

ETUDE PHENOLOGIQUE DES PARAMETRES
LIES A LA REPRODUCTION DES MESANGES
EN FUTAIE DE CHENES

par B. LECLERCQ

*Laboratoire de Botanique et d'Ecologie,
Faculté des Sciences de la Vie, Dijon **

On observe en général assez facilement que les dates de ponte des oiseaux et les dates d'éclosion de leurs œufs varient d'une année à l'autre : quand le printemps est précoce ils semblent nicher plus tôt que lorsque la saison est en retard. Ces impressions d'avance ou de retard du printemps sont d'ordinaire trop subjectives pour être exploitées scientifiquement. L'Hirondelle seule ne fait pas le printemps, dit-on justement ; il y a, en effet, nombre de paramètres qui varient d'une année à l'autre et dont l'intégration donne ces impressions de précocité ou de retard printaniers. Ce sont d'abord ceux de nature climatique (ensoleillement, températures moyennes, maxima et minima journaliers...) ; ce sont aussi ceux liés au réveil de la végétation (apparition des premières feuilles aux arbres, éclosion des premières fleurs...) ; enfin les observateurs plus attentifs remarquent l'apparition de certains insectes, le retour des oiseaux migrateurs et le début de la reproduction de nombreux animaux.

Nous nous proposons, dans cette étude, d'analyser plus précisément la phénologie de ces différents événements, c'est-à-dire leur déroulement dans le temps, en nous limitant à ceux qui touchent à la reproduction de deux espèces de mésanges. Après avoir quantifié les paramètres principaux, nous pourrions étudier leurs variations et les mettre en relation les uns avec les autres.

I. DESCRIPTION DU MILIEU D'ETUDE ET DU MATERIEL UTILISE.

Le milieu. — Les observations portent sur la forêt de Citeaux située dans la plaine de Saône entre les monts de Côte d'Or à

* Adresse : Bâtiment Mirande, F 21000 Dijon.

l'ouest et ceux du Jura à l'est. Ce massif fait partie d'une importante couverture forestière poussant sur les argiles de Bresse qui donnent des sols pauvres et très humides.

Cette forêt est une chênaie presque pure faisant partie de l'association *Querceto-carpinetum-primuletosum*. Elle est traitée en futaie régulière, ce qui présente plusieurs avantages pour notre étude :

— Le massif est divisé en parcelles d'une quinzaine d'hectares, très homogènes.

— Il existe tous les stades de la futaie, depuis le semis jusqu'à la vieille forêt proche du climax, ce qui permet une étude comparative quasi expérimentale.

— Deux parcelles de même âge peuvent être considérées comme un même milieu et sont donc directement comparables.

Trois stades de la succession forestière furent étudiés :

— dans la jeune futaie ont été choisies deux surfaces échantillons ; l'une de 15,5 ha, notée JF, d'âge moyen de 18 ans, est bordée de trois côtés par de la jeune forêt de même physionomie ; sur le quatrième une route forestière assez large l'isole de la futaie voisine plus âgée, ce qui permet de négliger les effets de lisière. Le milieu est assez fermé avec cependant des clairières couvertes d'herbes (Molinie), de fougères et de ronces ; la hauteur de la végétation varie de 0,10 m à 10 m. L'autre surface échantillon, de 27,7 ha, notée JF', est située de la même façon que la précédente ; elle est un peu plus âgée (23 ans) ; les arbres y sont plus denses et les places herbeuses sont rares.

— la moyenne futaie, notée MF, est âgée de 90 ans environ ; la surface d'étude est entourée de tous côtés par de la futaie de même âge ; les chênes ont atteint leur hauteur définitive et le tapis herbacé reste abondant ; notons aussi que le sol est plus sec, bien que situé à la même altitude que les jeunes parcelles.

— la vieille futaie, notée VF, a environ 200 ans ; elle est bordée de trois côtés par de la futaie de même âge et du quatrième par une enclave de jeune futaie d'une vingtaine d'années (parcelle n° 94) ; le sous-bois est sombre à faible strate arbustive et herbacée ; là encore, malgré une altitude semblable aux autres parcelles le sol est plus sec que dans la jeune forêt.

Les oiseaux. — L'étude a porté sur deux espèces de Paridés de la forêt : la Mésange bleue (*Parus caeruleus*) et la Mésange charbonnière (*Parus major*). Ces passereaux offrent plusieurs avantages : ils sont naturellement assez nombreux dans la forêt ; ils acceptent facilement de nicher dans des nichoirs artificiels et s'habituent très vite à être dérangés lors des diverses mesures ; enfin leur biologie commence à être bien connue dans différents milieux et sous différents climats. (Dachy, Delmee & Simon 1972 ; Leclercq 1975 ; Van Balen 1973).

Les nichoirs et leur visite. — Nous avons utilisé comme nichoirs des boîtes en bois parallélépipédiques, percées d'une ouverture de 27 à 35 mm ; les nichoirs ont été disposés régulièrement dans les quatre parcelles. Les premières visites ont débuté fin mars et se poursuivirent jusqu'à la fin de la saison de reproduction (fin juin - début juillet pour les secondes pontes). A chaque fois le maximum de renseignements fut noté : avancement de la construction du nid, nombre d'œufs, ponte recouverte des matériaux du nid ou au contraire en cours d'incubation, âge des poussins...

II. LES METHODES D'ETUDE DE LA PHENOLOGIE.

Le climat. — Nous avons d'abord exploité les données de la Météorologie Régionale (station de l'abbaye de Cîteaux située à 6 km) en additionnant les températures moyennes journalières pour différentes périodes, en particulier à partir du 1^{er} mars jusqu'à la date de ponte des oiseaux. Nous avons complété ces données en 1974 par des mesures de température faites sur les parcelles de forêt étudiées ; d'une part les températures de l'air ont été enregistrées en continu grâce à deux thermomètres enregistreurs placés, l'un au sein des parcelles (à tour de rôle), l'autre restant en MF et servant de référence ; d'autre part nous avons procédé à des mesures de la température du sol à 20 cm de profondeur ; pour cela on enfonçait un thermomètre à alcool dans un puits percé avec une baguette de même diamètre dans le sol argileux ; les mesures furent faites au 1/5^e de degré. La température du sol à cette profondeur est beaucoup moins sujette à variation que celle de l'air et peut mieux refléter le microclimat local, en intégrant des paramètres plus difficiles à mesurer tels que le rayonnement nocturne, l'insolation, la capacité calorifique du milieu dans son ensemble. Les mesures furent faites autant que possible à la même heure de la journée, en cinq endroits différents de la parcelle.

La végétation. — Nous avons observé en 1973 des décalages dans l'apparition des feuilles des arbres, suivant l'âge des parcelles. Il nous fallait pouvoir quantifier ces observations afin de les mettre en relation avec les autres dates du cycle de reproduction des mésanges. Pour cela nous avons utilisé l'échelle de cinq stades de taxation du débourrement printanier, employée par la plupart des auteurs travaillant en écologie forestière (Galoux 1966) et dont les points médians sont les suivants :

1. Bourgeons dormants bruns.
2. Bourgeons gonflés s'allongeant.
3. Bourgeons éclatés laissant apparaître des extrémités ou des bords de limbes verts.
4. Axes s'allongeant, porteurs de feuilles encore pliées ou plissées.

5. Axes très allongés porteurs de feuilles vert pâle, totalement déployées, mais encore très fragiles ; chute des écailles non terminée.

Enfin nous avons appelé Stade 6 celui correspondant au plein épanouissement de l'arbre entier, stade semblable à celui de l'arbre en été. Ces stades sont montrés sur la figure 1.

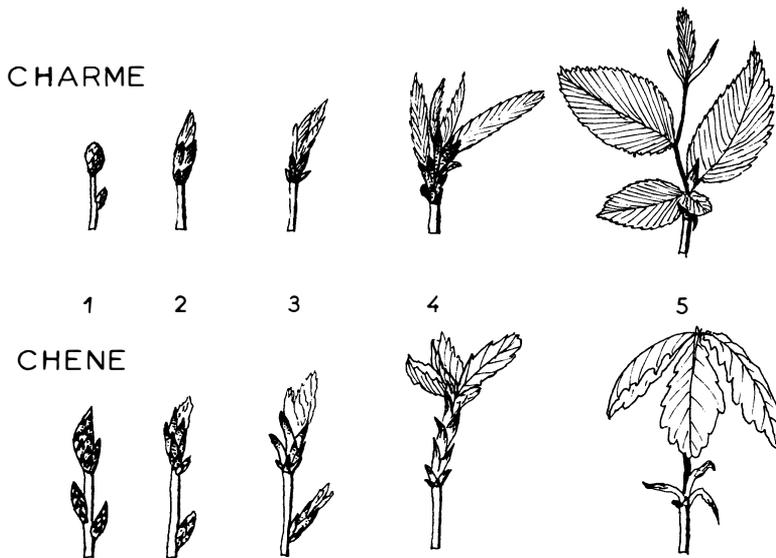


Figure 1. — Stades du débourrement printanier des deux espèces d'arbres les plus nombreux en forêt de Cîteaux, le Charme et le Chêne.

Pour quantifier le débourrement au niveau de la parcelle, nous prenons de 50 à 100 arbres au hasard. Nous notons pour chacun le stade moyen au niveau de la couronne. Pour le Chêne et le Charme, cela est assez facile car tous les bourgeons débourent à peu près en même temps. Pour le Hêtre qui présente d'importantes différences entre la cime et les basses branches, nous faisons une moyenne globale pour le houppier. Nous avons étudié de cette façon nos quatre parcelles plus quelques autres à titre comparatif : une vieille futaie de 150 ans proche de la VF ; une jeune futaie de 25 ans située au cœur d'un massif de futaie adulte (JF n° 94) ; un semis après régénération naturelle, de 2 à 4 ans (JF n° 232) et une parcelle de vieux chênes isolés en régénération au milieu d'un vaste espace déjà coupé (VF n° 233).

Enfin des observations extensives à travers toute la forêt ont confirmé nos conclusions.

Les chenilles du feuillage. — L'observation des parents nourrissant les poussins montre que les proies apportées sont presque exclusivement des chenilles, ce que confirment de nombreux auteurs (Betts 1955 ; Gibb 1955 ; Gibb & Betts 1963 ; Royama 1970, etc).

C'est pourquoi devant l'importance du facteur alimentaire dans la reproduction des mésanges, nous avons voulu connaître aussi la phénologie d'apparition des chenilles dans la canopée. Nous avons utilisé la méthode traditionnelle de récolte des crottes tombant sur une surface donnée (Gibb 1950 ; Betts 1955 ; Tinbergen 1949 et 1960 ; Van Balen 1973). La première année nous avons 30 surfaces de récolte de 20×20 cm² que nous laissons pendant 4 h. La seconde année nous avons disposé simultanément dans les quatre parcelles dix assiettes au hasard, et nous les laissons pendant 24 h. Le nombre de crottes récoltées est insuffisant pour être pesé comme il est de coutume et nous nous sommes donc contentés de les compter. Les mesures ont été faites par beau temps pour éliminer les variations possibles dues au vent ou à la pluie.

Les dates de ponte et de nourrissage. — Grâce à de nombreuses visites, nous avons vérifié la première année les faits suivants :

— un œuf est pondu par jour et par couple jusqu'à ce que la ponte soit complète.

— toute ponte incomplète est recouverte durant la journée avec les matériaux du nid.

— l'incubation commence quand la ponte est terminée et dure en moyenne 12 jours.

— l'âge des poussins de première nichée est en relation directe avec leur poids et avec la longueur des plumes ou des fourreaux des plumes.

A partir de ces données il fut possible de calculer pour tous les couples les dates de ponte du premier œuf et d'en faire la moyenne pour chaque parcelle. Mais la distribution de ces dates ne peut pas être ajustée à une distribution normale, ce qui rend les comparaisons statistiques difficiles ; pour remédier à cet inconvénient nous avons pris comme nouvelle variable le nombre d'œufs pondus chaque jour dans la parcelle ; les diverses valeurs de cette variable sont faciles à obtenir à partir des dates de début de chaque ponte et de la taille de ces pontes. Un problème peut se poser parfois pour définir les « premières » pontes ; en effet il est pratiquement impossible de déterminer, sauf dans quelques cas évidents, si une ponte un peu tardive est bien une première ponte ou une ponte de remplacement ; ce qui laisse supposer dans ce cas que l'oiseau a, en fait, commencé à pondre son premier œuf avant ce qu'on peut observer. Pour éviter cet inconvénient — assez rare il faut dire — et pour homogénéiser les variances des

distributions de cette variable dans les différentes parcelles, nous avons convenu de ne garder que les pontes commençant pendant la période durant laquelle le premier couple qui a commencé à pondre dans la parcelle achève sa ponte ; cela dure en général de 12 à 14 jours, et pendant ce temps la quasi-totalité des autres couples a commencé sa ponte.

Nous avons procédé de la même façon pour étudier les dates de nourrissage, en additionnant les couples qui nourrissent dans chaque parcelle, jour par jour.

Nous obtenons ainsi des histogrammes en cloche, à partir desquels il est possible de comparer les dates des maxima de ponte (ou de nourrissage) dans les diverses parcelles. L'exemple de l'année 1973 est donné sur la figure 3.

III. TRAITEMENT DES DONNEES ET RESULTATS.

Températures. — Les sommes des températures moyennes pour la région sont données dans le tableau I. La somme pour les premiers mois donne un indice de la sévérité de l'hiver. On peut déjà observer que ce n'est pas ce facteur qui règle les dates de ponte.

TABLEAU I
Quantités de chaleur
mesurée par la somme des températures moyennes journalières
reçues par les mésanges de la forêt de Citeaux à différentes dates.

	JANV. 1-31	FEVR. 1-29	MARS 1-31	1-10	AVRIL 11-20	21-30	Date de début de ponte (avril)	Somme des températures du 1er mars au début de la ponte
1973	0,2	52,3	149,8	62,0	53,7	88,1	30	353,6
1974	147,8	139,0	240,2	110,6	84,6	71,1	9	339,0
1975	150,0	100,1	152,2	36,7	104,6	136,4	24	353,5

TABLEAU II
Températures moyennes du sol (— 20 cm) en 1974
dans cinq parcelles de futaie d'âge différent.

Date	25-III	26-III	4-IV	6-IV	9-IV	16-IV	23-IV	Moyenne des 9, 16 et 23-IV
MF	8,26	8,18	9,72	9,60	9,60	6,96	4,60	7,05
VF	-	8,42	-	9,20	9,32	6,56	4,08	6,64
JF'	-	-	-	-	9,16	6,64	4,30	6,43
JF	7,44	7,80	9,35	8,84	8,32	5,96	3,42	6,13
Semis	-	-	-	-	7,20	5,28	2,30	4,98

TABLEAU III

Comparaison de la phénologie des différents événements liés à la reproduction des mésanges durant quatre années, dans quatre parcelles de futaie d'âges respectifs,

18 ans (JF), 23 ans (JF'), 90 ans (MF) et 200 ans (VF).

Les dates sont exprimées en nombre de jours écoulés depuis le 1^{er} avril.

Années	Espèces	Parcelles	Date moyenne de début de ponte	Date moyenne de ponte du maximum d'oeufs	Date moyenne d'apparition des feuilles de Chêne	Date moyenne du pic des chenilles	Date moyenne du maximum de nourrissage	Nombre de pontes étudié
1 9 7 3	Parus coeruleus	JF JF' MF VF	26,3 22,0 16,9 20,6	30,80 29,11 24,38 25,80	45 - 32 34	50 - 38 45	57,60 57,60 54,49 54,75	7 5 10 4
1 9 7 3	Parus major	JF JF' MF VF	32,4 27,7 22,3 25,7	38,74 31,65 28,44 30,50	45 - 32 34	50 - 38 45	62,98 57,83 54,80 59,87	12 6 20 16
1 9 7 4	Parus major	JF JF' MF VF	9,6 7,9 7,9 8,9	14,60 13,16 13,12 13,86	47 46 16 20	45 49 45 45	44,20 40,13 40,03 40,73	18 15 24 25
1 9 7 5	Parus major	JF JF' MF VF	26,2 24,7 23,6 23,2	30,98 30,12 28,92 28,01	40 - 30 30	- - - -	56,30 55,30 54,20 53,82	16 8 31 30
1 9 7 6	Parus major	JF JF' MF VF	19,57 14,57 14,17 14,50	25,24 19,85 19,87 20,22	37 28 19 20	- - - -	52,83 - 47,84 46,82	7 7 29 14

Pour l'étude des microclimats nous avons comparé en 1974 les enregistrements faits sur les diverses parcelles à ceux de la moyenne futaie MF, prise comme référence. Pour cela nous avons calculé chaque semaine les moyennes journalières des différences de température entre la parcelle considérée et la parcelle MF. Les résultats montrent que c'est toujours cette dernière qui est la plus chaude. La vieille futaie VF vient ensuite, très peu différente (il faut noter ici que les résultats pour cette parcelle ont été affectés par un temps doux, pluvieux, uniformisant les microclimats). Viennent ensuite les parcelles de jeune futaie JF et JF', plus froides : 2,0° C de différence moyenne journalière avec MF. Enfin la parcelle de semis (n° 232) accuse une différence moyenne journalière de 3,0° C avec la MF.

A titre complémentaire une comparaison a aussi été faite durant deux semaines entre deux parties de la parcelle JF présentant une physionomie un peu différente : l'une, située dans une clairière herbeuse est plus froide, de 0,9° C par jour, qu'une autre située dans une zone où les jeunes chênes sont serrés et atteignent une dizaine de mètres de hauteur.

L'étude des températures du sol, consignées dans le tableau II, confirme les résultats précédents : le sol est d'autant plus froid que la parcelle est plus jeune (parmi celles que nous avons étudiées).

Débourrement des arbres. — Un résumé de la phénologie des événements est donné par le tableau III.

Dans une même parcelle la même succession phénologique existe tous les ans. A la suite de Galloux, Schnock & Grulois (1967) nous avons pu observer les phénophases suivantes :

- phase vernale à *Anemone nemorosa* ;
- phase vernale optimale à *Primula elatior* ;
- phase vernale décadente à *Lamium galeobdolon* ; c'est à ce moment que le déploiement des feuilles des arbres se termine.

Cette succession peut débiter à des dates variables suivant les années. Ce qui nous intéresse ici, plus spécialement, c'est l'apparition des feuilles aux arbres (en particulier pour le chêne qui est l'essence dominante). Nous avons pris comme date moyenne d'apparition des feuilles dans une parcelle, celle où les arbres sont en moyenne au stade n° 4 de l'échelle de taxation du débourrement, parce que cela correspond à un changement très visible de la physionomie de la forêt (teinte verte générale et fermeture de la canopée). De cette façon il est possible de tenir compte des observations non quantifiées des années 1973 et 1975 où seul ce changement de physionomie de la futaie a été noté.

On obtient ainsi dans la parcelle MF les dates suivantes pour le chêne :

1973 : 2 mai 1974 : 16 avril 1975 : 1^{er} mai 1976 : 19 avril

Ces données, peut-être évidentes pour qui se promène chaque printemps dans les mêmes forêts, sont ainsi quantifiées précisément pour les différentes parcelles ; elles permettront des comparaisons utiles avec les autres paramètres de la biologie de reproduction de nos Mésanges.

Il est intéressant de comparer maintenant, pour une année donnée (1974, par exemple), la phénologie du débourrement des arbres dans les différentes parcelles.

Pour cela nous avons reporté sur des graphiques (figure 2) les indices de taxation moyens obtenus dans chaque parcelle durant le débourrement des arbres. Ces courbes de feuillaison, données pour le chêne et le charme, présentent une rupture de pente vers le 19 avril, d'autant plus accentuée que la parcelle est plus jeune, ceci s'est manifesté sur le terrain par une nécrose plus ou moins complète des jeunes feuilles. En observant les relevés de température, il apparaît clairement que ces dégâts coïncident avec des gelées matinales assez fortes, surtout ressenties dans les milieux très ouverts.

Les feuilles, aussi bien celles du chêne que celles du charme, apparaissent d'abord dans la moyenne futaie ; la vieille futaie arrive immédiatement après ; dans les jeunes milieux la parcelle de 23 ans est plus précoce que celle de 18 ans ; enfin les semis ont un retard très marqué par rapport au reste de la forêt. On obtient ainsi les dates suivantes pour 1974 (stade moyen n° 4 de l'échelle de taxation) :

	MF	VF	JF'	JF	SEMIS
Charme	1	2	9	12	15
Chêne	16	20	46	47	52

Ces dates sont notées en nombre de jours après le premier avril : ainsi 46 correspond au 16 mai.

Il faut aussi remarquer, sur cette figure 2, que la parcelle de jeune futaie entourée par de la vieille futaie (JF n° 94) est plus précoce que la jeune parcelle de même âge faisant partie d'un massif homogène (JF') ; de même la vieille futaie en régénération isolée au milieu des semis est en retard par rapport aux massifs de même âge.

Il existe donc une variation des dates de feuillaison des arbres plus liée à leur situation dans l'ensemble de la forêt qu'à leur âge ; ces mêmes résultats ont été retrouvés en 1976, avec des différences du même ordre, pour nos deux essences dominantes.

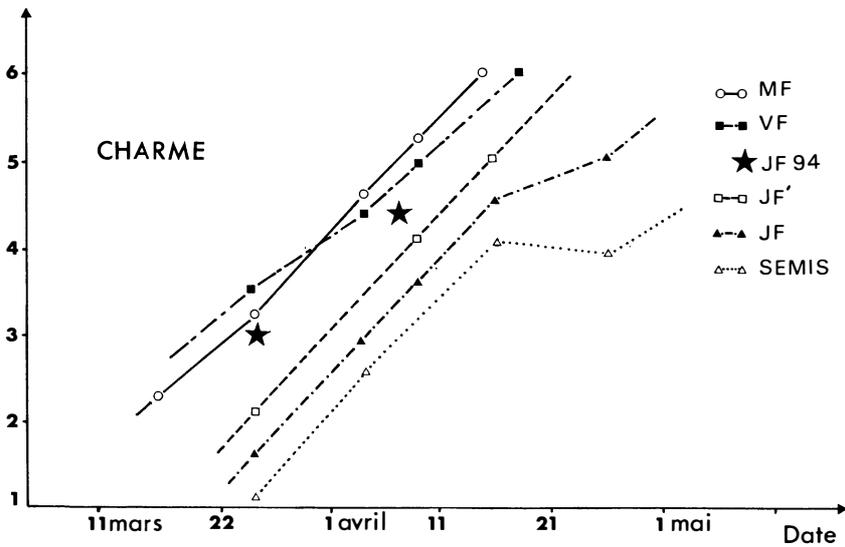
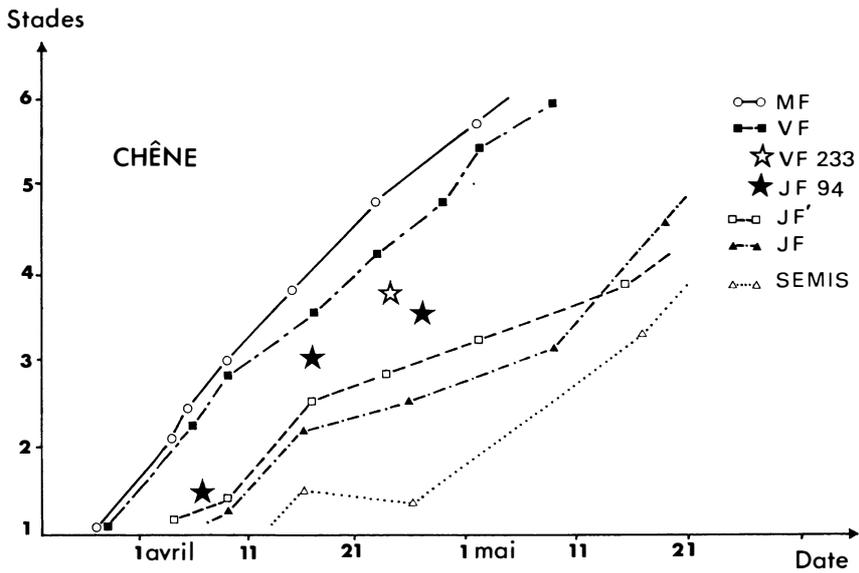


Figure 2. — Evolution du débourrement printanier du Chêne et du Charme en 1974 dans diverses parcelles de la forêt de Citeaux. Chaque point représente la moyenne de 50 à 100 coefficients de taxation mesurés arbre par arbre dans la parcelle considérée.

Eclosion des chenilles ; « pics » d'abondance. — Le nombre de crottes de chenilles récolté en 1974 dans les différentes parcelles a été reporté sur la figure 3.

Les dates d'apparition de ces larves dans le feuillage n'ont pu être connues avec autant de précision que celles du débourrement

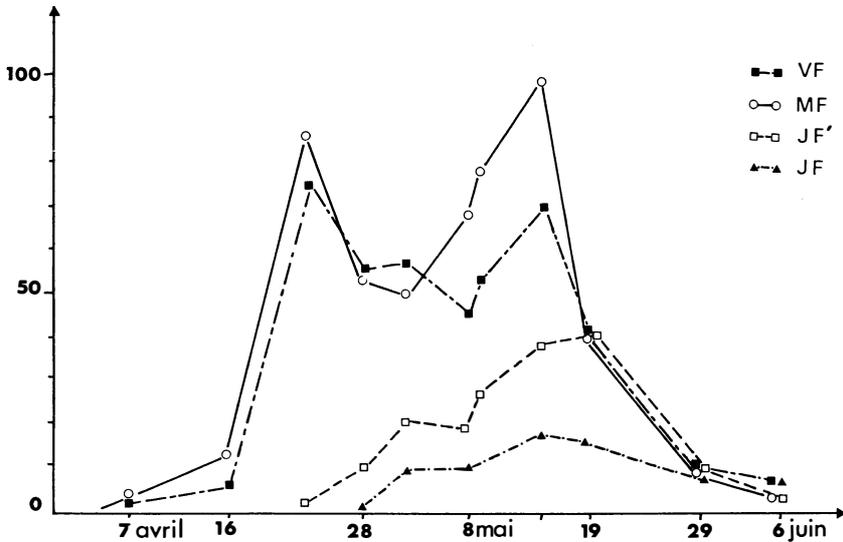


Figure 3. — Evolution de l'indice d'abondance des chenilles du feuillage des arbres de quatre parcelles de la futaie. Chaque point représente la moyenne du nombre de crottes tombées en 24 heures sur dix surfaces échantillons disposées au hasard dans la parcelle considérée (Année 1974).

des arbres, car nous ne faisons que dix relevés par parcelle, faute de temps. En prenant comme « date d'apparition des chenilles » le moment où l'on récolte, par exemple dix crottes par assiette et par 24 heures, on obtient les résultats suivants : (comptés à partir du premier avril 1974) :

MF : 14 VF : 17 JF' : 26 JF : 36

Les décalages entre les parcelles sont tout aussi nets.

Les dates de « pic » d'abondance de ces chenilles sont plus difficilement séparables, car les mesures ne sont pas assez rapprochées dans le temps. Pour l'année 1973 où des mesures sommaires avaient été faites, on retrouve néanmoins le même ordre d'apparition des chenilles : d'abord en MF puis en VF enfin en JF.

Reproduction des mésanges. — En reportant graphiquement les nombres d'œufs pondus journalièrement par les oiseaux d'une parcelle donnée, nous obtenons des histogrammes du type de ceux de la figure 4 (année 1973).

Parus major

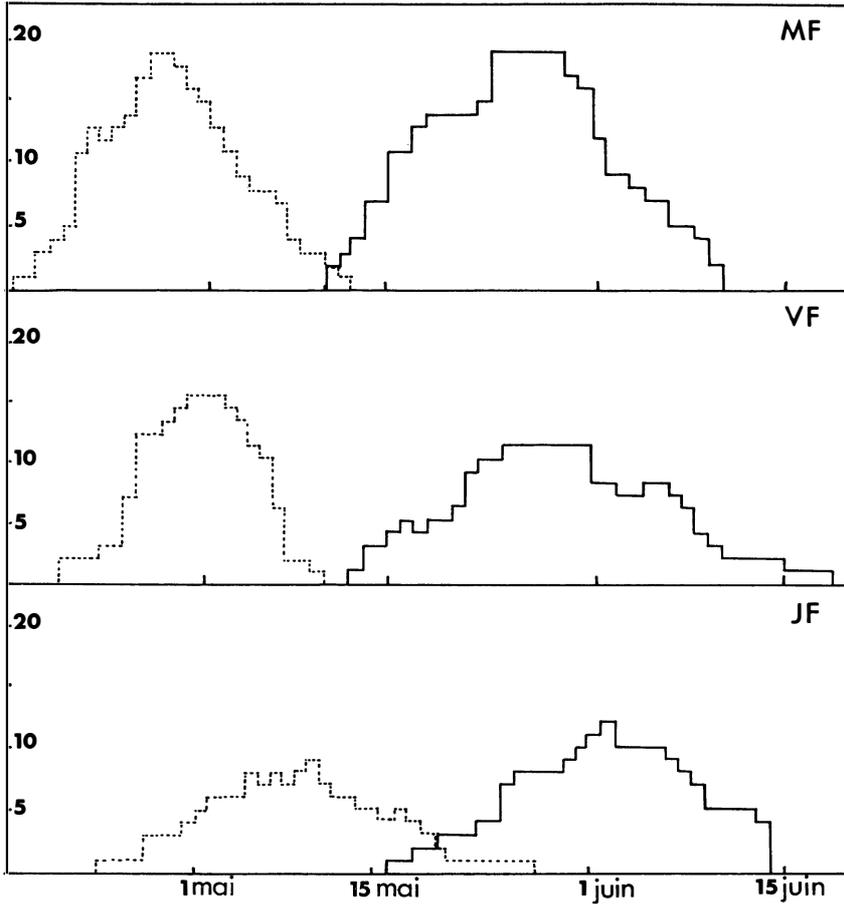


Figure 4 a. — Fréquences journalières des pontes (en pointillé) et des nourrissages (en traits pleins) de la Mésange charbonnière dans trois parcelles de la futaie, d'âges respectifs 18 ans (JF), 90 ans (MF) et 200 ans (VF). En ordonnée le nombre de couples qui, ce jour-là, ont pondu un œuf ou nourri des jeunes (Année 1973).

Il apparaît immédiatement que les mésanges d'une même espèce ne pondent pas toutes exactement au même moment dans la forêt. Ce phénomène particulièrement évident en 1973 a été retrouvé les années suivantes sans grande modification.

Ces distributions de fréquence de ponte peuvent être assimilées à des distributions normales ; la moyenne représente alors la date moyenne où le maximum d'œufs est pondu dans la parcelle. Le problème qui se pose est de comparer ces différentes moyennes :

Parus caeruleus

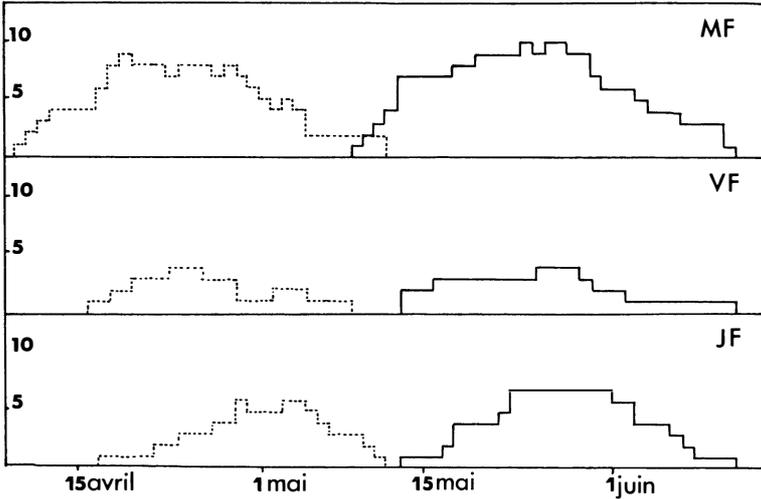


Figure 4 b. — Fréquences journalières des pontes (en pointillé) et des nourrissages (en traits pleins) de la Mésange bleue dans trois parcelles de la futaie, d'âges respectifs 18 ans (JF), 90 ans (MF) et 200 ans (VF). En ordonnée le nombre de couples qui, ce jour-là, ont pondu un œuf et nourri des jeunes (Année 1973).

sont-elles statistiquement différentes ou bien le phénomène observé n'est-il que le fait du hasard ? Une première comparaison a été faite chaque année par le test T de Student dont les conditions d'application sont satisfaisantes. On obtient des différences significatives dans de nombreux cas (tableau IV).

En réalité les conditions d'application de ce test ne sont pas toujours optimales (distribution pas tout à fait normale, variances différentes). Pour ces raisons et pour préciser les relations entre années (1973-1974), parcelles (VF, F, JF', JF) et espèces (Mésange bleue et Mésange charbonnière) nous avons eu recours à des analyses de variance. Nous avons employé un modèle d'analyse de variance à effets fixes, déséquilibré, à deux facteurs. (Pour les détails voir Leclercq 1975.) Les conclusions confirment bien celles trouvées par la méthode directe :

— il existe un effet de l'année : les pontes de 1974 furent beaucoup plus précoces que celles de 1973 par exemple.

— l'effet parcelle fut très significatif en 1973, mais il ne l'est plus en 1974 (ce qui n'exclut pas une différence possible entre certaines parcelles comme le montre la comparaison directe). Les calculs n'ont pas été faits pour les deux années suivantes.

TABLEAU IV

*Comparaison des dates de ponte du maximum d'œufs dans nos quatre parcelles ; les différents nombres sont les valeurs de T du test de Student, calculées entre les parcelles de la ligne et de la colonne correspondantes. La différence entre les dates est — non significative (inférieure à 5 %), * significative au risque 5 % ; ** significative au risque 1 % ; *** significative au risque inférieur à 1 %.*

1 9 7 3					1 9 7 4				
parcelle	MF	VF	JF'	JF	parcelle	MF	JF'	VF	JF
date de maximum de ponte	24,38	25,80	29,11	30,80	date de maximum de ponte	13,12	13,16	13,86	14,60
VF	4,20 ***				JF'	0,11 —			
JF'	4,54 ***	1,93 *			VF	2,16 *	1,65 —		
JF	21,50 ***	21,25 ***	7,94 ***		JF	3,30 ***	2,86 **	1,60 —	

1 9 7 5					1 9 7 6				
parcelle	VF	MF	JF'	JF	parcelle	JF'	MF	VF	JF
date de maximum de ponte	28,01	28,92	30,12	30,98	date de maximum de ponte	19,85	19,87	20,22	25,24
MF	2,87 **				MF	0,80 —			
JF'	4,01 ***	2,27 **			VF	0,19 —	0,77 —		
JF	7,43 ***	5,21 ***	1,47 —		JF	9,49 ***	7,75 ***	8,34 ***	

IV. COMPARAISON DE LA PHENOLOGIE DES DIVERS EVENEMENTS ; INTERPRETATION.

Température et feuillaison. — Il est bien établi que la température de l'air, et donc du sol, ont un rôle déterminant dans le réveil de la végétation au printemps. Nos observations le confirment parfaitement : en 1973 et en 1975, où la température moyenne de l'air au mois de mars fut de 5° C, la feuillaison du chêne eut lieu vers le premier mai ; en 1974 où cette température fut de 8° C, la feuillaison (dans la même parcelle MF de référence) eut lieu 15 jours plus tôt.

Mais ce phénomène est plus difficile à étudier pour une année donnée, dans différents milieux proches et donc de même climat régional ; nous avons comparé le microclimat de nos différents milieux en 1974. La figure 5 montre la relation liant la date de feuillaison des chênes et la température du sol dans ces stations.

Il apparaît que plus le sol est froid plus le débourrement est tardif. Ces différences entre températures du sol sont elles-mêmes liées aux températures de l'air dans ces milieux.

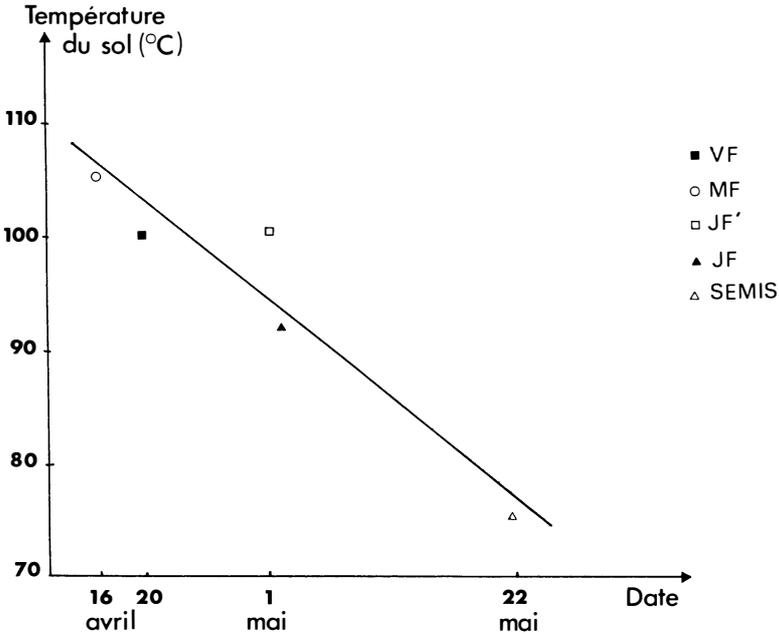


Figure 5. — Variation de la date de feuillaison des Chênes (stade n° 4 de l'échelle de taxation), en fonction de la température du sol (mesurée par la somme des trois groupes de cinq relevés effectués les 9, 16 et 23 avril 1974 dans chaque parcelle).

On peut cependant se demander si l'âge des arbres n'interviendrait pas aussi directement, les plus jeunes ayant leurs feuilles plus tardivement que les plus vieux. Il est possible de réfuter cette hypothèse par plusieurs observations : les semis situés sous les vieux porte-graines de la vieille futaie débourrent en même temps que leurs aînés ; les arbres de la jeune futaie située au cœur de la futaie âgée débourrent plus tôt que les autres JF étudiés ; enfin les vieux chênes isolés au milieu d'une vaste coupe présentent un net retard par rapport à ceux en massifs homogènes.

En conclusion, la présence de vastes zones de futaie de même âge et de même physionomie modifie le microclimat forestier et induit des décalages dans le débourrement des bourgeons pouvant atteindre plus d'un mois ; ces conclusions vont dans le même sens que celles d'autres auteurs travaillant en des milieux un peu différents (Morand 1971, Jackson 1966).

Température et apparition des chenilles. — Les chenilles que l'on observe sur les feuilles des arbres sont celles qui ont survécu pour avoir éclos en même temps que les bourgeons, ce qui peut expliquer a priori une bonne concordance entre ces deux phénomènes. Mais il existe un facteur externe synchronisant les éclosions des bourgeons et des œufs, et empêchant une trop forte mortalité pour les insectes. La température joue encore le rôle principal : il suffit de couper quelques branches à la fin mars et de les laisser se développer dans un local chaud, pour voir apparaître aussi des chenilles et ce bien avant leur éclosion dans la nature. En effet, de nombreux œufs de Lépidoptères ont besoin d'une certaine quantité de chaleur jusqu'à leur éclosion (loi des degrés-jours).

Température et date de ponte des mésanges. — Les variations des dates de ponte des passereaux au cours des années sont mises intuitivement sur le compte de la précocité ou du retard du printemps. En fait deux phénomènes climatiques principaux interviennent :

— d'une part il faut que l'oiseau ait reçu une certaine quantité de chaleur efficace. Perrins (1965) trouve une bonne corrélation entre la date de début de ponte des mésanges et la quantité de chaleur reçue entre le premier mars et le 20 avril ; cela est confirmé par Dhont (1970). Le tableau I montre que dans notre forêt, la quantité de chaleur reçue, mesurée par la somme des températures moyennes journalières entre le premier mars et la date moyenne de début de ponte, est presque constante pour nos trois années d'étude. En 1974, le mois de mars fut assez chaud ainsi que la première semaine d'avril, ce qui a permis une ponte exceptionnellement précoce ; en 1973 au contraire, il fallut attendre le 30 avril pour observer des débuts de ponte ;

— d'autre part, il faut un second facteur pour déclencher la ponte à court terme. Kluyver (1951-1952) montre que celle-ci débute environ quatre jours après un « pic » de températures élevées (plus de 10° C). Nous l'avons parfaitement observé en 1975 où les premières températures moyennes supérieures à 10° C apparurent le 13 avril et où les premières pontes débutèrent le 17 avril. En 1974 il y eut des températures favorables dès le 18 mars, mais les premières pontes ne commencèrent que 12 jours après (les températures moyennes restant constamment supérieures à 10° C) ; cela s'explique très bien, car à cette date du 22 mars à laquelle aurait en principe commencé la ponte, la quantité de chaleur requise n'était pas encore atteinte (135°C seulement du 1^{er} au 22 mars). En 1973 les faibles températures continues jusqu'au 26 avril provoquèrent un retard et une désynchronisation des pontes qui se trouvèrent ainsi fortement décalées dans les différentes parcelles où les microclimats prirent alors toute leur importance.

Cet effet de la température ne s'exerce pas seulement dans un milieu donné en fonction du climat annuel, mais aussi chaque année dans les parcelles de la forêt où les microclimats sont différents. Nous venons de voir que les dates de ponte des mésanges étaient fonction de la quantité de chaleur reçue ; nous savons aussi qu'il existe des différences moyennes de températures journalières entre parcelles pouvant aller de 1,5 à 3,0° C. Les mésanges étant sédentaires et se cantonnant très tôt, celles-ci finissent par cumuler des variations de quantité de chaleur reçue non négligeables suivant les milieux, ce qui peut expliquer les décalages observés. Il n'est pas exclu non plus que les températures nécessaires de 10° C puissent être atteintes sur certaines parcelles alors qu'elles ne le seront que plus tard sur d'autres (particulièrement en JF où les gelées matinales sont plus fréquentes).

Ces corrélations entre dates de ponte et caractères microclimatiques du milieu ont été mises en évidence chez la Mésange charbonnière plus abondante, mais il est logique de penser que les autres espèces doivent réagir de même. Nous l'avons effectivement constaté pour la Mésange bleue en 1973, quand les différences entre parcelles furent particulièrement nettes.

Conséquences pour la reproduction des mésanges. — Nous venons de voir que les dates de ponte des mésanges, les dates de débourrement des bourgeons et les dates d'apparition des chenilles du feuillage étaient corrélées avec la température. Par suite, ces dates seront donc corrélées entre elles chaque année et dans nos différents milieux.

Van Balen (1973) a trouvé une liaison entre la hauteur des chênes et leur date de feuillaison : les plus jeunes parcelles ayant leurs feuilles de 7 à 15 jours plus tard que les parcelles âgées ; mais il n'a pu conclure avec certitude à une différence de dates de ponte dans ces milieux. Cependant dans une même forêt où il existe des chênes ou des groupements de chênes plus tardifs il a pu mettre en évidence une corrélation, faible mais significative, entre les dates de ponte des mésanges et les dates d'éclosion des bourgeons, qu'il suppose aussi être due au microclimat. Dans la forêt de Cîteaux une bonne corrélation existe les années où les mesures de débourrement ont été quantifiées avec précision. Cette corrélation se retrouve entre nos quatre années à condition de ne conserver que les parcelles MF et VF qui ne subissent pas de gelées matinales catastrophiques pour les jeunes feuilles (comme en JF et JF').

Voyons maintenant si ces corrélations se retrouvent entre l'apparition des chenilles (ou leur maximum d'abondance) et le nourrissage des poussins de mésanges. Pour un milieu donné, des études ont été faites sur plusieurs années : Duderstadt (1964) trouve que le « pic » de chenilles suit de quelques jours l'éclosion des

poussins. Lack (1966) et Perrins (1965) ont montré que la date du « pic » de chenilles (mesuré par la date où la moitié des larves de l'espèce la plus nombreuse tombe au sol pour se métamorphoser) se situe au moment où les poussins ont de 3 à 14 jours. Altenkirch (1965) conclut que le stade nicheur des mésanges coïncide avec le dernier stade larvaire de *Operophtera brumata* et le stade nymphal de *Tortrix viridana*. Van Balen (1973) trouve aussi une bonne corrélation, avec cependant des variations de 0,2 à 18,6 jours après l'éclosion (moyenne 6,9 jours). Le maximum de chenilles est mesuré ici directement par la quantité de crottes récoltées.

Nous avons montré précédemment qu'il existait une corrélation générale entre ponte et feuillaison. Or, d'une part, l'apparition des chenilles suit de quelques jours celles des feuilles de chêne, et d'autre part le début du nourrissage (éclosion des œufs) se situe en moyenne quinze jours après le début de la ponte. Il serait donc logique de retrouver les corrélations ponte-feuillaison au niveau nourrissage-chenilles, aussi bien chaque année dans nos quatre parcelles, que dans un milieu donné pendant plusieurs années consécutives. Nos propres données de 1973 confirment la corrélation au niveau des parcelles. Il en est de même, en 1974, entre MF, VF et JF. Mais les corrélations nourrissage-chenilles peuvent être beaucoup moins bonnes que celles ponte-feuillaison ; en effet le développement des chenilles est largement dépendant de la température (en particulier lors des gelées où les jeunes feuilles sont complètement « roussies »). Les mésanges peuvent aussi subir le contrecoup des variations microclimatiques après la ponte, mais dans une plus faible mesure grâce à leur homéothermie. En 1973, par exemple, elles ont commencé à incuber en JF avant que la ponte soit complète, d'où une réduction du retard au moment de l'éclosion. Inversement en 1974, à cause des gelées en JF, l'incubation dura plus de douze jours ce qui permit une meilleure synchronisation avec les chenilles, en retard elles aussi.

Cette corrélation, bien que soumise à de nombreuses fluctuations garantit en moyenne un bon ajustement de la demande maximale de proies pour le nourrissage des poussins avec la disponibilité du milieu en nourriture.

CONCLUSION.

La mesure des paramètres variables déterminant la précocité ou le retard du printemps (réveil de la végétation, apparition des chenilles, reproduction des mésanges) montre une bonne corrélation entre eux. Le facteur conditionnant la variabilité ainsi que la synchronisation de ces phénomènes biologiques est d'ordre climatique. C'est la température moyenne des mois de mars et avril principalement, ainsi que les extrêmes vers la mi-avril, qui vont induire d'abord la mise en route des phénomènes physiologiques de la re-

production des mésanges, puis le débourrement des feuilles des arbres et enfin l'éclosion des chenilles. L'abondance maximale des proies au moment du nourrissage des poussins garantit une bonne réussite des nichées et est donc un facteur adaptatif primordial dans la dynamique de ces populations d'oiseaux. Cela peut expliquer la bonne précision du phénomène les différentes années où le climat régional varie, mais aussi la même année dans des milieux différents voisins dont seul le microclimat est dissemblable. C'est dans les vieilles forêts de chênes que cette synchronisation est la meilleure ; dans les forêts de Pins au contraire, la phénologie des événements est différente et la première ponte des mésanges échoue souvent, alors que les secondes nichées sont favorisées par l'abondance des chenilles qui apparaissent tardivement dans ce milieu (Gibb & Betts 1963).

RESUME

L'étude phénologique des paramètres température, débourrement des arbres, apparition des chenilles dans la canopée, ponte et nourrissage des Mésanges (*Parus major* et *Parus caeruleus*), dans quatre milieux de futaie régulière de chênaie de plaine, d'âges variés (18, 23, 90 et 200 ans), a permis de dégager les conclusions suivantes :

Il existe des variations microclimatiques au sein du massif forestier, entre les parcelles d'âges différents : les milieux jeunes à végétation basse, sont plus froids au printemps que les futaies âgées ; en particulier les gelées matinales n'y sont pas exceptionnelles. De plus, ces milieux jeunes sont soumis à des variations journalières importantes.

Les arbres (Chênes, Charmes, Hêtres) débourrent plus tôt dans les futaies âgées (90 et 200 ans), puis dans les jeunes parcelles (18 et 23 ans). Les zones étendues de semis sont très nettement en retard. Ce phénomène est bien corrélé à la température du sol à —20 cm et non directement avec l'âge des arbres. De la même façon les chenilles apparaissent plus tôt en futaie mûre et les mésanges y commencent leur cycle de reproduction avant celles des milieux plus jeunes.

Ces phénomènes sont tout à fait parallèles à ceux observés les différentes années dans un milieu donné, où la température moyenne du printemps conditionne de la même façon les phénologies de feuillaison, d'éclosion des chenilles et de reproduction des Mésanges.

Il s'ensuit une concordance entre l'apparition des feuilles aux arbres et l'éclosion des chenilles, puis entre le maximum d'abondance de ces chenilles et la période de nourrissage des poussins

de mésanges. Cette synchronisation, nécessaire à leur survie, a pu être sélectionnée au fil des différentes années lors des variations climatiques ; mais elle se manifeste encore chaque année entre des milieux voisins à microclimats différents.

SUMMARY

In four successional stages of a lowland oak forest, the following phenological parameters were assessed : temperature, leafing time of the trees, appearance of caterpillars in the canopy, laying of eggs and feeding period of young by two species of tits, *Parus major* and *P. caeruleus*.

The microclimate differs between the early and the late successional stages of the same forest : early stands with low vegetation are colder in spring than the old timber stands, with more frequent morning frosts ; moreover, the young stages show wider daily variations of temperature.

The trees (Oak, Beech, Hornbeam) come into leaf later in the young timber (18 and 23 year old) than in the old (90 and 200 year old). This delay is correlated with the soil temperature (at —20 cm) but not directly with the age of the trees. In the same way, the leaf caterpillars appear earlier and the tits begin their breeding cycle earlier in the old stands than they do in the young stands.

Between different years, in a given habitat, the same phenological timing was recorded. The mean temperature of early spring determines the dates of tree leafing, caterpillar appearance, and reproduction of the titmice.

Finally, there is a good correlation between the appearance of leaves on the trees and the hatching of caterpillars, and between the maximum abundance of caterpillars and the time when tits feed their young.

Being of obvious survival value, it may be assumed that such a co-evolution took place during the pleistocene climatic changes ; however, local adaptations to the microclimates of adjacent habitats have to be made on a yearly basis.

BIBLIOGRAPHIE

- ALTENKIRCH, W. (1965). — Vogelschutz und Eichenwickler (*Tortrix viridina* L.). *Z. angew. Zool.*, 52 : 197-244.
- BETTS, M. (1955 a). — The behaviour of a pair of Great Tits at the nest. *British Birds*, 48 : 77-82.
- BETTS, M. (1955 b). — The food of Titmice in Oak woodland. *J. anim. Ecol.*, 24 : 282-323.
- DACHY, P., DELMÉE, E. et SIMON (1972). — Contribution à la biologie des Mésanges en milieu forestier. *Aves*, 9 : 1-79.

- DUDERSTADT, E. (1964). — Vergleichende Untersuchungen über den Einfluss höhlenbrütender Singvögel auf Insecten- und Spinnen fauna eines jungen Eichenwaldes. *Z. angew. Zool.*, 51 : 129-177 et 275-310.
- DELMÉE, E. (1940). — Dix années d'observation sur les mœurs de la Mésange charbonnière et de la Mésange bleue par les nichoirs et par le baguage. *Le Gerfaut*, 30 : 97-129 et 169-197.
- DHONT, A.A. (1966). — A method to establish boundaries of bird territories. *Le Gerfaut*, 56 : 404-408.
- EDINGTON, J.M. & M.A. (1972). — Spatial pattern and habitat partition in the breeding bird of an upland wood. *J. anim. Ecol.*, 41 : 331-357.
- FERRY, C. & FROCHOT, B. (1970). — L'avifaune nidificatrice d'une forêt de Chênes pédonculés en Bourgogne : étude de deux successions écologiques. *La Terre et la Vie*, 24 : 153-250.
- FROCHOT, B. (1971). — *Ecologie des oiseaux forestiers de Bourgogne et du Jura*. Thèse université de Dijon.
- GALLOUX, A. (1966). — La variabilité phénologique du Hêtre commun (*Fagus sylvatica*) en Belgique. *Trav. Stat. Rech. des eaux et forêts*, Série A, II : 1-121.
- GALOUX, A., SCHNOCK, G. et GRUOIS, J.L. (1967). — La variabilité phénologique et les conditions climatiques. *Bul. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 100 : 309-314.
- GIBB, J.A. (1955). — Feeding rates of Great Tits. *British Birds*, 48 : 49-58.
- GIBB, J.A. & BETTS, M. (1963). — Food and supply of nestling Tits (Paridae) in Breckland pine. *J. anim. Ecol.*, 32 : 489-533.
- JACKSON, M.T. (1966). — Effects of microclimate on spring flowering phenology. *Ecology*, 47, n° 3 : 407-415.
- KLUYVER, N.H. (1951). — The population ecology of the Great Tit (*Parus m. major L.*). *Ardea* ; 39 : 1-135.
- KLUYVER, N.H. (1952). — Notes on body weight and time of breeding in the Great Tit (*Parus m. major L.*). *Ardea*, 40 : 123-141.
- LECLERCQ, B. (1975). — *Contribution à l'étude expérimentale de l'écologie des Mésanges en futaie de Chênes*. Thèse faculté des sciences, Dijon.
- MORAND, F.M. (1971). — Premières recherches mésologiques en Laonnois (02 Aisne). *Bull. Assoc. Géogr. Français*, n° 387-388.
- PERRINS, C.M. (1965). — Population fluctuations and clutch size in the Great Tit, *Parus major L.*, *J. anim. Ecol.*, 34 : 601-647.
- ROYAMA, T. (1970). — Factor governing the hunting behaviour and selection of food by the Great Tit (*Parus major L.*). *J. anim. Ecol.*, 39 : 619-668.
- SCHNOCK, G. (1967). — Cours annuel de la température de l'habitat (sol et atmosphère) et période de végétation. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 43 (35) : 1-15.
- TINBERGEN, N.L. (1949). — Bosbogels en insecten. *Ned. Boschb. Tijdschr.*, 21 : 91-105.
- VAN BALEN, J.H. (1973). — A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, 61 : 1-93.