle dans ces milieux. L'homogénéisation des faunes forestières du Paléarctique occidental, qu'il s'agisse des forêts à feuillage persistant de la région méditerranéenne, ou des forêts caducifoliées d'Europe tempérée, est telle que le peuplement d'une vieille futaie de Chênesverts en Corse ne comporte aucune espèce qui ne soit également présente dans les forêts d'Europe centrale. C'est notamment le cas des neuf espèces mentionnées sur la Fig. 4. Présentes dans toutes les forêts, elles constituent en quelque sorte le fond de l'avifaune sylvatique européenne (cf. Tableau 1). Une analyse plus poussée de ces phénomènes de convergence des faunes forestières et d'absence de méditerranéité des faunes forestières méditerranéennes nécessiterait une analyse approfondie des processus de spéciation et de mise en place des faunes au cours du Pléistocène et de l'Holocène (cf. Blondel 1986, 1988, Blondel et Farré 1988). Une telle analyse sortirait du cadre de ce travail.

(2) Les normes de distribution des espèces dans les différents milieux sont très différentes en Provence et en Corse. Le Tableau 1 (cf. aussi Fig. 3) montre qu'à nombre similaire d'espèces dans chaque succession considérée dans sa totalité (43 en Provence, 42 en Corse), le nombre d'espèces par biotope diffère considérablement d'une région à l'autre. En moyenne il y a beaucoup plus d'espèces par biotope en Corse qu'en Provence dans les stades précoce et intermédiaires des successions (27,2 contre 14,0) et nettement moins dans les stades forestiers (20,5 contre 24,5). Compte tenu du fait que la richesse totale des deux gradients est la même, cette allocation différente en espèces par biotope signifie qu'en moyenne, chaque espèce occupe davantage d'espace sur l'île que sur le continent. Ce phénomène d'élargissement des niches est l'un des éléments les plus classiques du syndrome d'insularité à cette échelle de résolution des phénomènes biologiques. Sa réalité est indiscutable mais son déterminisme est difficile à expliquer. Il est amplement démontré dans le cas des peuplements d'oiseaux en Corse (Blondel 1981, 1985a, 1986, Martin 1982, 1984, Blondel et al. 1988). Les figures 5 et 6 illustrent bien le phénomène. On observe d'abord sur la figure 5 une remarquable convergence des deux séries de peuplements (C1 à C6 pour la Corse et P1 à P6 pour la Provence) dans le 6^e stade forestier alors que les stades C1 (maquis bas) et P1 (garrigue basse) sont très distants l'un de l'autre sur le plan factoriel F1*F3. Par ailleurs, les ellipses de dispersion qui enveloppent les relevés d'avifaune et matérialisent chaque peuplement dans ce même espace factoriel se chevauchent bien davantage en Corse qu'en Provence: la sélection de l'habitat est beaucoup plus diffuse en Corse, ce qui illustre bien le phénomène d'élargissement des niches en milieu insulaire. Les profils spécifiques d'occupation de l'espace (Fig. 6) détaillent davantage le phénomène. Pour les espèces qui existent dans les deux gradients (catégorie B de la Fig. 6) on observe que celles qui ont le plus tendance à se répandre dans les maquis sont précisément les espèces forestières, en particulier le Pic épeiche *Dendrocopos major* (numéro de code= 12, cf. Tableau 1), la Fauvette à tête noire *Sylvia*

atricapilla 21, le Roitelet triple-bandeau *Regulus ignicapillus* 30, le Troglodyte *Troglodytes troglodytes* 47, le Rougegorge *Erithacus rubecula* 35, le Merle *Turdus merula* 37, le Pinson *Fringilla coelebs* 51 et surtout les trois Mésanges, la Mésange noire *Parus ater* 40, la Mésange charbonnière *P. major* 41 et la Mésange bleue *P. caeruleus* 42 (groupe II de la catégorie B sur la Fig. 6). On peut supposer que d'aussi profondes modifications de la structure et de la dynamique des peuplements doivent avoir d'importantes répercussions sur le fonctionnement des populations, en particulier de celles qui présentent les plus forts symptômes de confinement insulaire. Ainsi se justifie le choix des Mésanges pour explorer le fonctionnement des populations en milieu insulaire. C'est précisément l'objet du programme qui se poursuit depuis 1976.

BIOLOGIE COMPAREE DES POPULATIONS DE MESANGES

S'il est vrai que le syndrome d'insularité se manifeste à tous les niveaux d'organisation biologique, il découle des démonstrations précédentes qu'à celui des populations, les Mésanges sont probablement le meilleur modèle pour les mettre en évidence dans la forêt du Fango. De plus, le fait que ces oiseaux adoptent facilement les nichoirs artificiels qu'on dispose à leur intention dans la forêt autorise des études démographiques approfondies ainsi que toute une série d'expérimentations.

La composition faunistique et certains attributs de la structure des peuplements d'oiseaux de la forêt domaniale du Fango sont indiqués sur le Tableau 1 (colonne de droite C6). On remarque que, comparée à son homologue continentale (colonne P6), la forêt insulaire présente les caractères suivants:

- Diminution du nombre d'espèces: 18 au lieu de 23.
- Très forte augmentation des densités de certaines espèces, par exemple la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla*, le Roitelet-triple-bandeau *Regulus ignicapillus*, le Rougegorge *Erithacus rubecula*, et surtout les trois Mésanges *Parus ater*, *P. major* et *P. caeruleus*.
- Très net élargissement des niches pour plusieurs espèces forestières qui se répandent largement dans les milieux buissonnants. Ce déplacement est indiqué par des flèches sur le Tableau 1 (cf. aussi Fig. 6).
- Densité totale d'individus légèrement supérieure dans la forêt du Fango à celle de son homologue continentale (64,1 couples nicheurs/10ha contre 61,1).
- En conséquence, densité spécifique moyenne supérieure sur l'île que sur le continent: 3,6 couples nicheurs contre 2,6.
- Biomasse totale légèrement inférieure sur l'île malgré un nombre total supérieur d'individus.
- Poids moyen plus faible des oiseaux insulaires: 20,3g contre 24,1g.

Les normes d'occupation de l'espace et les densités réalisées par les Mésanges dans les deux successions, Provencale et Corse, sont résumées sur le Tableau 2 qui illustre à la fois l'élargissement des niches et le processus de compensation des densités dans les vieilles forêts insulaires. Certains de ces caractères ont déjà été énoncés au début de ce travail. Ils ont été longuement discutés ailleurs dans une perspective évolutive (Blondel 1986, Blondel et al. 1988).

Ainsi se trouve campé le contexte dans lequel se déroule le programme de recherche sur les Mésanges. Comme précédemment, nous avons procédé à une démarche comparée en installant deux théâtres d'opérations, l'un sur le continent dans la cèdraie du Mont-Ventoux, l'autre dans la forêt du Fango, autour de la maison cantonnière de Pirio transformée en laboratoire d'Ecologie par l'Association Pour l'Etude Ecologique du Maquis. Quelques caractères de ces deux forêts sont indiqués sur le Tableau 3. Le programme a consisté à planter dès 1975 50 nichoirs artificiels en "ciment de bois" dans les deux sites. Ce nombre a été augmenté par la suite pour plafonner à partir de 1984 à 130 nichoirs sur le continent et 137 en Corse. Les nichoirs sont espacés d'une cinquantaine de mètres. La moitié est équipée de trous de vol de 32mm qui admettent toutes les espèces tandis que l'autre moitié est équipée de trous de vol de 26mm qui excluent la Mésange charbonnière, la Sittelle et...la Belette! Cinq espèces occupent régulièrement les nichoirs dans le site continental (les Mésanges bleue, charbonnière, noire, huppée et la Sittelle) et trois seulement dans la forêt du Fango (Les Mésanges bleue, noire et charbonnière). Le taux annuel d'occupation des nichoirs par chaque espèce figure sur le Tableau 4. Le protocole de base de collecte des données consiste en un contrôle hebdomadaire des nichoirs afin de noter leur contenu et son évolution au cours de la saison. Diverses expériences et manipulations exigent bien entendu une présence soutenue auprès des nichoirs pendant des périodes plus ou moins longues. De plus, tous les adultes sont capturés alors qu'ils nourrissent leurs jeunes. L'opération est toujours délicate et parfois acrobatique mais son enjeu est fondamental: outre le recueil de données morphométriques, la capture des adultes permet de contrôler le numéro de leur bague ou de les baguer s'ils ne le sont déjà, opération nécessaire au calcul ultérieur de paramètres aussi importants que les taux de survie adulte, les proportions de reproducteurs etc. La Mésange bleue étant la seule qui soit bien représentée dans les deux sites, c'est elle qui sera l'objet des discussions qui vont suivre.

La Mésange bleue est un petit passereau (env. 10g) à courte durée de vie, qui niche dans les cavités (arbres, murs, rochers) et qui est répandu dans la plupart des régions boisées de plaine et de moyenne altitude dans le Paléarctique occidental, de la Scandinavie aux Canaries et de l'Atlantique à la mer Caspienne et aux montagnes d'Iran. Cette espèce présente une importante variation géographique sur l'ensemble de son aire de distribution (cf. Martin 1988 pour une analyse récente du phénomène), notamment en région méditerranéenne en raison des nombreuses barrières (montagnes, étendues marines, discontinuités de biotopes) qui freinent le flux de gènes entre

populations. En France, les populations continentales appartiennent à la forme nominale *Parus caeruleus caeruleus* tandis que les populations corses appartiennent à la sous-espèce *Parus caeruleus ogliastrae* décrite par Vaurie (1957). Bien que les mâles soient légèrement plus grands et plus colorés que les femelles, seul un oeil bien exercé parvient à distinguer les sexes dans la nature. L'oiseau est sédentaire, au moins dans la moitié sud de son aire. Il atteint ses densités les plus élevées dans les forêts de Chênes caducifoliés et se nourrit essentiellement de petits arthropodes, au moins pendant la saison de reproduction. Sa nourriture préférée est constituée de chenilles lorsque celles-ci sont abondantes mais la gamme des proies peut être élargie lorsque les chenilles sont rares. Les densités atteintes par cette espèce sont très variables car elles dépendent de multiples facteurs. Dans certaines vieilles futaies de Chênes de Bourgogne qui constituent pour elles un biotope de prédilection, les densités sont de l'ordre de 11 à 15 couples/10ha (Ferry et Frochot 1970). Elles peuvent atteindre jusqu'à 20 à 30 couples dans certaines forêts d'Europe occidentale très artificialisées et équipées de nichoirs, par exemple en Belgique (Dhondt 1989). En revanche, dans les forêts primaires d'Europe centrale, comme celle de Bialowieza (Pologne), les densités sont beaucoup plus faibles, de l'ordre de 2 à 3 couples/10ha (Tomiajlojc et al. 1984). Pour plusieurs raisons expliquées par ces auteurs, d'aussi faibles densités paraissent constituer la norme dans les forêts climaciques d'Europe continentale. En région méditerranéenne, les densités sont très variables en raison de la diversité des biotopes. Les densités indiquées par Cramm (1982) et Isenmann et Cramm (1986) dans des forêts sempervirentes du Bassin Méditerranéen varient de 2,5 à 6,8 couples/10ha. Les densités de 14,1 couples réalisées dans la forêt du Fango sont élevées certes, mais n'ont rien d'exceptionnel et s'inscrivent dans la fourchette de variation trouvée en Europe. Elles ont d'ailleurs été contestées par Isenmann et Cramm (1986).

Paramètres démographiques de la Mésange bleue

L'oiseau est territorial et, au moins en Corse, demeure toute l'année sur son territoire. Il commence à construire son nid dans le courant du mois d'avril et pond dans la première quinzaine de mai. L'incubation dure 13 jours et les jeunes restent au nid pendant trois semaines. Après avoir quitté ce dernier pour ne plus jamais y revenir, les jeunes restent auprès de leurs parents qui les nourrissent pendant dix à quinze jours. C'est une période très dangereuse pour les jeunes oiseaux inexpérimentés qui sont activement recherchés par les prédateurs. A plusieurs reprises nous avons vu des Geais s'introduire dans les rondes familiales de Mésanges pour en ravir les jeunes. La dispersion n'interviendra que plus tard, dans le courant de l'été.

Les données démographiques consignées dans les Tableaux 5 et 6 permettent de dégager les grands traits de la reproduction de la Mésange bleue. Ils ont déjà été discutés par Blondel et Isenmann

(1979), Isenmann (1982), Michelland (1982) et Blondel (1985b). L'originalité de la forêt du Fango apparaît d'emblée si on compare les traits démographiques insulaires à ceux de la population continentale de référence. Par rapport à cette dernière on note que:

- la reproduction débute près de quinze jours plus tard (9 mai au lieu du 25 avril),
- le nombre moyen d'oeufs pondus est d'environ 30% inférieur (6,3 au lieu de 8,6)
- le succès de reproduction (rapport du nombre de jeunes envolés au nombre d'oeufs pondus) est du même ordre de grandeur dans les deux populations (56% en Corse contre 59% au Ventoux),
- les survies adultes calculées sur les deux jeux de données par Pradel (1988) sont légèrement plus élevées au Ventoux qu'en Corse bien que les différences ne soient pas significatives, mais la tendance est manifeste pour les deux sexes (cf. Tableaux 5 et 6).

La démographie de la Mésange bleue dans la forêt du Fango est donc très particulière et soulève de nombreux problèmes. On peut les classer en trois rubriques: pourquoi les Mésanges insulaires nichent-elles si tard alors que le site du Fango se situe plus bas en latitude et en altitude que celui du Ventoux et bénéficie de ce fait d'un climat plus chaud (Tableau 3)? Pourquoi leur fécondité est-elle plus faible?, Pourquoi les survies adultes ne sont-elles pas plus élevées compte tenu de la diminution de fécondité?

Les îles sont réputées être caractérisées par de faibles contraintes climatiques et une bonne stabilité de l'environnement du fait d'une saisonnalité moins marquée que sur les continents voisins. D'un point de vue trophique, cette moindre saisonnalité devrait se traduire par une moindre variabilité saisonnière des ressources, quelle qu'en soit l'abondance absolue. Dans ce contexte auquel s'ajoutent d'autres caractéristiques des communautés, en particulier un moindre nombre de compétiteurs et de prédateurs, de nombreux présupposés théoriques ont été formulés quant au fonctionnement des populations (cf. par exemple MacArthur et Wilson 1967, Gilbert 1980, Williamson 1981, Blondel 1986). Les populations insulaires sont réputées présenter de fortes densités, une faible fécondité et de fortes survies juvéniles et adultes. Il s'agit là des ingrédients caractéristiques des profils démographiques de type "K" correspondant à une sélection pour l'efficacité et la survie des individus dans des milieux stables et saturés. Deux caractères de la population du Fango, mais deux seulement, valident ces présupposés: les fortes densités (encore qu'elles n'aient rien d'exceptionnel) et la faible fécondité qui est la plus basse enregistrée à ce jour en Europe. En revanche, le fait que les taux de survie ne soient pas plus élevés contredit totalement les prédictions théoriques qui stipulent que la survie des adultes est inversement proportionnelle à l'effort de reproduction. A lui seul, ce paramètre remet radicalement en cause le modèle classique. Remarquons au passage que c'est pour n'avoir jamais vraiment mesuré les survies adultes que tant d'auteurs se sont hâtivement fiés aux valeurs de fécondité pour

en inférer celles des survies. Il est vrai qu'un calcul soigneux des survies nécessite de laborieux programmes de capture-marquage-recapture.

Comment expliquer le fonctionnement de cette population? Les théories modernes de biologie des populations soulignent que les cycles de vie des organismes dans chaque milieu particulier sont la résultante d'un jeu complexe d'interactions entre leurs traits d'histoire naturelle, tels que nous venons de les énumérer, et les caractères de l'environnement auxquels ils sont supposés être adaptés. L'analyse du fonctionnement d'une population nécessite d'appréhender le "système population-environnement" dans son ensemble. Le volet démographique étant établi, il convient maintenant d'aborder le volet environnemental.

Les contraintes du milieu méditerranéen

Les contraintes les plus sévères sont d'ordre climatique et trophique.

Les climats méditerranéens sont fondamentalement différents de ceux d'Europe centrale et septentrionale où ont été conduites la plupart des études sur les Mésanges. Le fait que les seconds soient caractérisés par un hiver long et froid et un été tempéré et humide alors que les premiers se caractérisent par un hiver doux et humide et un été chaud et sec constitue une inversion radicale dans la distribution saisonnière des contraintes. Les données climatologiques et les diagrammes climatiques confirment amplement ces différences sur lesquelles nous n'insisterons pas davantage ici mais dont les conséquences sont fondamentales (Blondel et al. 1987): la saison critique pour la survie des passereaux sédentaires dans les écosystèmes méditerranéens n'est probablement pas l'hiver, comme c'est le cas en Europe centrale, mais l'été dont la sécheresse et une nourriture peu abondante constituent probablement de puissants facteurs limitants. L'invasion hivernale des écosystèmes méditerranéens par tant de migrants paléarctiques (Blondel 1969, Moreau 1972) confirme bien que l'hiver n'est pas une saison écologiquement défavorable pour les oiseaux.

Sur le plan trophique, plusieurs études ont d'ores et déjà montré que les essences sempervirentes méditerranéennes produisent une nourriture moins abondante et plus tardive que les essences caducifoliées. Isenmann et Clamens (1987) ont démontré dans le Languedoc que le Chêne vert débouffe plus tard et plus lentement que le Chêne pubescent, ce qui retarde d'autant l'émergence printanière de l'entomofaune associée au feuillage, laquelle constitue l'essentiel de la nourriture des Mésanges au printemps. Ce retard a pour principal inconvénient de retarder d'autant le cycle de la reproduction, donc de le rapprocher de la saison estivale défavorable. Les conséquences de ce décalage se traduisent par une fécondité plus faible dans le Chêne vert que dans le Chêne pubescent (Isenmann 1987) et un moindre nombre de jeunes produits. De

surcroît, ces jeunes présentent à l'envol un poids légèrement inférieur à celui de leur congénères élevés dans le Chêne pubescent (Isenmann et Clamens 1987). Par ailleurs, à l'intérieur du périmètre méditerranéen, la fécondité instantanée (nombre d'oeufs produits par femelle à chaque cycle de reproduction) est fonction de trois autres facteurs: elle décroît du nord au sud (Isenmann 1987), elle décroît avec l'altitude et elle est plus faible sur substrat siliceux que sur substrat calcaire (Clamens 1988, Orsini com. or.). Il est probable que tous ces facteurs agissent plus ou moins directement à travers les disponibilités alimentaires. D'où l'hypothèse que la reproduction est plus coûteuse dans les Chênes sempervirents (Chêne vert) que dans les Chênes décidus (Chêne pubescent), plus coûteuse à mesure que les contraintes climatiques estivales deviennent plus sévères le long d'un gradient latitudinal, plus coûteuse sur substrat siliceux que sur substrat calcaire.

Par rapport à une forêt continentale décidue, la forêt du Fango devrait alors présenter des caractères d'environnement particulièrement défavorables puisqu'elle cumule trois facteurs de diminution de la fécondité: Chêne vert, basse latitude, substrat siliceux. Le retard de la reproduction et la faible fécondité des Mésanges Corses suggèrent que les ressources alimentaires sont particulièrement pauvres dans ce milieu. Il convient donc de le prouver.

Dans ce but, l'un de nous (H.Z.) a entrepris de mesurer la biomasse de chenilles par unité de volume foliaire. Le principe repose sur la mesure de la "pluie de crottes" de chenilles qui tombe des arbres entre le début du débourrement de ces derniers et la chrysalidation des papillons. Simultanément, des élevages de chenilles permettent d'établir la relation qui existe entre le poids de ces dernières et celui des crottes qu'elles produisent. La corrélation obtenue permet de convertir la pluie de crottes en biomasse de chenilles rapportée à l' unité de volume foliaire dès lors qu'on a simultanément mesuré ce dernier dans les stations de collecte. Ces données sont en cours d'analyse mais elles permettent déjà de constater que la production en chenilles de la forêt de Chênes verts du Fango est 5 à 10 fois plus faible que celle de différentes forêts décidues d'Europe centrale (les chenilles de *Lymantria dispar*, souvent très abondantes, sont exclues de l'analyse car non consommées par les Mésanges. Leur exclusion lors du tri est très facile car elles sont aisément identifiables par leur taille, leur couleur et leur aspect cannelé).

Le régime alimentaire des Mésanges dans la forêt du Fango

Il est donc établi que la productivité en chenilles, nourriture toujours préférée des Mésanges, est particulièrement faible en Corse. Pour survivre et se reproduire, elles doivent se rabattre sur d'autres proies, donc diversifier leur régime. Cette hypothèse a été testée de 1981 à 1984 par photographie automatique des proies apportées aux jeunes par leurs parents (Blondel et al. en

préparation). Deux nichoirs ont été modifiés selon une méthode adaptée du dispositif mis au point par M. Juillard (1984) dans son étude sur la Chouette Chevêche. Le dos du nichoir est découpé de façon à recevoir un appareil photographique disposé de telle manière que l'adulte se photographie lui même quand il pénètre dans le nichoir (Fig. 7). Le déclenchement est assuré par la rupture d'un rayon infrarouge qui traverse le trou de vol du nichoir chaque fois que l'oiseau y entre ou en sort. L'appareil photographique est équipé d'un moteur alimenté par une batterie de 12 volts et son magasin contient 250 poses. Les documents photographiques contiennent les informations suivantes: heure d'entrée (une montre placée à l'intérieur du nichoir au dessus du trou de vol est photographiée en même temps que l'oiseau), sexe de l'adulte, diverses informations sur la proie apportée (identité taxinomique, taille). A titre de comparaison la même opération a été conduite au Ventoux. La Fig. 8 résume les résultats qui concernent le plus directement cette discussion. De très importantes différences de régime alimentaire entre les deux stations valident l'hypothèse de départ: alors que les chenilles entrent pour 57,7% du régime des Mésanges continentales, cette proportion tombe à 17,4% en Corse. Le régime des oiseaux insulaires est effectivement beaucoup plus varié que celui de leurs congénères continentaux et les chenilles absentes sont remplacées par une grande variété d'autres proies: Araignées (26,3%), Sauterelles (17,3%), Coléoptères, Diptères, Hyménoptères, Dermaptères, Homoptères et quelques autres familles. La diversité du régime, exprimée par la fonction de Shannon H' , est de ce fait beaucoup plus élevée en Corse que sur le continent, y compris à l'intérieur des principales catégories taxinomiques (Fig.8). D'un point de vue énergétique, ces différences ont deux implications:

(1) D'après la théorie d'optimisation de la collecte de nourriture ("optimal foraging theory", Stephens and Krebs 1986), un organisme dépense plus de temps et d'énergie pour rechercher une nourriture variée que s'il se concentre sur un seul type de proie pour lequel il développe des "images de recherche" (Tinbergen 1960). La collecte de la nourriture est probablement de ce fait moins rentable en Corse que sur le continent.

(2) La qualité de la nourriture n'est pas la même pour toutes les proies, notamment son contenu hydrique. Ce point est très important en Corse, plus particulièrement à la fin de la saison de reproduction alors que les chenilles diminuent d'abondance et que les contraintes climatiques deviennent plus sévères à l'approche de l'été. Le contenu hydrique des chenilles est de l'ordre de 77% à 80% (Royama 1966, Eguchi 1980) alors que celui des Araignées n'est que de 67%. Une grande diversité de proies pauvres en eau constitue un sérieux handicap limitant pour la reproduction sur l'île.

Vers un modèle de fonctionnement de la population de Mésange bleue de la forêt du Fango

Nous disposons maintenant d'arguments pour proposer des éléments de réponse aux trois questions énumérées plus haut: Pourquoi les Mésanges corses nichent-elles si tard, pourquoi produisent-elles si peu de jeunes et pourquoi les adultes subissent-ils une mortalité aussi élevée (toutes proportions gardées)? Rappelons les principales contraintes environnementales: (1) la saison critique pour la survie n'est probablement pas l'hiver mais l'été, (2) les températures élevées dès le mois de juin sont supposées poser des problèmes d'hyperthermie et de métabolisme de l'eau, surtout chez les jeunes avant qu'ils aient quitté le nid puisque l'apport hydrique ne peut se faire qu'à travers les proies, (3) la nourriture est peu abondante et sa disponibilité est tardive dans les écosystèmes dominés par le Chêne vert.

Parce que la reproduction est toujours un événement coûteux et dangereux pour l'oiseau qui l'entreprend, les histoires de vie doivent être interprétées en termes de compromis entre besoins conflictuels. Compte tenu du fait que la quantité de temps et d'énergie dont un individu dispose pour survivre et se reproduire est toujours limitée, le problème est le suivant: quelle quantité de temps et d'énergie doit-il allouer à la reproduction et quelle quantité à sa maintenance? Car le dilemme est bien réel: ou bien se reproduire beaucoup et hypothéquer sa propre survie immédiate, ou bien alléger les coûts de reproduction et survivre plus longtemps, ce qui permet de réitérer plus tard des actes de reproduction. Autrement dit, les stratégies de reproduction doivent être interprétées en termes de contraintes de la reproduction en relation avec la survie.

Trois jeux de traits biologiques interagissent dans la décision que chaque individu doit prendre pour équilibrer au mieux ses dépenses entre reproduction et maintenance. Ces traits sont l'époque de reproduction, le nombre d'oeufs pondus et la survie (Fig. 9). La décision est individuelle car elle dépend de la "qualité personnelle" de chaque oiseau (cf. encadrés de gauche sur la Fig. 9), laquelle est fonction à la fois des caractères de son proche environnement et de son statut personnel dans la population (aptitudes démographiques et physiologiques, statut social qui sont en partie l'expression de sa compétence génétique). Ces différences de qualité individuelle sont le fondement de la variabilité, elle-même adaptative, des traits d'histoire naturelle au sein d'une même population.

1.- L'époque de reproduction.

La littérature abonde d'exemples dans lesquels le meilleur prédicteur du déclenchement de la reproduction est d'ordre climatique: l'élévation des températures au printemps est le principal stimulus du cycle de la reproduction. Dans le cas qui nous

préoccupe ici, il existe bien une forte corrélation ($P<0,01$) entre températures printanières et déclenchement de la reproduction au Mont-Ventoux (Blondel 1985b). En revanche, rien de tel n'a été trouvé en Corse où le déclenchement de la reproduction n'a pu être corrélé avec aucun facteur climatique direct. Par contre, les températures élevées qui sévissent sur l'île en juin (jusqu'à 34°C) limitent la reproduction en raison de phénomènes d'hyperthermie des jeunes au nid, de déficit hydrique et probablement aussi en raison de problèmes de parasitisme par les larves hématophages d'une mouche du genre *Trypocalliphora*. Les oeufs de ces mouches sont pondus sur les jeunes poussins quand les températures ambiantes dépassent un certain seuil de sorte que ce parasitisme n'est sévère que lors des années chaudes. S'accrochant sur les pattes et les commissures du bec, ces larves saignent les jeunes oiseaux et peuvent entraîner une mortalité considérable. Ainsi, il existe un effet direct des températures au début de la reproduction sur le continent et à la fin en Corse (Fig.9).

Si les températures n'ont pas d'action directe sur le déclenchement de la reproduction en Corse, l'explication alternative du retard de la reproduction est que l'émergence printanière des ressources alimentaires est retardée sur l'île. Les raisons de ce retard sont encore obscures car liées à la phénologie compliquée et mal connue du Chêne vert. Les données sur les variations de la biomasse de chenilles au cours du cycle reproducteur ainsi que l'analyse du régime alimentaire suggèrent fortement que la nourriture est effectivement limitante en Corse aux deux extrémités du cycle reproducteur. Elle est probablement trop pauvre en quantité et en qualité (déficit protéique) pour permettre à la femelle d'assumer le coût de formation des oeufs avant le début du mois de mai. On ne voit pas comment expliquer autrement le fait que les oiseaux attendent si longtemps pour pondre puisque les températures ambiantes sont supérieures depuis un bon mois à celles qui déclenchent la reproduction sur le continent (Tableau 3). Or les Mésanges corses ont un intérêt évident à nicher le plus tôt possible de façon à boucler leur cycle avant la saison estivale dont la rigueur est attestée sur le Tableau 3 par la chute rapide des précipitations qui va de pair avec une forte augmentation des températures entre mai et juillet. De fait, le déclin rapide de l'abondance des chenilles après le 15 juin et le fait que les Mésanges doivent se rabattre sur d'autres proies moins appétentes et moins riches en eau indiquent clairement que la nourriture est un puissant facteur limitant à la fin de la saison de reproduction. Un bon indice de pénurie alimentaire est le nombre élevé d'abandons subits des nichées, plus particulièrement en fin de saison. Les parents abandonnent brusquement leur nichée sans raison apparente (Blondel 1985b, Gaubert 1987). L'explication la plus plausible de ces abandons est que le temps et l'énergie nécessaires pour la maintenance des adultes et la croissance des poussins excèdent les capacités de collecte de la nourriture. Il est en effet important pour les animaux itéropares à soin parental de ne pas se surmener au point d'hypothéquer leurs chances de survie, donc celles de leurs jeunes. Dans de telles conditions de surmenage, mieux vaut abandonner sa nichée de façon à conserver des chances de

reproduction ultérieure (ce qu'on appelle la "valeur reproductive résiduelle"). Contrairement à bien des prédictions de biologie insulaire, les contraintes trophiques de ce système population environnement sont donc particulièrement fortes en début et en fin de saison au point que les marges de manœuvre de la population sont beaucoup plus étroites que dans la plupart des situations continentales. La durée cycle reproducteur est étroitement contenue entre deux bornes infranchissables.

2.- La grandeur de la ponte

La fécondité instantanée de la Mésange bleue au Fango est la plus faible enregistrée à ce jour en Europe. Il convient de s'en expliquer. Les théories modernes d'histoire de vie proposent que l'effort de reproduction comprend non seulement le nombre et la qualité des jeunes produits mais aussi les probabilités de survie de la femelle. Ce raisonnement s'appuie sur le fait que le coût total de reproduction comprend le coût énergétique de reproduction au temps t plus le coût affectant la valeur reproductive résiduelle qui se définit comme la probabilité de survie et de reproduction au temps $t+1$. De ce fait, la signification adaptative de la grandeur de ponte doit être interprétée en termes de compromis entre le coût total de reproduction et ses bénéfices (Fig. 9). Toute tentative d'explication de la signification évolutive de la grandeur de ponte nécessite la mesure de ce coût de la reproduction qui joue un rôle central dans les stratégies adaptatives (Nur 1988). Le problème est que ce coût est particulièrement difficile à mesurer puisqu'il peut ne se manifester que bien après chaque événement de reproduction, sous forme de péjoration de la survie ou de la fécondité ultérieure. L'hypothèse qu'il conviendra de vérifier est que les contraintes trophiques sévères qui caractérisent les systèmes sempervirents méditerranéens, plus particulièrement le système Corse, sont telles que le seul moyen d'optimiser le succès de reproduction est de réduire la fécondité. Les oiseaux doivent chercher le meilleur compromis entre qualité des jeunes produits et probabilité de survie de l'ensemble parents+jeunes. Dans des milieux aussi contraignants, le meilleur compromis possible est d'adapter la fécondité au faible nombre de jeunes que les ressources du milieu permettent de produire.

3.- Survies adultes

Les survies en milieu insulaire sont classiquement considérées comme élevées, encore que cette affirmation ne soit étayée que sur une inférence à partir d'autres paramètres. Le fait que les survies adultes moyennes (calculées sur 10 ans) ne soient pas significativement plus fortes au Fango que sur le continent, en dépit d'une moindre fécondité, a constitué une surprise de taille nécessitant une réévaluation complète du modèle de fonctionnement de cette population. On ne connaît pas les causes immédiates de mortalité mais on sait que les survies sont hypothéquées par un coût excessif de reproduction (Nur 1988) et dépendent des ressources alimentaires envisagées sur la totalité du cycle annuel. Tous les ingrédients, en particulier la clémence du climat hivernal,

paraissaient réunis pour prédire des survies élevées, notamment en hiver. On peut donc supposer que l'essentiel de la mortalité adulte advient pendant les mois d'été. Malheureusement aucune donnée ne nous permet de calculer les survies entre juillet et novembre. En tout cas, bien des arguments suggèrent que la combinaison des contraintes climatiques estivales et du coût de la reproduction qui s'achève à peine joue un rôle décisif. Les oiseaux qui viennent juste d'assumer le coût de la reproduction entrent immédiatement dans la saison estivale chaude et sèche et ont encore à accomplir leur mue qui est un processus consommateur d'énergie. Ces coûts énergétiques qui s'accumulent juste avant et pendant la saison la plus défavorable de l'année expliquent les faibles survies d'oiseaux qui ont de plus en plus de difficultés, au fur et à mesure que la saison avance, pour subvenir à leurs besoins de maintenance. Pour que le bilan démographique de la population soit équilibré, les mortalités adultes doivent obligatoirement être compensées par de meilleures survies juvéniles. Le taux très faible de recrutement local ne nous permet malheureusement pas de les calculer.

Nous dirons pour conclure que, malgré toutes les connaissances que nous en avons, l'histoire des Mésanges du Fango est loin d'être totalement racontée mais il ne peut en être autrement tant il est vrai que tout problème résolu en soulève d'autres! Deux thèmes prioritaires seront abordés si nous trouvons les moyens de les financer: 1) des recherches en écophysiologie de façon à calculer les coûts individuels réels de la reproduction (mesure du métabolisme de l'eau par injection d'eau doublement marquée) et 2) des recherches en génétique quantitative dans le but d'identifier puis de mesurer les pressions de sélection qui déterminent ces deux traits biologiques majeurs que sont la date de ponte et la fécondité.

Nous espérons avoir justifié dans ces pages le bien fondé d'une démarche basée sur l'analyse de processus interactifs entre niveaux d'organisation biologique situés en divers points des échelles de l'espace et du temps. Tout système organisé a une histoire que l'on doit s'efforcer de reconstituer pour interpréter le déterminisme de son fonctionnement actuel. La colonisation de la Corse et la composition biogéographique de sa faune sont incompréhensibles sans référence aux processus de spéciation et de mise en place des faunes au cours du Pléistocène et de l'Holocène, tout comme l'analyse du fonctionnement de populations locales nécessite de situer ces dernières dans un contexte spatial élargi. C'est parce que ces exigences ont été récemment comprises que s'est développée cette jeune discipline qu'est l'"Ecologie des Paysages". Cela nous amène à conclure sur le rôle que peuvent jouer de telles recherches en biogéographie évolutive et en biologie des populations dans une optique de gestion des espaces.

BIOLOGIE DES POPULATIONS ET RESERVE DE BIOSPHERE

Quelle contribution ces études peuvent elles apporter à la Réserve de Biosphère du MAB? Peuvent-elles conduire à des propositions en matière de gestion forestière? Une première remarque s'impose: l'intérêt du site, que l'on doit envisager à l'échelle paysagère du bassin versant du Fango, réside moins dans la protection *sensu stricto* de certaines espèces d'oiseaux (aucune n'est menacée) que dans la valeur exemplaire des systèmes étudiés. Au risque de paraître présomptueux, il faut tout de même bien reconnaître que ces programmes à très long terme qui débutèrent dès 1972 avec des moyens souvent fort limités sont parmi les plus approfondis qui aient été réalisés à ce jour au monde en milieu insulaire. C'est en tout cas certain pour les populations: aucun programme n'a été aussi loin dans la mesure de certains traits démographiques et dans la modélisation du fonctionnement de populations. Ce capital de recherche associé aux autres études menées dans cette vallée dans d'autres disciplines (mammalogie, herpétologie, entomologie, botanique etc.) et qui, dans bien des cas, sont parfaitement complémentaires des nôtres car réalisés selon les mêmes problématiques, devrait être largement utilisé pour valoriser cette Réserve et justifier de courageux programmes de gestion.

A cet égard, le point le plus urgent concerne la réhabilitation de la futaie de Chênes verts. Un programme a déjà été initié dans ce sens par l'Office National des Forêts. Il faut absolument le poursuivre et l'améliorer au fur et à mesure que se perfectionneront les techniques de gestion de ce type de forêt, qui sont probablement difficiles à mettre au point compte tenu de la biologie particulière de cette essence pour laquelle on manque d'expérience forestière de longue durée. Il faut absolument enrayer l'invasion du maquis qui arrive immanquablement chaque fois qu'un vieux chêne s'abat. La futaie du Fango est encore une des plus belles de Méditerranée occidentale et en tout cas la dernière futaie digne de ce nom en France. C'est aussi la seule vraie futaie insulaire de Chêne vert de toute la Méditerranée. Mais il s'y pose d'évidents problèmes de régénération et il est loin d'être sûr que l'autorégénération soit suffisante. A tous ces titres, cette forêt en particulier et le paysage dans sa globalité justifient pleinement le classement en Réserve de Biosphère à condition bien sûr que cette mesure louable soit accompagnée de programmes de gestion dans lesquels les différents spécialistes et partenaires soient consultés et soient partie prenante dans la gestion du système. Pour ce qui concerne les oiseaux, les mesures de gestion ne sont que forestières. Certes les nichoirs qui ont été installés ont favorisé la reproduction des Mésanges mais tel n'était pas le but car leur fonction n'est qu'expérimentale. Les peuplements d'oiseaux sont étroitement tributaires de la structure de la forêt et de son extension spatiale. C'est du succès ou de l'échec de la gestion forestière que dépendra l'avenir de ces peuplements et populations dont le fonctionnement est à la fois singulier et fascinant.

REMERCIEMENTS

L'assistance du Parc Naturel Régional de Corse nous a été généreusement offerte depuis longtemps sous des formes diverses, en particulier à l'occasion du présent contrat. Nous l'en remercions chaleureusement. L'ensemble de ces programmes n'aurait pu être conduit depuis si longtemps et de façon si approfondie sans la sollicitude constante de l'Association Pour l'Etude Ecologique du Maquis. Nous sommes particulièrement redevables à Georges et Denise Viale de nous avoir toujours offert les facilités du laboratoire de Pirio sans la moindre réserve même si nous fûmes parfois quelque peu envahissants. Nous remercions aussi le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (Muséum National d'Histoire Naturelle) d'avoir bien voulu accepter notre programme et de nous avoir fourni les bagues nécessaires à la reconnaissance individuelle des Mésanges. L'Office National des Forêts a accepté avec compréhension l'installation de nos nichoirs, qu'il en soit vivement remercié. Un grand merci aussi à Michel Juillard qui ne s'est pas contenté de nous conseiller dans l'adaptation de son système de prise de vue automatique mais qui nous a de surcroît prêté un de ses appareils ainsi que de nombreux accessoires. De très nombreuses personnes ont participé de près ou de loin à ces programmes. Il est impossible de toutes les citer mais nous nous devons de remercier tout particulièrement O. Badan, M. Berenguel, P. Burg, G. et B. Chapot, H. Gaubert, P. Isenmann, P. Jacob, L. Knaepkens, J.-D. Lebreton, J.-L. Martin, R. Mazet, P. du Merle, D. Michelland, J.-F. Noblet, Ph. Orsini, R. Pradel, N. et G. Rieff, G. Rocamora, G. Roubaud, V. Simeoni, J.M. Vuillamier ainsi que de nombreux amis et étudiants qui souffrissent si longtemps à l'affût des Mésanges. Nous remercions enfin le secrétariat et le service de dessin du CEPE Louis Emberger qui ont réalisé les Tableaux et Figures de ce document.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen, T.H. and Starr, T.B. 1982. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Blondel, J. 1969. *Synécologie des passereaux résidents et migrants dans un échantillon de la région méditerranéenne française*. Thèse Doct. Etat, CRDP, Marseille.
- Blondel, J. 1981. Structure and dynamics of bird communities in Mediterranean habitats. Pages 361-385 in F. di Castri, D.W. Goodall and R.L. Specht, (eds.). *Maquis and Chaparrals, Coll. Ecosystems of the World*, UNESCO, Elsevier, Amsterdam.
- Blondel, J. 1985a. Habitat selection in island versus mainland birds. Pages 477-516 in M.L. Cody (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, New York.
- Blondel, J. 1985b. Breeding strategies of the Blue Tit and the Coal Tit (*Parus*) in mainland and island Mediterranean habitats: a comparison. *J. Anim. Ecol.* 54, 531-556.
- Blondel, J. 1986. *Biogéographie Evolutive*. Masson, Paris.
- Blondel, J. 1987. From biogeography to life history theory: a multithematic approach. *J. Biogeogr.* 14: 405-422.
- Blondel, J. 1988. Biogéographie évolutive à différentes échelles: l'histoire des avifaunes méditerranéennes. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.*, Ottawa, sous presse.
- Blondel, J., Chessel, D. and Frochot, B. 1988. Bird species impoverishment, niche expansion and density inflation in Mediterranean island habitats. *Ecology* 69: 1899-1917.
- Blondel J., Clamens, A., Cramm, P., Gaubert, H. and Isenmann, P. 1987. Population studies of tits in the Mediterranean region. *Ardea* 75, 21-34.
- Blondel, J. and H. Farré. 1988. The convergent trajectories of bird communities in European Forests. *Oecologia (Berl.)* 75: 83-93.
- Blondel, J. et Frochot, B. 1976. Caractères généraux de l'avifaune Corse; effets de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse* 619/620, 63-74.
- Blondel, J. et Isenmann, P. 1979. Insularité et démographie des Mésanges du genre *Parus* (Aves). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, t. 289, 161-164.
- Clamens, A. 1988. Déterminants écologiques de la date de ponte et de la grandeur de ponte de la Mésange bleue (*Parus caeruleus*): le cas de la chênaie de Chênesverts. Thèse Univ. Montpellier.
- Cramm, P. 1982. La reproduction des Mésanges dans une chênaie verte du Languedoc. *L'Oiseau* 52: 347-360.
- Dhondt, A.A. 1989. Blue tit. In I. Newton (ed.). *Lifetime Reproduction in Birds*. Academic Press, New York. *In press*.
- Eguchi, K. 1980. The feeding ecology of the nestling great tit, *Parus major minor*, in the temperate ever-green broadleaved forest II. with reference to breeding biology. *Res. Popul. Ecol.* 22: 284-300.
- Ferry, C. et Frochot, B. 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 24: 153-250.

- Gamisans, J. 1975. La végétation des Montagnes Corse. Thèse Etat, Univ. Marseille III.
- Gaubert, H. 1985. Etude comparée de la croissance pondérale des jeunes de deux populations de Mésange bleue *Parus caeruleus* L., en Provence et en Corse: augmentation expérimentale de la taille des nichées. *Acta Ecologica/Oecol. Gener.* 6: 305-316
- Gaubert, H. 1987. De la théorie à l'expérimentation: que nous apprennent les Mésanges sur la théorie des stratégies adaptatives? Thèse, Univ. Sci. Tech. Languedoc.
- Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction?. *J. Biogeogr.* 7: 209-235.
- Isenmann, P. 1982. The influence of insularity on fecundity in tits (Aves, Paridae) in Corsica. *Acta Oecologia/Oecol. gener.* 3: 295-301.
- Isenmann, P. 1987. Geographical variation in clutch-size: the example of the Blue Tit (*Parus caeruleus*) in the Mediterranean area. *Die Vogelwarte* 34: 93-99.
- Isenmann, P. et Cramm, P. 1986. Les densités de Mésanges (Paridae) sont-elles plus fortes en Corse que sur le continent? Le cas de la chênaie verte. *L'Oiseau* 56: 369-374.
- Isenmann, P., Cramm, P. et Clamens, A., 1987. Etude comparée de l'adaptation des mésanges du genre *Parus* aux différentes essences forestières du bassin méditerranéen occidental. *Rev. Ecol. (Terre et Vie) Suppl.* 4: 17-25.
- Juillard, M. 1984. La Chouette Chevêche. Société romande pour l'étude et la protection des oiseaux, Prangins.
- MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Martin, J.-L. 1982. L'infiltation des oiseaux forestiers dans les milieux buissonnantes de Corse. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 36: 397-419.
- Martin, J.-L. 1984. Island biogeography of Corsican birds: some trends. *Holarctic Ecology* 7: 211-217.
- Martin, J.-L. 1988. Variation géographique et spéciation: le cas de *Parus caeruleus*. Thèse d'Etat, Univ. de Montpellier.
- Michelland, D. 1982. Survie en milieu insulaire: quelle stratégie? Le cas des Mésanges en Corse. *Rev. Ecol (Terre et Vie)* 36: 187-210.
- Moreau, R.E. 1972. *The Palaearctic-African Bird Migrations Systems*. Academic Press, London and New York.
- Noblet, J.F. 1987 (ed.). *Les Mammifères en Corse*. Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio.
- Nur, N. 1988. The consequences of brood size for breeding Blue tits. III. Measuring the cost of reproduction: survival, future fecundity, and differential dispersal. *Evolution* 42: 351-362.
- Reille, M. 1975. Contribution pollenanalytique à l'histoire holocene de la végétation de la montagne Corse. Thèse Fac. Sci. Aix-Marseille III.
- Royama, T., 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nesting great tits, *Parus major*. *Ibis* 108: 313-347.
- Stephens, D.W. and Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

- Thibault, J.-Cl. 1983. Les Oiseaux de la Corse. Parc Nat. Région. Corse, Ajaccio.
- Tinbergen, L. 1960. The natural control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 13: 265-343.
- Tomialojc, L., Wesolowski, T. and Walankiewicz, W. 1984. Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 20: 241-310.
- Vaurie, Ch. 1957. Systematic notes on Palearctic birds. N° 26. Paridae: the *Parus caeruleus* complex. *Am. Mus. Novit.* 1833: 1-15.
- Vigne, J.D. 1983. Les Mammifères Terrestres non Volants du Post-glaciaire de la Corse. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, Paris.
- Voous, K.H. 1960. *Atlas of European Birds*. Nelson, Edinburgh.
- Williamson, M. 1981. *Island Populations*. Oxford Univ. Press.

LEGENDE DES FIGURES

Figure 1: L'étude des systèmes biologiques est réalisée à quatre niveaux complémentaires d'organisation: 1) niveau de l'aire Méditerranéenne dans son ensemble (les nombres d'espèces d'oiseaux nicheurs sont indiqués dans les différentes entités géographiques délimitées sur la carte), 2) niveau régional, par exemple la Corse par comparaison avec trois régions de superficie semblable sur le continent (cercles), 3) niveau des peuplements, par exemple successions écologiques homologues en Corse et sur le continent, enfin 4) niveau des populations, par exemple biologie comparée des Mésanges dans une vieille forêt insulaire et son homologue continentale.

Figure 2: Relation log-log entre la richesse en oiseaux nicheurs (S) des îles et territoires continentaux méditerranéens et leur superficie (A en Km²).

Figure 3: Appauvrissement de l'avifaune nicheuse Corse (109 espèces) par rapport à celles de trois régions continentales de superficie similaire (170 à 173 espèces). Modalités de la répartition des espèces dans les différents stades de deux successions écologiques. Alors que le nombre total d'espèces dans les successions insulaire et continentale est à peu près identique, le nombre d'espèces par stade est très différent d'une succession à l'autre.

Figure 4: Convergence des trajectoires suivies par les peuplements d'oiseaux le long de quatre successions écologiques situées en Provence, en Corse, en Pologne et en Bourgogne. Ce phénomène est exprimé sur le plan factoriel F1*F4 d'une Analyse Factorielle des Correspondances. Les stades I (milieux buissonnants bas) à VI (forêt mature) jalonnent le sens de progression des successions. On remarque que chacune a son origine en un point particulier de l'espace factoriel (chaque successions est alors caractérisée par des espèces qui lui sont propres) mais que toutes convergent au stade forestier VI, ce qui souligne l'homogénéisation des faunes forestières à l'échelle européenne (Blondel et Farré 1988).

Figure 5: Représentation sur le plan factoriel F1*F3 d'une Analyse Factorielle des Correspondances des peuplements d'oiseaux le long des successions forestières Provencale (P1 à P6) et Corse (C1 à C6). Les ellipses rassemblent les relevés d'avifaune (carrés) réalisés dans chaque stade successional. On remarque 1) la convergence des deux successions dans le dernier stade forestier, 2) le chevauchement beaucoup plus large des ellipses de dispersion (= peuplements) en Corse qu'en Provence, ce qui matérialise la réalité d'une occupation plus diffuse de l'espace par les oiseaux sur l'île (= élargissement des niches (Blondel et al. 1988).

Figure 6: Profils d'occupation de l'espace par les différentes espèces en Provence et en Corse. A= espèces n'existant qu'en

Provence, B= espèces présentes dans les deux régions, C= espèces présentes seulement en Corse. Les chiffres se rapportent au code des espèces indiqué au regard de chacune sur le Tableau 1. Le groupe II de la catégorie B rassemble les espèces forestières qui présentent le plus fort élargissement de niche, cf. texte (Blondel et al. 1988).

Figure 7: Une Mésange bleue apporte une Tipule à ses jeunes (Ventoux, mai 1983).

Figure 8: Composition du régime alimentaire des jeunes Mésanges au nid au Ventoux et en Corse. N= nombre de proies examinées, H' et chiffres dans les diagrammes= diversité de Shannon.

Figure 9: Biologie comparée de la Mésange bleue en Provence et en Corse. La "décision" que chaque femelle prend pour entreprendre sa reproduction dépend d'un jeu d'interactions entre l'époque de ponte, le nombre d'oeufs à pondre et les chances de survie d'elle même et de ses jeunes. Les différences entre les deux populations ne peuvent être expliquées que par une analyse détaillée des interactions entre les traits d'histoire naturelle de chacune et les caractères de l'environnement auxquels ces traits sont adaptés.

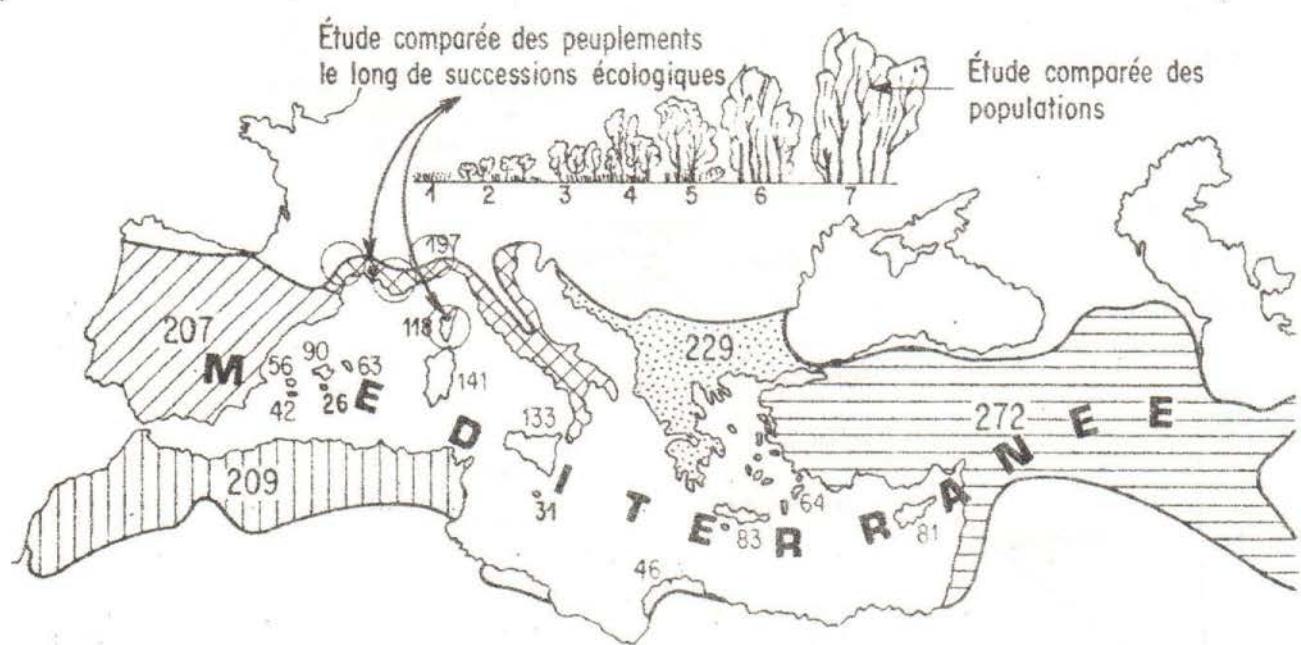


Fig. 1

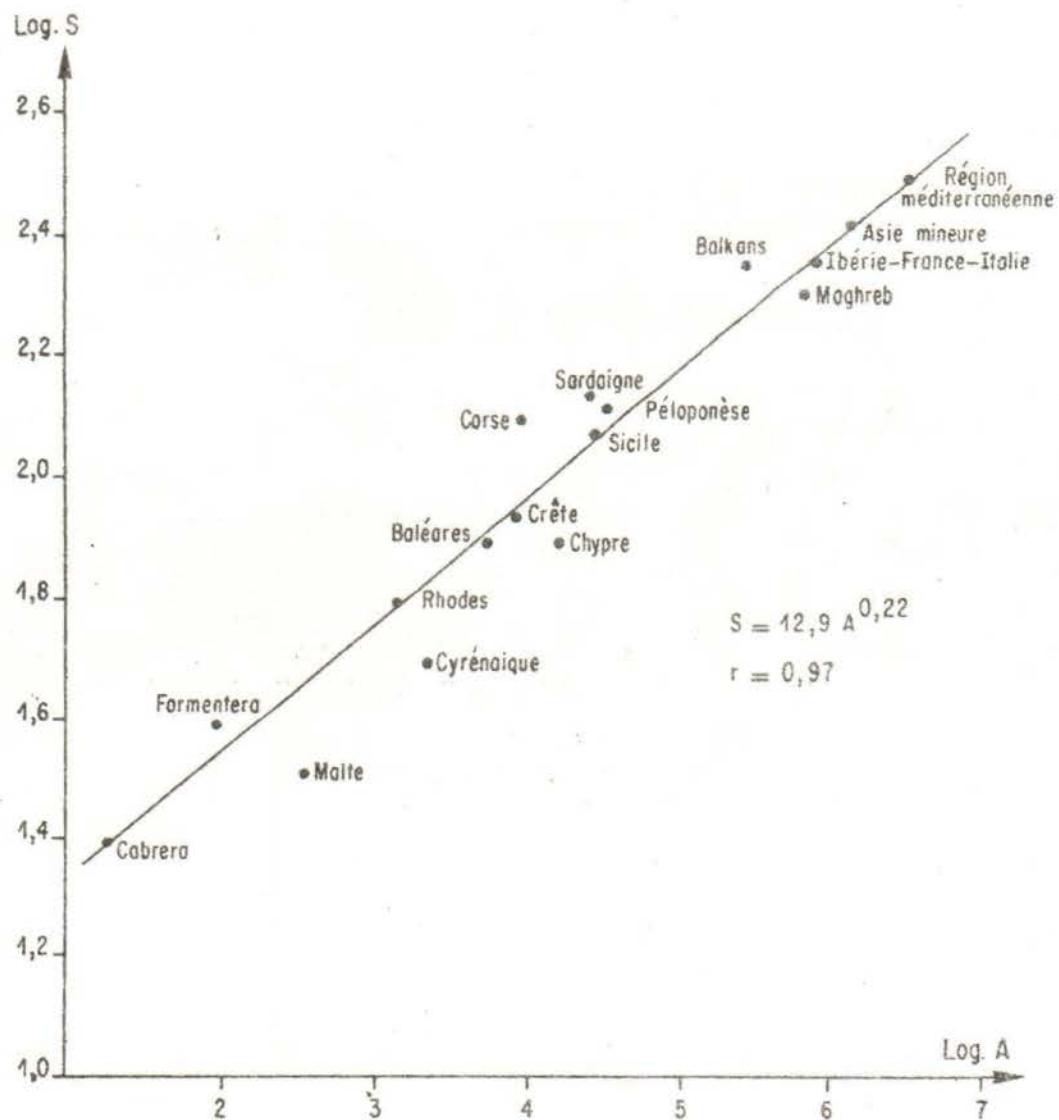


Fig. 2

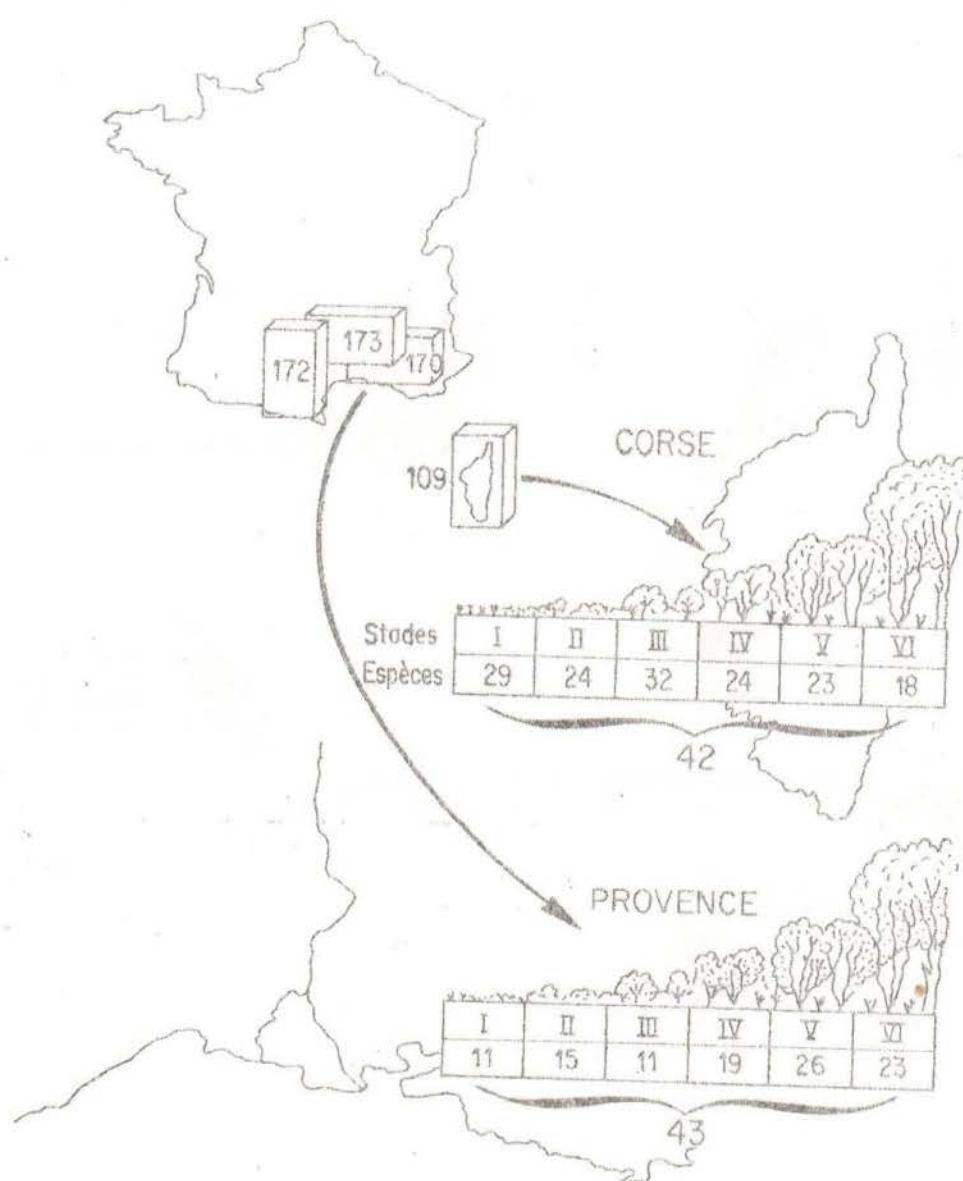


Fig. 3

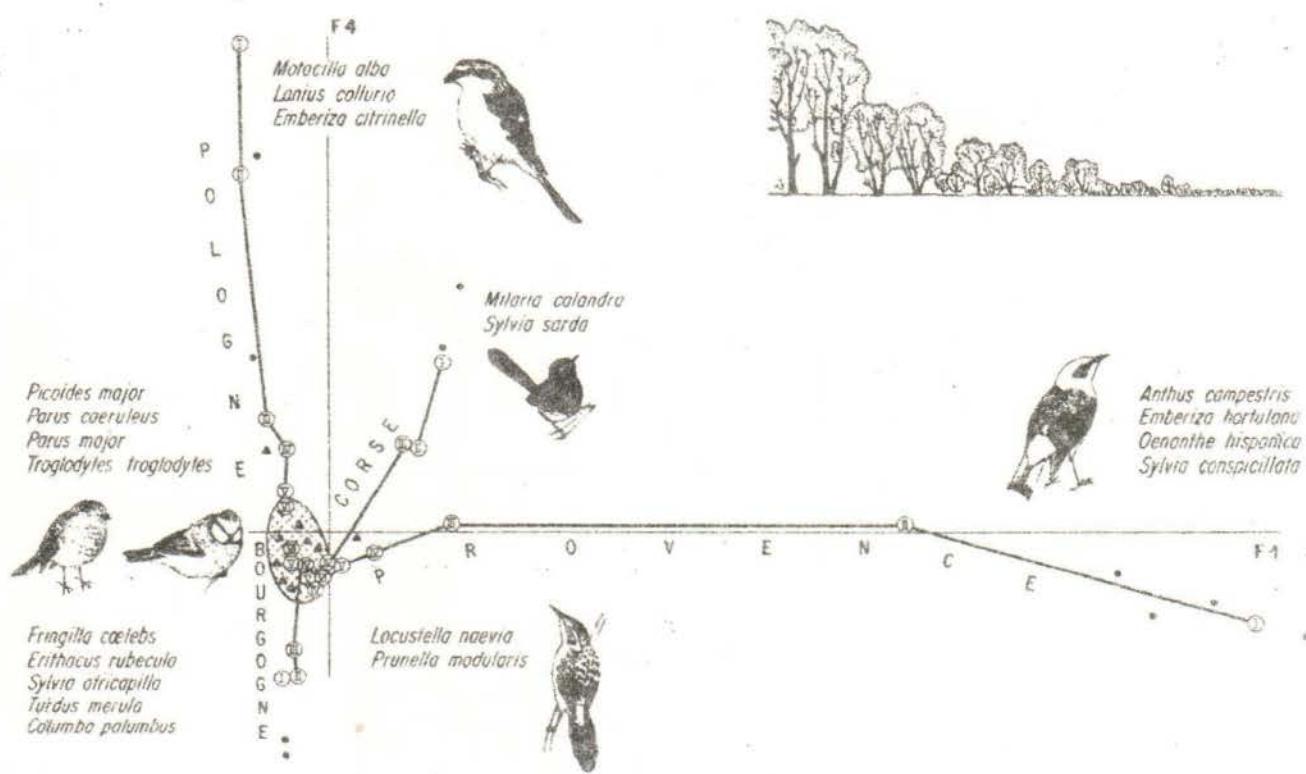


Fig. 4

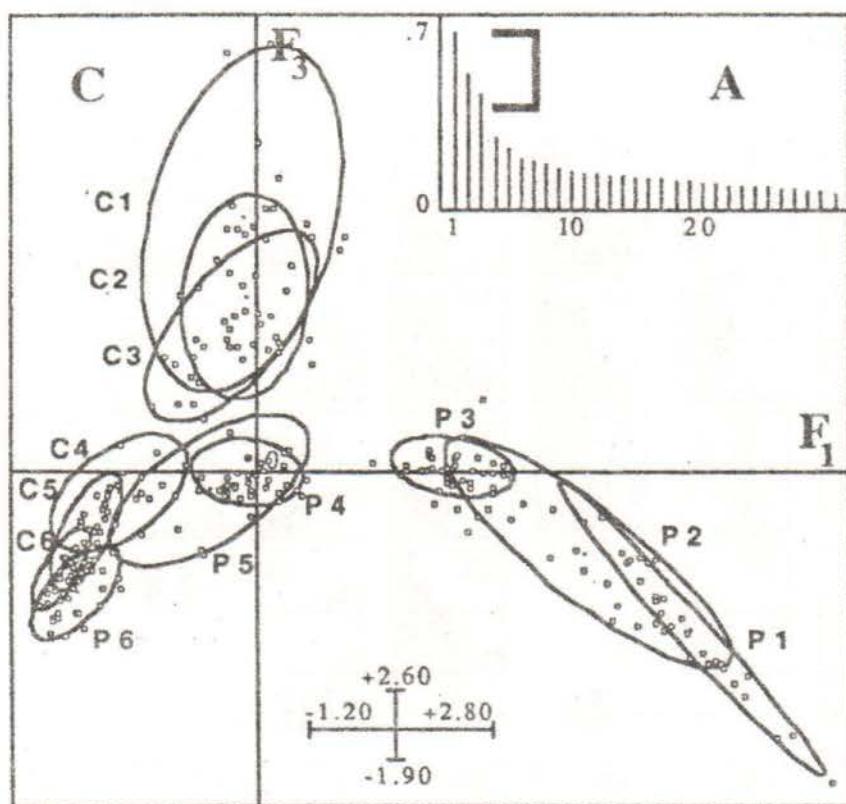


Fig. 5

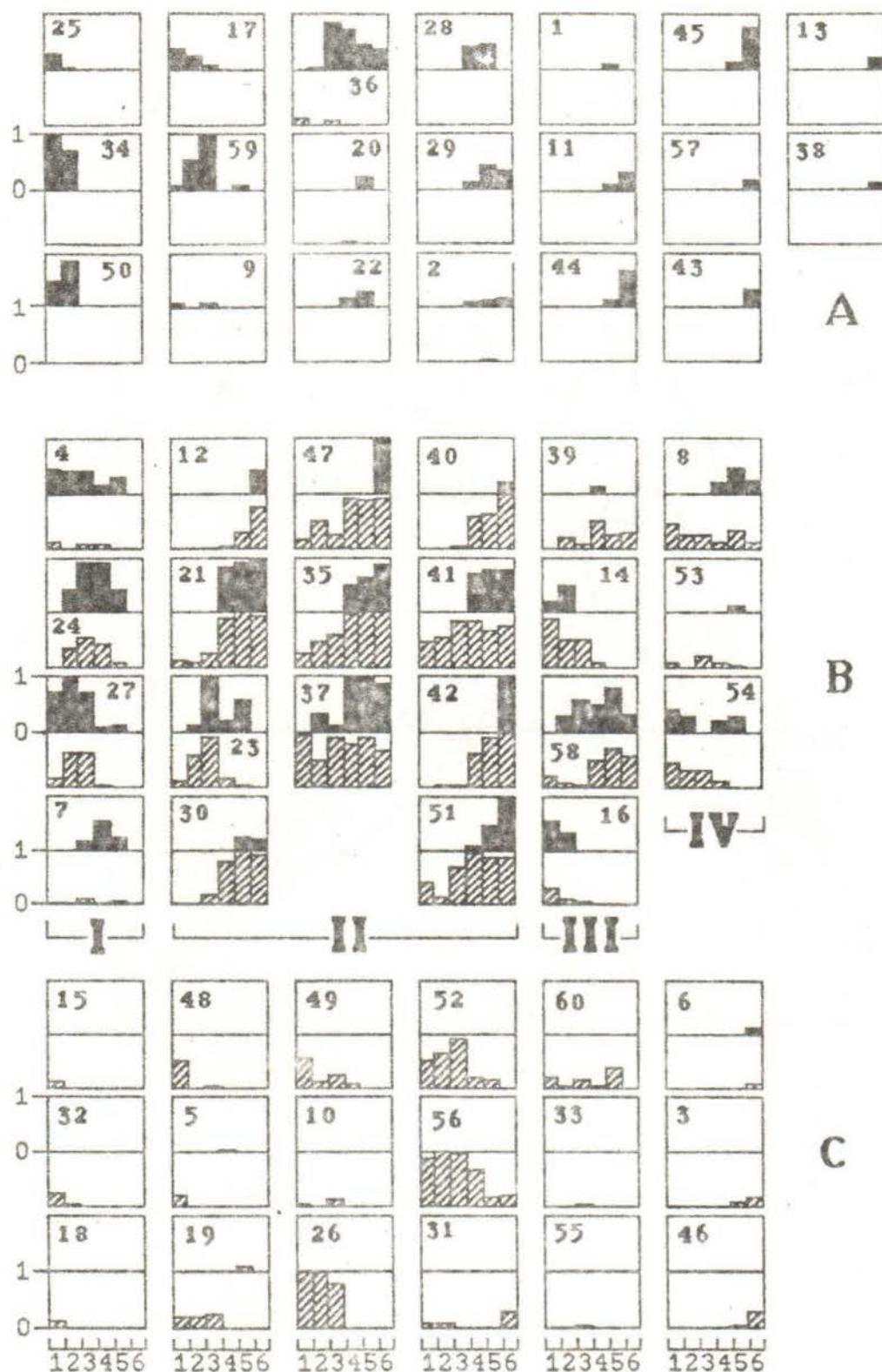


Fig. 6

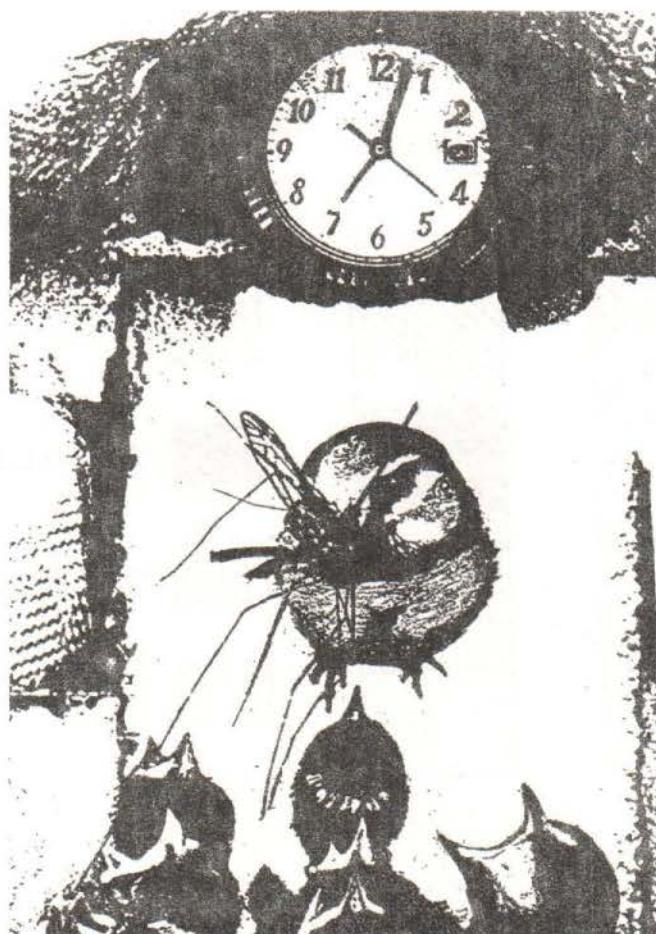


Fig. 7

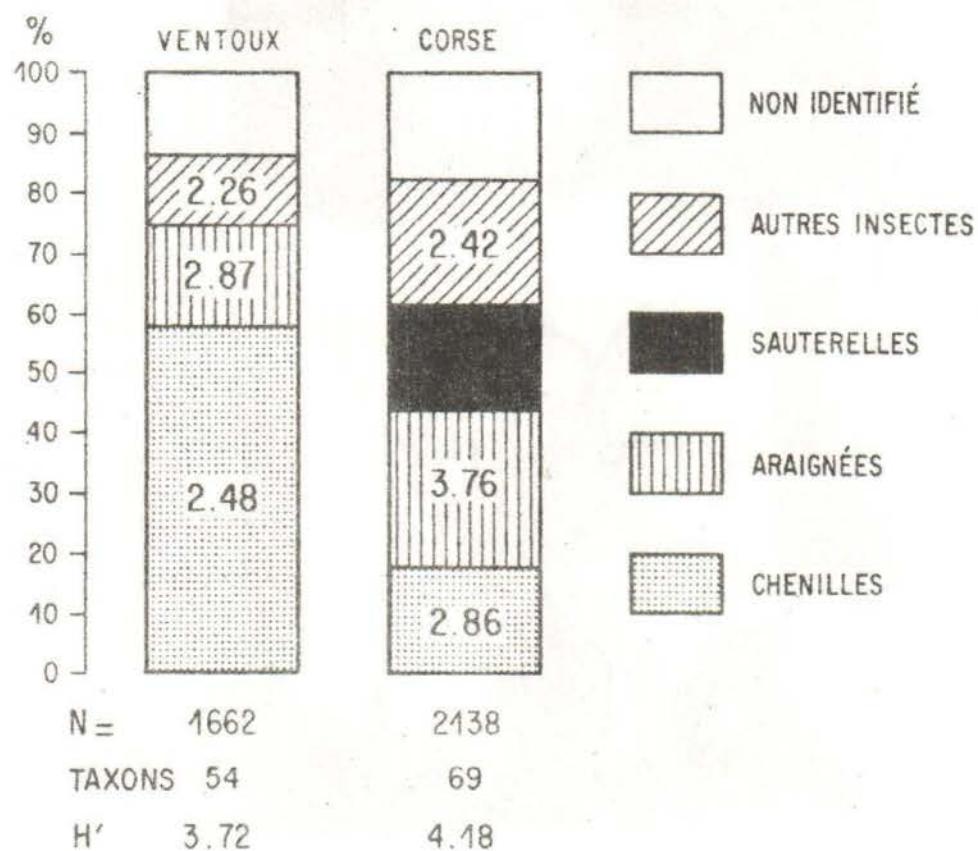


Fig. 8

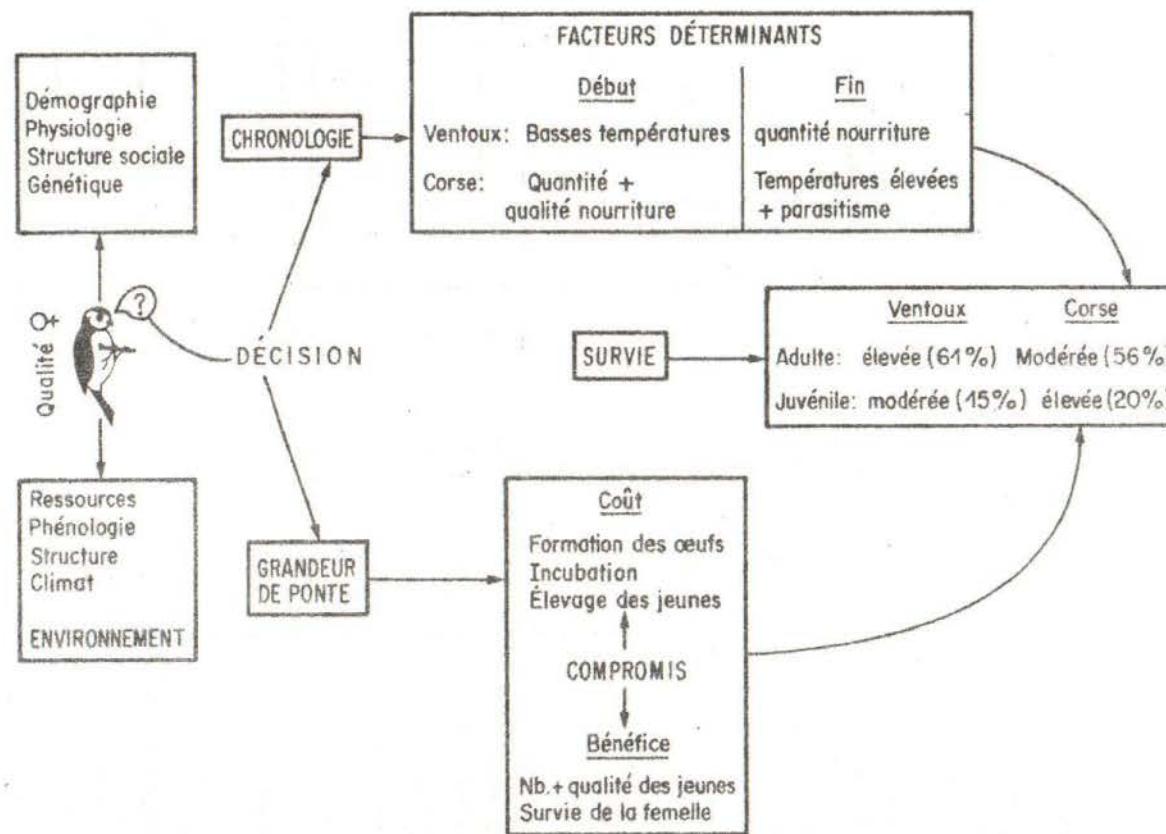


Fig. 9

Table 1 - Composition des peuplements d'oiseaux des stades successifs 2, 4 et 6 (vieille forêt) des successions provençale et Corse. Les chiffres indiquent les densités sur 10 ha. Les flèches indiquent la direction de l'élargissement des niches en Corse (Blondel et al., 1988).

SPECIES	PROVENCE			CORSICA		
	P2	P4	P6	C2	C4	C6
Accipiter nisus (2)		.1	.1			
Buteo buteo (3)						.1
Alectoris rufa (4)	.2	.1			.1	
Columba palumbus (6)			.1			.1
Streptopelia turtur (7)		1.2				
Cuculus canorus (8)		.1	.1	.1	.1	.1
Picus viridis (11)			.3			
Picoides major (12)			1.8			
Picoides minor (13)			.2			.1 ← 1.1
Lullula arborea (14)	1.0			.9	.1	
Alauda arvensis (15)				.1		
Anthus campestris (16)	.7			.1		
Lanius excubitor (17)	.3					
Lanius collurio (19)				.2	.1	
Sylvia atricapilla (21)		6.1	5.5	.3 ← 7.1 ← 6.7		
Sylvia hortensis (22)		.3				
Sylvia melanocephala (23)	.4	.3		1.8	.2	
Sylvia cantillans (24)	1.8	8.3		1.0	2.0	
Sylvia conspicillata (25)	.1					
Sylvia sarda (26)				3.9		
Sylvia undata (27)	4.4	.1		1.4	.1	
Phylloscopus collybita (28)		.7				
Phylloscopus bonelli (29)		.2	1.0			
Regulus ignicapillus (30)			1.5			7.3 ← 9.0
Muscicapa striata (31)						1.8
Saxicola torquata (32)				.3		
Oenanthe hispanica (34)	2.8					
Erithacus rubecula (35)		2.3	6.1	1.7 ← 4.4 ← 5.7		
Luscinia megarhynchos (36)	.2	4.5	1.4			
Turdus merula (37)	1.1	8.0	3.8	1.5	1.4	1.1
Turdus viscivorus (38)			.2			
Aegithalos caudatus (39)		.3		1.1 ← 1.9 ← 1.1		
Parus ater (40)			.2			1.2 ← 4.1
Parus major (41)		2.2	3.2	1.7 ← 3.6 ← 4.7		
Parus caeruleus (42)			11.5	.5 ← 3.3 ← 14.1		
Parus cristatus (43)			1.8			
Sitta europaea (44)			2.1			
Certhia brachyactyla (45)			6.8			
Certhia familiaris (46)						1.6
Troglodytes troglodytes (47)			5.0	2.8 ← 6.3 ← 5.0		
Emberiza cirlus (49)				.4	.1	
Emberiza hortulana (50)	2.7					
Fringilla coelebs (51)		.2	7.7	.6 ← 6.9 ← 6.4		
Carduelis carduelis (52)				1.6	.4	
Carduelis chloris (53)					.1	
Carduelis cannabina (54)	.7	.2		1.6		
Serinus citrinella (56)				5.3	1.7	.4
Oriolus oriolus (57)			.1			
Garrulus glandarius (58)	.2	1.0	.6	.1	.9	1.0
Pica pica (59)	.5					
Corvus cornix (60)				.1	.1	
Nombre d'espèces	15	19	23	24	24	18
Densité totale (couples/10 ha)	17.1	36.2	61.1	29.1	49.5	64.1
Densité spécifique moyenne	1.1	1.9	2.6	1.2	2.1	3.6
Biomasse totale (g)	1192	3030	2942	1156	2079	2602
Poids moyen des espèces (g)	34.8	41.8	24.1	19.9	21.0	20.3

Tab. 2 - Distribution et densités (nombre de couples/10 ha) des mésanges dans deux successions écologiques (Provence et Corse).

Stades de la succession	1	2	3	4	5	6
PROVENCE						
Mésange charbonnière				2,16	3,08	3,20
Mésange bleue					11,55	
Mésange noire					0,18	
Mésange huppée					1,76	
CORSE						
Mésange charbonnière	1,60	1,70	2,55	3,59	2,62	4,67
Mésange bleue		0,52	0,20	3,33	7,86	14,15
Mésange noire				1,25	2,10	4,10

Tab. 3 - Quelques caractères géographiques et climatiques des forêts du Ventoux et du Fango.

	VENTOUX	FANGO
Coordonnées géographiques	44° 08' N', 5° 11' E	42° 24' N, 8° 44' E
Altitude	800 - 1 000 m	100 - 200 m
Arbres dominants	Cèdre, Pin Chêne pubescent	Chêne vert
Températures moyennes		
Avril	7,6°C	12,3°C
Mai	11,6°C	15,6°C
Juin	15,8°C	20,3°C
Juillet	17,8°C	23,3°C
Précipitations moyennes		
Avril	82 mm	97 mm
Mai	97 mm	64 mm
Juin	76 mm	39 mm
Juillet	69 mm	13 mm

Tableau 4 - Taux d'occupation des nichoirs ou Mont-Ventoux et en Corse de 1976 à 1988, V = Ventoux, C = Corse

Année	Localité	Nb. de' Nichoirs	Més. bleue		Més. Charb. ¹		Més. Noire		Més. huppée		Sittelle		Taux total d'occupation
			N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
1976	V	50	4	8,0	6	24	7	14,0	0	0	0	0	34,0
	C	50	8	16,0	0	0	6	12,0	-	-	-	-	28,0
1977	V	50	8	16,0	22	88	11	22,0	0	0	0	0	82,0
	C	47	17	36,2	0	0	11	23,4	-	-	-	-	59,6
1978	V	50	13	26,0	17	68	13	26,0	0	0	0	0	86,0
	C	48	21	43,7	0	0	7	14,6	-	-	-	-	58,3
1979	V	50	14	28,0	17	68	8	16,0	1	2,0	0	0	80,0
	C	48	13	27,1	2	4,2	7	14,6	-	-	-	-	45,8
1980	V	70	16	22,8	22	63	15	21,4	3	4,3	3	4,3	84,3
	C	63	17	27,0	1	3,2	7	11,1	-	-	-	-	39,7
1981	V	67	16	23,9	19	56,7	10	14,9	4	6,0	2	3,0	76,1
	C	53	19	35,8	3	11,3	6	11,3	-	-	-	-	52,8
1982	V	69	19	27,5	16	46,4	6	8,7	2	2,9	2	2,9	65,5
	C	43	16	37,2	1	4,6	5	11,6	-	-	-	-	51,2
1983	V	69	21	30,4	20	58,0	-	4,3	3	4,3	2	2,9	71,0
	C	67	24	35,8	4	11,9	1	1,5	-	-	-	-	43,3
1984	V	70	17	24,3	20	57,1	6	8,6	2	2,8	1	1,4	65,7
	C	62	26	41,9	5	16,1	4	6,4	-	-	-	-	56,4
1985	V	120	15	12,5	29	48,3	30	25,0	5	4,2	2	1,7	67,5
	C	116	29	25,0	5	8,6	8	6,9	-	-	-	-	36,2
1986	V	130	18	13,8	35	30,4	28	21,5	5	3,8	2	1,5	67,7
	C	137	35	25,5	7	10,2	10	7,3	-	-	-	-	38,0
1987	V	130	21	16,1	32	27,8	42	32,3	4	3,1	3	2,3	78,5
	C	137	52	38,0	7	10,2	11	8,0	-	-	-	-	51,1
1988	V	130	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	C	137	63	46,0	8	11,7	11	8,0	-	-	-	-	59,8

(1) Calculé par rapport à la moitié du nombre de nichoirs (nichoirs à grand trou)

Tableau 5 - Paramètres démographiques de la Mésange bleue au Ventoux (1ère ponte)

Année	Nb. de nichoirs	Nb. de couples	Date de ponte	Grandeur de ponte	Nb. de poussins éclos(1)			Nb. de poussins en volés(1)			Nb. de pontes	2ème pontes	Echecs (2)	Survies adultes(3)	
					X	σ	%	X	σ	%					
1976	50	3	25,4	10,58	8,7	0,58	7,0	2,65	80	6,3	2,08	72	1	33,3	0 0 0
1977	50	8	24/4	7,41	9,2	1,16	8,5	0,76	92	6,9	3,09	75	0	0,0	0 1 1
1978	50	10	27,4	5,08	8,4	1,26	7,1	1,79	85	2,7	2,79	32	3	30,0	0 4 4
1979	50	10	30,4	7,24	9,8	2,54	7,8	3,22	80	6,6	3,31	67	3	30,0	0 2 1
1980	70	10	26/4	5,53	8,6	1,90	6,1	2,76	71	3,3	3,00	38	4	40,0	1 2 1
1981	67	14	17/4	6,73	8,7	1,07	6,2	3,28	71	4,3	3,08	49	1	7,1	0 3 2
1982	69	14	18/4	8,72	8,9	1,29	8,6	1,56	97	6,8	3,37	76	2	14,3	3 2 1
1983	69	16	26/4	6,91	8,4	1,71	5,5	3,11	65	2,7	3,52	32	5	31,2	1 5 5
1984	70	13	28/4	3,82	8,5	0,97	7,2	2,64	85	3,9	2,34	46	4	30,1	1 2 2
1985	120	12	25/4	7,97	8,9	1,44	6,8	3,46	76	5,4	2,91	61	2	16,7	2 0 0
1986	130	16	02/5	4,18	9,1	1,50	8,0	1,97	88	6,8	2,98	75	0	0,0	1 0 0
1987 ⁴	130	21	26/4	3,27	7,7	2,06	5,7	2,81	74	1,9	2,72	25	0	0,0	5 7 1
1988	130	24	27/4	3,68	8,8	1,47	6,5	2,98	74	5,3	3,11	60	1	4,2	1 2 1
1976-88 ⁵	171	25/4	8,52	8,6	1,59	7,6	1,81	88	5,1	3,32	59	26	15,2	12 31 18	0,64 0,59

(1) par rapport au nombre d'oeufs pondus

(2) P = préddation, A = abandon + intempéries, M = manipulation

(3) = Calculées par le modèle de Jolly-Seber (Pradel 1988)

(4) Prédation exceptionnelle par une fouine

(5) 1987 exclus pour le calcul du nombre de poussins en volés

Tableau 6 - Paramètres démographiques de la Mésange bleue en Corse (1ère ponte)

Année	Nb. de nich.	Nb. de couples	Date de ponte	Grandeur de ponte	Nb. de poussins éclos(1)			Nb. de poussins en volés(1)			Echecs ²	Survies adultes(3)		
					X	σ	%	X	σ	%			σ	Ω
1976	50	8	15/5	5,1	6,4	0,92	5,5	0,93	86	5,2	0,71	81	0	0 0 0
1977	47	17	13/5	7,9	5,8	1,06	4,0	2,35	69	1,9	2,51	33	1	8
1978	48	21	16/5	5,7	5,7	1,35	2,0	2,43	35	1,1	1,96	19	1	13
1979	48	13	19/5	5,5	6,0	1,41	4,4	2,63	73	1,4	2,33	23	9	3 5
1980	63	17	19/5	6,5	5,8	0,95	4,8	2,56	83	3,7	2,73	64	1	2
1981	53	19	10/5	6,6	6,3	0,89	4,0	2,73	63	2,2	2,44	35	9	1
1982	43	17	13/5	3,6	6,1	0,88	4,7	2,16	77	3,9	2,25	64	3	1
1983	67	25	13/5	3,7	6,5	1,10	5,4	2,24	83	4,1	2,71	63	1	4
1984	62	26	11/5	7,2	6,7	0,75	4,8	3,02	72	3,1	3,32	46	6	4 2
1985	116	30	8/5	7,7	6,7	1,14	5,5	2,20	82	5,0	3,38	75	6	3
1986	137	35	9/5	5,4	6,9	1,10	5,2	2,25	75	4,6	2,50	67	5	5 1
1987	137	52	7/5	7,1	6,7	1,12	5,4	2,20	81	4,1	2,71	61	4	6 7
1988	137	65	12/5	5,5	6,4	1,08	5,4	2,27	84	3,7	2,94	58		
1976-88	345	9/5	13,88	6,3	1,05	4,9	2,49	78	3,5	2,89	56			0,56 0,50

(1) par rapport au nombre d'oeufs pondus

(2) P = préddation, A = abandon + parasitisme + (divers), M = manipulation

(3) = Calculées par le modèle de Jolly-Seber (Pradel 1988)

