

LA TERRITORIALITE
CHEZ LA ROUSSEROLLE VERDEROLLE,
ACROCEPHALUS PALUSTRIS

par Françoise DOWSETT-LEMAIRE
Laboratoire d'Ethologie de l'Université de Liège ()*

Une population marquée de quelques dizaines de couples de Rousserolles verderolles *Acrocephalus palustris* a été étudiée au cours de quatre printemps successifs (1974-1977) dans la région liégeoise, en Belgique. Liée à l'exploitation d'un milieu herbacé dense, cette fauvette présente des densités locales très élevées en période de nidification, ce qui en fait un sujet de choix pour une étude de population. En outre, le milieu relativement ouvert où l'espèce évolue permet d'observer dans le détail le comportement de nombreux individus.

Les principaux résultats de cette étude, et en particulier les aspects éco-éthologiques de la nidification, sont publiés séparément (Dowsett-Lemaire, 1978, 1979 et en prép.) ; cet article se propose essentiellement de démontrer le caractère dynamique de la territorialité en période de reproduction, et d'en discuter les aspects fonctionnels. La part des sexes dans la défense du territoire et les rapports entre les Verderolles et les autres espèces présentes dans le milieu seront aussi brièvement décrits.

ZONE D'ETUDE ET METHODES

La zone d'étude consiste en quelques hectares d'espaces verts situés dans la banlieue de la ville de Liège. Il s'agit d'un milieu sec où une végétation herbacée et arbustive dense s'est développée à la suite de remblayages. L'ortie *Urtica dioica* est de loin l'espèce herbacée dominante ; les autres plantes vivaces communes sont citées ailleurs (Dowsett-Lemaire, 1978). La strate arbustive à

(*) Adresse : 22, quai Van-Beneden, B - 4020 Liège.

base de *Salix caprea*, *Robinia pseudoacacia*, *Betula alba* et *Sambucus nigra* couvre de 1/6 à 1/8 de la superficie. Les ronces *Rubus* spp. et les renouées du Japon *Polygonum cuspidatum* forment localement de gros massifs.

La Verderolle est l'espèce nicheuse locale à densité la plus forte ; l'avifaune partageant le même milieu a été décrite précédemment (Dowsett-Lemaire, 1978). La population nicheuse de Verderolles a varié annuellement entre 35 et un peu plus de 60 couples. La majorité des adultes ont été marqués par des combinaisons individuelles de bagues de couleur.

Au cours des quatre saisons d'étude, j'ai contrôlé les installations et le comportement de plus de 140 couples, et récolté ainsi un certain nombre d'informations sur divers aspects du comportement territorial de l'espèce. En outre, les fluctuations de la surface territoriale occupée au cours du cycle ont été étudiées en détail chez une vingtaine de couples (à territoires jointifs) occupant une partie du site en 1974 et 1975. Ces oiseaux sont désignés par les lettres A4, B4, C4 etc. en 1974, et A5, B5 etc. en 1975 selon l'ordre chronologique des installations. Au cours de chacune de ces deux saisons, j'ai consacré plusieurs heures chaque jour (en général au moins une partie de la matinée) à observer les activités et déplacements des oiseaux que j'ai ensuite reportés sur carte ; la localisation de certaines frontières territoriales a aussi été confirmée ou précisée par la méthode de diffusion du chant de l'espèce en bordure de territoires occupés.

En 1975, une Rousserolle effarvate *Acrocephalus scirpaceus* mâle (désignée ici par la lettre G5) au chant mixte *scirpaceus-palustris* s'est cantonnée dans un massif de renouées du Japon et s'est accouplée avec succès à une femelle de Verderolle. J'ai décrit ailleurs le chant anormal du mâle et le comportement du couple mixte (Lemaire, 1977).

OBSERVATIONS

COMPOSITION DU TERRITOIRE ET EXCURSIONS EN DEHORS DU CANTON DÉFENDU

A son arrivée, le mâle célibataire chante et circule dans une zone qu'il défend contre toute intrusion d'un congénère mâle. Ce territoire peut être de dimensions très variables selon les cas (voir plus loin) mais contient toujours un certain volume de végétation dense et basse — touffes herbacées à grosses tiges, massifs de ronces ou de renouées du Japon — propice à l'édification de nids, et quelques arbustes (au moins un, exceptionnellement seulement quelques hautes tiges de plantes herbacées) utilisés comme postes de chant. Le couple se forme lorsqu'une femelle,

apparemment attirée par le chant du mâle, pénètre dans un territoire et y sélectionne un site de nid (Dowsett-Lemaire, en prép.).

Après la formation du couple, les adultes continuent à défendre leur territoire au plus tard jusqu'au début du nourrissage des jeunes au nid. A ce stade du cycle (et parfois plus tôt, notamment chez les couples installés en fin de saison), le mâle cesse de chanter et le couple tolère les congénères jusqu'à proximité immédiate du nid. La nourriture pour les jeunes est récoltée dans la végétation herbacée dense, plus ou moins loin du nid et en dehors du territoire initial (fig. 1 C). Les zones de nourrissage sont souvent exploitées simultanément par plusieurs couples. La surface utilisée alors par les deux parents est pratiquement impossible à mesurer, mais elle est sans doute supérieure à celle de la zone défendue avant la naissance. A l'envol, la nichée est partagée entre les parents qui nourrissent les mêmes jeunes jusqu'à l'émancipation. La plupart des groupes familiaux se dispersent loin du nid (et du territoire initial) dans les jours suivant l'envol. Aucune seconde nichée normale n'a été entreprise dans la population étudiée.

Tant qu'ils n'ont pas encore de jeunes à nourrir, les adultes récoltent l'essentiel de la nourriture dont ils ont besoin aux environs du nid. Mais dès le début des installations, les excursions en dehors du territoire sont assez fréquentes, surtout chez les mâles qui s'aventurent parfois à des centaines de mètres de chez eux. Quelques mâles que j'ai attentivement observés ont ainsi quitté temporairement leur territoire plusieurs fois par jour, surtout vers le milieu de la journée et dans l'après-midi. Ils visitent aussi bien des zones neutres (où ils récolteront plus tard la nourriture pour les jeunes) que des territoires occupés et s'attardent volontiers à courtiser la femelle d'un voisin si celui-ci est temporairement absent (étant en excursion lui aussi). En général, les oiseaux visitant le territoire des autres se déplacent avec beaucoup de discrétion, assez près du sol, et ne chantent pas. Ils reprennent toute leur assurance dès qu'ils rentrent chez eux, annonçant souvent leur retour par quelques phrases sonores lancées du haut d'un perchoir bien en vue.

Les femelles quittent plus souvent le territoire pendant l'incubation que plus tôt dans le cycle, notamment pour aller explorer les zones de végétation herbacée des environs qu'elles exploiteront plus tard pour nourrir la nichée. Elles s'intéressent moins que les mâles à ce qui se passe chez les voisins ; je les ai plus rarement repérées dans des territoires étrangers. Il m'est arrivé cependant de voir une femelle inspecter avec beaucoup d'attention le nid du couple voisin qui venait d'être pillé.

Il n'est pas douteux que, par leurs excursions fréquentes, les mâles sont informés de ce qui se passe chez les voisins, et connais-

sent l'emplacement des nids et le degré d'avancement du cycle de chaque couple des environs : ils courtisent en effet plus assidûment les femelles des autres lorsqu'elles sont en pré-ponte. Cependant, quel que soit l'intérêt que les mâles semblent montrer aux femelles voisines, aucun d'entre eux n'a jamais adopté une femelle qui avait été abandonnée par son partenaire au cours du cycle.

Ces excursions sont sans doute avantageuses dans la mesure où elles familiarisent les futurs parents avec les ressources locales.

TERRITORIALITÉ ET AGRESSIVITÉ INTERSPÉCIFIQUES

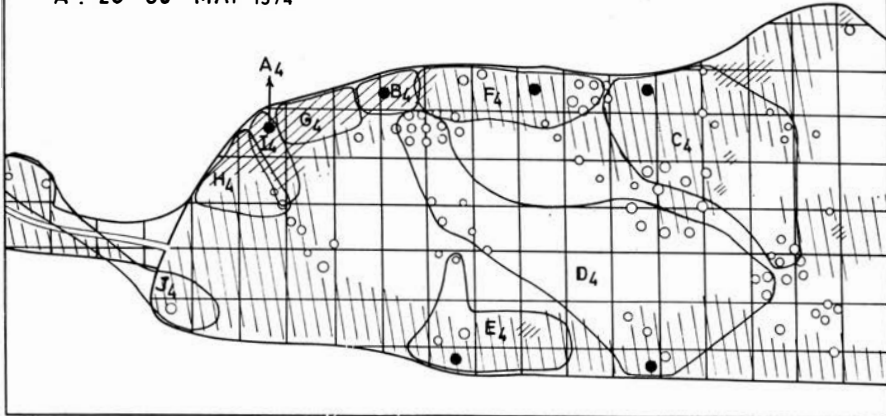
La Rousserolle effarvate est la seule espèce de l'endroit que les Verderolles expulsent systématiquement de leur territoire. Dans la vallée liégeoise, l'Effarvate est très commune au passage de printemps surtout de mi-mai à mi-juin. Certains jours, j'ai recensé de 10 à 20 chanteurs en halte de migration dans la zone d'étude. Les Verderolles ne réagissent pas à leur chant, mais les chassent dès qu'elles les repèrent à vue, et les poursuivent en vol jusqu'au-delà des frontières territoriales.

En 1974 et 1975, quatre Rousserolles effarvates mâles se sont cantonnées dans le site, choisissant particulièrement les massifs de renouées du Japon. Elles ont occupé des territoires bien séparés de ceux des Verderolles, et les ont défendus contre celles-ci. Deux des quatre mâles avaient un chant mixte *scirpaceus-palustris* et c'est l'un d'eux (que j'ai déjà mentionné : G5) qui s'est accouplé à une femelle de Verderolle. Les similitudes du comportement reproducteur de ces deux Rousserolles et l'important chevauchement de leurs exigences écologiques sont exposés et discutés ailleurs (Lemaire, 1977).

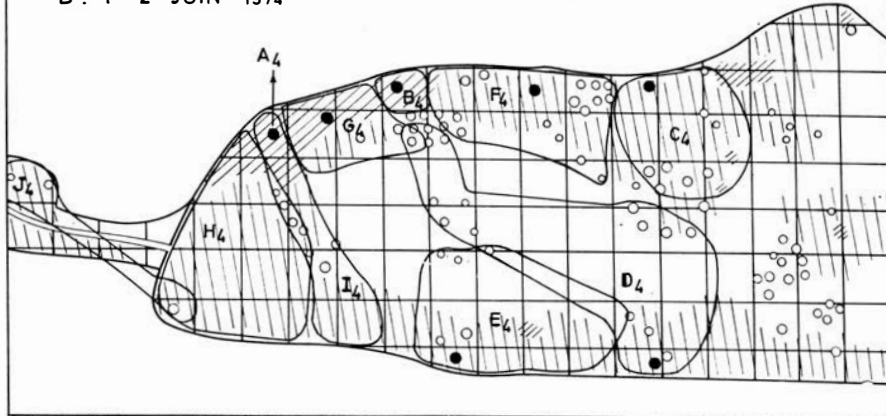
Les Verderolles se sont rarement montrées agressives envers d'autres espèces. Occasionnellement, j'ai vu l'un ou l'autre mâle de Verderolle attaquer une Fauvette des jardins *Sylvia borin*, un Moineau domestique *Passer domesticus*, une Linotte *Carduelis cannabina* ou un Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus*, le plus souvent lorsque ces oiseaux s'aventuraient près d'un nid de verderolle ou du poste de chant principal d'un mâle célibataire, c'est-à-dire près du centre stratégique du territoire. Une seule fois, la dispute m'a paru sérieuse : une Verderolle mâle, accouplée le matin même, a attaqué à plusieurs reprises une Fauvette des jardins qui chantait près des touffes où se tenait la Verderolle

Fig. 1 (ci-contre). — Cartes topographiques d'une partie du site où sont représentés les territoires occupés à certains moments de la saison. Hachurés larges = végétation herbacée à grosses tiges ; hachurés serrés = renouées du Japon *Polygonum cuspidatum* ; cercles creux = arbustes (*Salix*, *Robinia*, etc.) ; cercles pleins = emplacements des nids ; en C, les lignes droites indiquent les trajets des adultes nourrissant au nid. Le quadrillage est en ares.

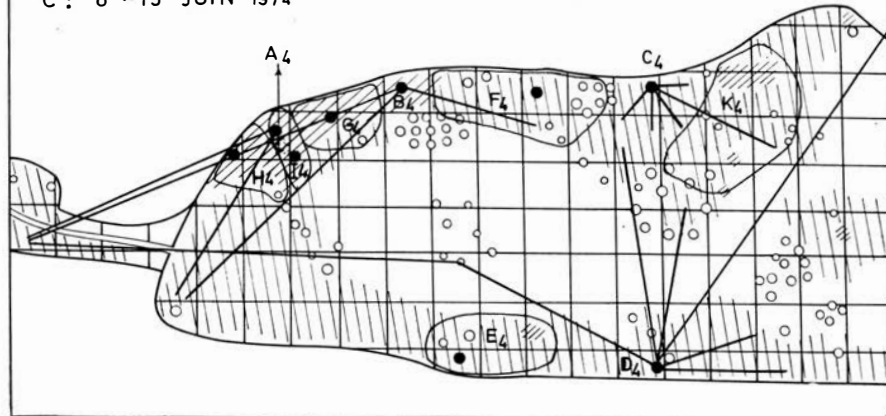
A : 28 - 30 MAI 1974



B : 1 - 2 JUIN 1974



C : 8 - 15 JUIN 1974



femelle. Les deux mâles ont échangé force coups de bec et se sont même affrontés « en chandelle », s'envolant à la verticale, accrochés l'un à l'autre par les pattes. Ces deux espèces entrent en compétition pour certains sites de nid (ronces et renouées du Japon), mais les disputes restent occasionnelles. Je les ai parfois vues nichant dans le même massif. La Verderolle a été, tout aussi rarement, l'objet d'attaques par d'autres espèces (Fauvette grisette *Sylvia communis*, Hypolais ictérine *Hippolais icterina*).

L'attitude des Verderolles envers les prédateurs aviens potentiels (Geais *Garrulus glandarius*, Pies *Pica pica*, et un Hibou moyen-duc *Asio otus* séjournant dans les environs en 1975) est beaucoup moins agressive que celle des autres espèces présentes. Les Verderolles se contentent d'alarmer de loin sans assaillir l'ennemi. Il est d'ailleurs douteux qu'aucun nid de Verderolle ait été pillé par un Geai ou une Pie ; les petits mammifères semblent responsables de la plupart des pillages (Dowsett-Lemaire, en prép.).

Seule une femelle de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* en halte de migration (juillet) a été agressée par plusieurs jeunes Verderolles émancipées. J'ai vu une fois un mâle de Verderolle fondre sur un Torcol *Jynx torquilla* posé dans un saule, pourtant loin du nid. Le Torcol a poussé un « kiak » de surprise et son assaillant s'est aussitôt éloigné. Une méprise, sans doute.

LA PART DES SEXES DANS LA DÉFENSE DU TERRITOIRE

Le chant plein (imitatif) du mâle a sans aucun doute une fonction d'avertissement et de défense du territoire, comme l'ont confirmé plus de 200 expériences de diffusion du chant de l'espèce dans les territoires occupés (Dowsett-Lemaire, sous presse). En outre, le moment où le mâle cesse de chanter, généralement à la naissance des jeunes, coïncide avec le moment où il cesse de défendre le territoire. Le rôle principal de défense territoriale revient aux mâles, mais la plupart des femelles ne restent pas indifférentes aux tentatives d'intrusion de mâles étrangers. Elles émettent souvent un petit chant gratté (non imitatif) lorsqu'elles entendent leur partenaire chanter avec un voisin ou un intrus à la frontière territoriale. J'ai moi-même très fréquemment provoqué cette réaction en diffusant un chant de Verderolle dans le territoire ; en général, elles se contentent de chanter sans se déplacer vers le diffuseur.

Quelques femelles se montrent cependant nettement plus agressives, et accompagnent leur mâle pour expulser un intrus. J'ai quelques fois observé une femelle qui venait chanter à la frontière du territoire (toujours le petit chant gratté non imitatif) pour éloigner un mâle voisin ou un nouveau venu alors que son partenaire était occupé à couvrir. Une seule femelle a, à ma

connaissance, utilisé le chant plein (imitatif) pour repousser un nouveau venu, alors que son partenaire restait totalement silencieux et inactif.

Les femelles qui reçoivent la visite d'un mâle voisin venu les courtiser restent indifférentes ou réagissent agressivement (avec parade de « plumage gonflé » et crécelle agressive, poursuites en vol parfois) selon les cas. Une femelle qui avait éloigné un mâle par son attitude agressive, a émis plusieurs chants grattés très sonores dès que celui-ci eut réintégré son territoire.

Enfin, les femelles seules, abandonnées par le mâle au début du cycle (ce qui n'est pas rare, Dowsett-Lemaire, 1979), ont toutes essayé, avec plus ou moins de succès, de chasser les intrus ou les nouveaux venus tentant de s'installer. Deux femelles particulièrement agressives ont réussi à défendre autour de leur nid un territoire au moins aussi grand que celui que défendait auparavant leur mâle. Elles répondaient systématiquement au chant des mâles voisins par leur chant gratté, quittant même leur ponte pour les attaquer lorsqu'ils venaient trop près du nid ; elles réagissaient si bien à la diffusion du chant que j'ai pu, ainsi, les attirer dans un filet pour les baguer.

L'intensité de l'agressivité territoriale des femelles varie donc selon le tempérament des individus ; en outre, elles sont capables dans une certaine mesure d'ajuster leur comportement aux circonstances. Tant que leur mâle est présent et actif, elles manifestent en général peu d'agressivité ; mais si leur partenaire est absent (temporairement ou non), elles interviennent plus activement dans la défense du canton.

VARIATIONS DE LA SURFACE TERRITORIALE DÉFENDUE ET OCCUPÉE AU COURS DU CYCLE

Dans la région qui nous concerne, les premières Verderolles rentrent de migration généralement dans la deuxième semaine de mai, c'est-à-dire lorsque la végétation herbacée à grosses tiges est juste suffisamment développée pour abriter les premiers nids. Le gros de la population se fixe dans la seconde quinzaine de mai ; les cantonnements se poursuivent encore jusque fin juin ou début juillet. L'importance de la compétition intraspécifique qu'un individu nouvellement arrivé rencontre pour s'installer varie donc beaucoup selon le moment de son retour. Cependant, ce facteur n'est qu'un parmi plusieurs autres qui déterminent apparemment les grandes différences de situations territoriales observées entre individus.

Le cas de A5, premier chanteur rentré en 1975, peut être pris comme exemple d'installation précoce (fig. 2). A5 se cantonne le matin du 13 mai ; il circule beaucoup et explore, en chantant, une zone d'un demi-hectare. En fin de matinée apparaît

un autre chanteur (B5) qui essaie de s'installer dans un massif de renouées du Japon déjà occupé par A5. Les disputes sont fréquentes ; les poursuites en vol alternent avec des périodes de chant en duo. Le lendemain, A5 abandonne une partie de son territoire à B5 (fig. 4 A). Le processus de rétrécissement du territoire se poursuit les jours suivants au fur et à mesure des arri-

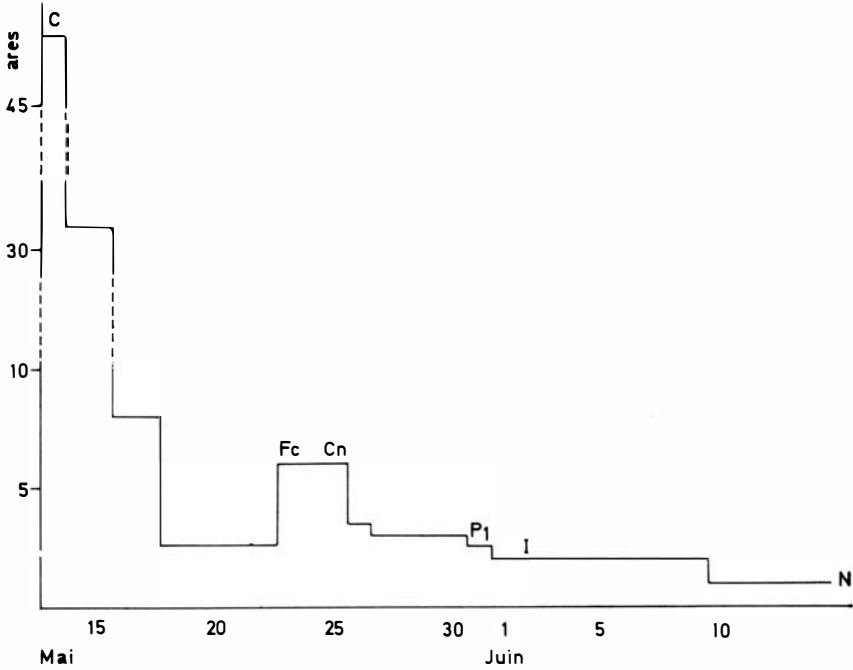


Fig. 2. — Fluctuations de la surface territoriale occupée au cours du cycle par le couple A5. C = cantonnement du mâle ; Fc = formation du couple ; Cn = début de la construction du nid ; P1 = début de la ponte ; I = début de l'incubation ; N = naissance des jeunes.

vées des nouveaux venus C5, D5, G5 et F5 (fig. 2 et 4 B). Le 23 mai, une femelle s'arrête chez A5 ; le mâle la suit dans ses explorations des touffes herbacées autour des renouées du Japon, et le territoire s'étend (fig. 4 C). La femelle commence à construire deux jours plus tard dans une touffe d'orties située au milieu du massif de renouées. Le territoire se resserre alors autour du nid (fig. 4 D) et la surface utilisée ne fluctue plus guère jusqu'à la naissance (fig. 2).

La plupart des mâles précoces ont ainsi commencé par occuper un grand territoire à leur arrivée. Ce n'est pas vraiment le

cas de B5 cependant : après ses disputes avec A5, il ne défend qu'un domaine assez restreint du 14 au 17 mai (fig. 4 A). Son territoire subit alors une extension spectaculaire le 18 mai (fig. 4 B), le jour de la formation du couple, puisque la femelle l'entraîne à visiter à sa suite des touffes herbacées situées largement en dehors du territoire initial. Puis le domaine du couple se resserre progressivement autour du nid sous la pression des voisins (fig. 4 C-D-E).

A l'inverse, le cas de I4, un des derniers mâles cantonnés en 1974 dans le site considéré, peut être pris comme exemple d'installation relativement tardive (fig. 3). I4 arrive le 28 mai, à un moment où le gros des installations est presque terminé et le site apparaît presque saturé. Curieusement, il va s'installer là où la densité est la plus forte, à la frontière entre les territoires des mâles célibataires G4 et H4 (fig. 1 A). Pendant deux jours (28 et 29 mai), il défend avec acharnement la partie du massif de renouées du Japon qu'il entend s'approprier et chante longuement en duo avec l'un ou l'autre de ses voisins.

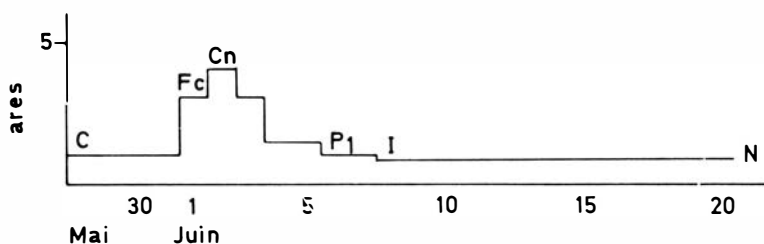


Fig. 3. — Fluctuations de la surface territoriale occupée au cours du cycle par le couple I4. Mêmes symboles que pour la figure 2.

Il s'accouple le 1^{er} juin, en même temps que H4 et un jour après G4, ses deux voisins respectifs. Son territoire s'étend en longueur pour englober les quelques touffes herbacées explorées par la femelle ; l'extension simultanée des territoires de G4 et H4 au moment où ces derniers s'accouplent est aussi remarquable (fig. 1 B). La femelle I4 commence à construire le 2 juin dans les renouées, et le territoire se resserre ensuite autour du nid (fig. 1 C). Les deux membres du couple continuent à défendre leur domaine restreint jusqu'à l'éclosion.

La situation des individus se cantonnant nettement plus tard dans la saison est encore différente. En 1975, par exemple, les mâles K5 et L5 s'installent respectivement le 13 et le 26 juin dans une zone occupée précédemment par trois couples (A5, C5 et G5 : fig. 4 E). Ils rencontrent peu d'opposition puisque ces trois couples

commencent à nourrir des jeunes au nid entre le 13 et le 18 juin, cessant alors de défendre un territoire. K5 et L5 ne s'accouplent qu'au début du mois de juillet : L5 se tait définitivement dès la formation du couple et cesse de défendre un territoire ; K5 continue à défendre une petite zone autour du nid jusqu'au début de l'incubation.

Entre les deux extrêmes de couples précoces et tardifs, on peut prendre le cas de F5 comme situation intermédiaire. F5 se cantonne le 18 mai (1975), arrivant en sixième position dans le site considéré (fig. 4 B). Son territoire s'agrandit au moment de la

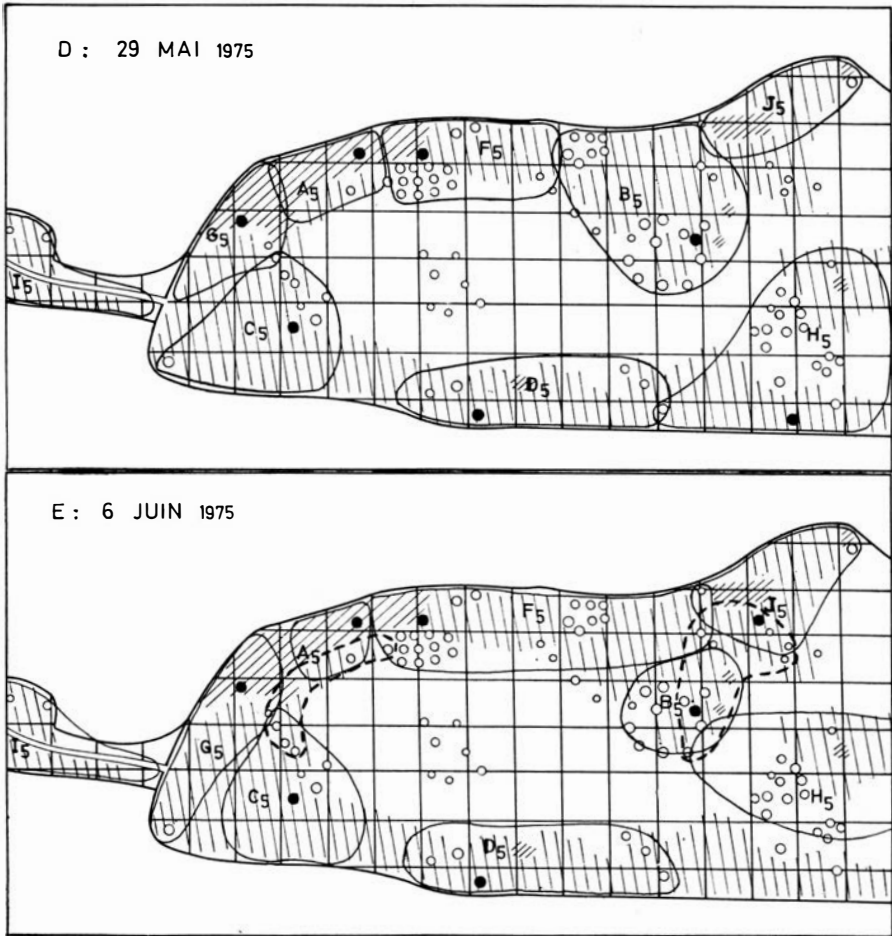
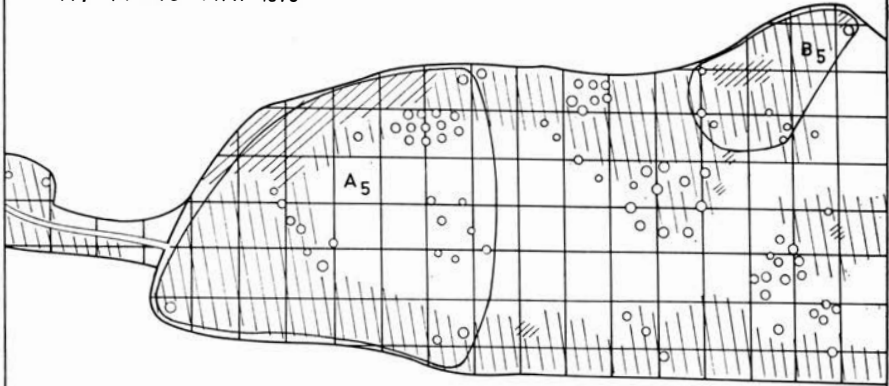
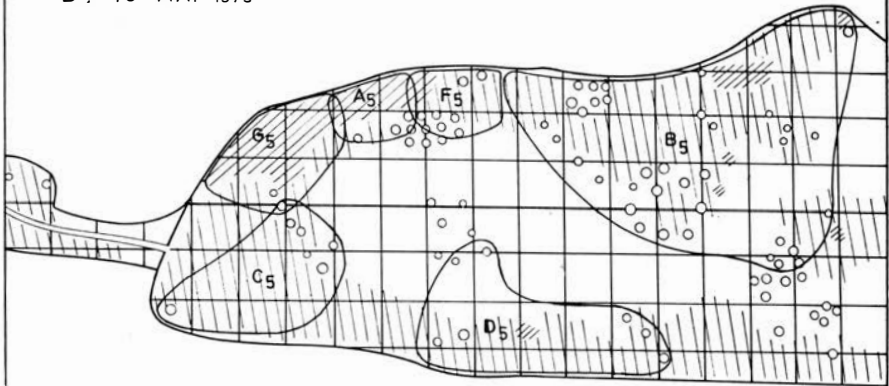


Fig. 4. — Cartes topographiques d'une partie du site (vallon) où sont représentés les territoires occupés à certains moments de la saison. Légende comme pour la figure 1. En E, la ligne en traits interrompus entoure les centres d'activité vocale des mâles au stade de l'incubation.

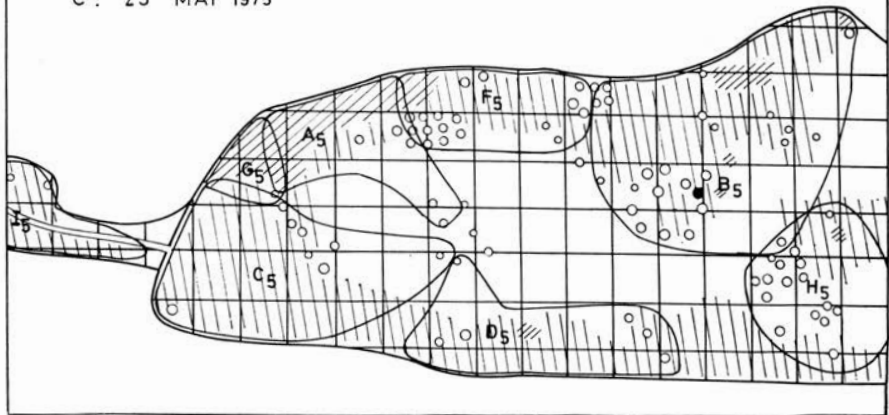
A : 14 - 15 MAI 1975



B : 18 MAI 1975



C : 23 MAI 1975



formation du couple (fig. 4 C) mais surtout pendant l'incubation (fig. 4 E) où il étend considérablement son canton vers ses voisins B5 et J5. Pendant la période ensoleillée du 5 au 10 juin, F5 prend une part très active aux chants de groupe avec les mâles voisins, B5, J5 et H5 d'un côté, ou A5 et C5 de l'autre (fig. 4 E). Par beau temps, en effet, les mâles qui sont au stade de l'incubation passent la plus grande partie du temps où ils ne couvent pas à chanter en chœur avec les voisins, se postant aux frontières de leurs territoire. Ces chants de groupe sont les plus intenses aux heures les plus chaudes du milieu de la journée, et se reproduisent avec une périodicité liée à celle des relais d'incubation. Ce comportement vocal est décrit plus en détail et discuté ailleurs (Dowsett-Lemaire, sous presse). Le mâle désigné par la lettre F5 en 1975 est en fait le même individu que D4 en 1974 ; en 1974, c'était aussi le mâle vocalement le plus actif au stade de l'incubation, et il avait étendu son canton vers les postes de chant d'un mâle au même stade que lui, à savoir B4 (fig. 1 A-B).

Les individus cantonnés au début ou au milieu de la période des installations ont généralement défendu leur canton jusqu'à la naissance de leurs jeunes. Pratiquement la seule exception à cette règle est représentée par le couple A4, en 1974. Ce couple précoce était déjà formé le 11 mai ; dès le 18, jour où la femelle commence à pondre, le mâle se tait définitivement et plus aucun territoire n'est défendu même aux alentours immédiats du nid. Le site de nid est ainsi d'abord recouvert par le territoire de B4, puis de G4 et finalement I4 (fig. 1 A-B-C). Le couple mène une vie très discrète ; le mâle est de temps en temps repéré et chassé par le propriétaire des lieux, mais il revient toujours obstinément près de son nid et échappe à l'agressivité de ses congénères en se cachant dans les renouées du Japon. Je n'ai jamais observé de comportement d'une telle passivité parmi les nombreux autres cas étudiés en quatre saisons.

Les sept couples dont l'activité territoriale vient d'être décrite ont été choisis en fonction des différences de situation et de comportement. L'échantillon sélectionné donne une idée de la gamme des variations possibles dans ce domaine. Ainsi, il apparaît que la dimension du territoire occupé à un moment donné dépend non seulement de l'époque de l'installation, de la position du territoire par rapport aux cantons voisins, mais aussi du tempérament des oiseaux, du type de végétation contenu dans le territoire (les territoires sont plus petits là où les sites de nid sont plus denses) et du stade du cycle. Pour étudier l'influence de l'évolution du cycle indépendamment des autres facteurs, j'ai calculé les surfaces moyennes occupées aux différents stades, respectivement par neuf couples aux territoires jointifs en 1974, et sept en 1975 (fig. 5).

En moyenne, le territoire s'étend nettement lors de la formation du couple ; on a vu comment la femelle, qui au départ ne connaît pas les limites du territoire du mâle, entraîne ce dernier à la suivre lorsqu'elle explore des sites de nid situés au-delà des frontières initiales. C'est une règle presque générale ; les exceptions concernent surtout les territoires isolés par la topographie

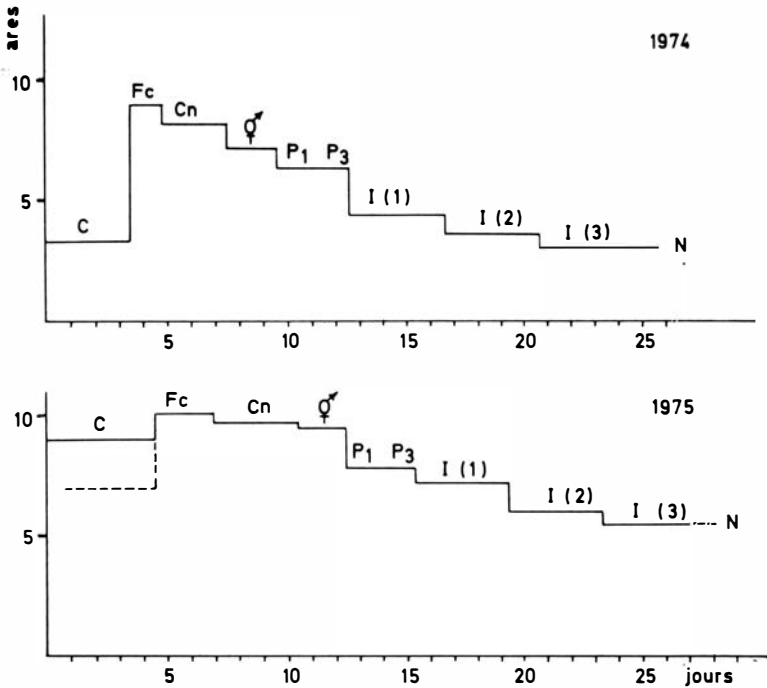


Fig. 5. — Surface territoriale moyenne occupée par couple à chaque stade du cycle ; C = période de célibat des mâles cantonnés (durée moyenne) ; Fc = période de formation du couple (durée moyenne) ; Cn et ♀ = période de construction du nid, chevauchant éventuellement avec celle des parades nuptiales ♀ (deux jours) ; P1 - P3 = ponte des trois premiers œufs ; I (1) ... I (3) = incubation divisée en trois périodes ; N = naissance des jeunes. L'échantillon est de neuf couples en 1974 et sept en 1975 ; ---- = moyenne obtenue en ne tenant pas compte du grand territoire de célibataire du mâle A5.

des lieux (chemins, zones herbeuses, etc.) où il y a peu de possibilités de changement. C'est un peu le cas de D5 (fig. 4) dont le territoire est partiellement isolé de ceux des voisins par une zone herbeuse ; en outre, lors de son arrivée le 20 mai, la femelle se fixe dans un massif d'orties au centre du territoire initial sans aller explorer les alentours.

L'extension du territoire que l'on observe à ce stade chez la grande majorité des couples est plus ou moins importante selon les possibilités locales : ainsi, le territoire s'agrandit très nettement chez B5, cantonné un peu à l'écart des autres, mais moins chez F5 ou I4 dont le canton est trop enserré entre ceux des voisins. Le pic moyen d'extension est moins marqué en 1975 (fig. 5) parce que, en cette saison, les territoires des mâles célibataires sont en moyenne plus étendus, étant distribués sur une plus grande partie du site qu'en 1974.

Après la formation du couple, la surface moyenne occupée diminue progressivement jusqu'à la fin de l'incubation. Pendant la construction du nid, le territoire se resserre un peu autour de celui-ci et les parties les plus éloignées du nid sont en général abandonnées. Quelques mâles redeviennent ensuite assez actifs, comme F5 au stade de l'incubation. F5 expulse même de son territoire des individus essayant de s'installer dans une zone très éloignée de son nid qu'il ne possédait pas au début du cycle ; il s'était comporté de même en 1974, mais il s'agit d'une tendance individuelle qui n'est pas reflétée par la majorité.

En résumé, les territoires jointifs sont plus ou moins compressibles sous la poussée des voisins et des nouveaux venus à tous les stades du cycle sauf lors de la formation du couple ; il existe sans doute une limite à cette compressibilité, mais elle varie beaucoup en fonction de tous les facteurs éco-éthologiques que nous venons d'évoquer. L'importance des fluctuations de la surface territoriale au cours du cycle a été mise en évidence chez plusieurs autres passereaux, et, comme chez la Verderolle, un agrandissement du territoire est généralement observé lors de la formation du couple (Stenger & Falls, 1959 ; Ficken, 1962 ; Stenger, 1965 ; Herman, 1971 ; Ghiot, 1976). Chez la Mésange à tête noire *Parus atricapillus*, espèce sédentaire dont les couples se forment avant l'établissement des territoires de nidification, l'activité territoriale est maximale au début du cycle lors de la construction du nid (Stefanski, 1967).

DIMENSIONS MOYENNES DES TERRITOIRES DE VERDEROLLES

Dans le site cartographié (fig. 1 et 4), la surface moyenne occupée par couple a oscillé, selon les stades du cycle, entre trois et neuf ares en 1974, et entre cinq et dix ares en 1975 (fig. 5). La densité de la population nichant dans toute la zone d'étude a toujours été supérieure à 10 couples/ha et a varié annuellement entre 10,6 (en 1976) et 13,6 (en 1977) couples/ha. En France, dans une population du Doubs, J. François (*in litt.*) a mesuré une densité de neuf et onze couples/ha, respectivement en 1976 et 1977. En Suisse, on signale, selon les endroits, une densité de cinq ou six couples/ha (Schwab, 1963 ; Géroutet *in* Glutz von Blotz-

heim, 1964), ou plus (huit couples/ha : Wiprächtiger, 1976). Partout où la Verderolle niche, la densité des couples est toujours très élevée et supérieure à celle de toute autre espèce locale (Schulze-Hagen, 1975, nombreuses obs. pers.). Dans la zone d'étude, c'est la Linotte qui est la plus nombreuse après la Verderolle, et les densités localement les plus fortes sont encore deux fois inférieures. Les Sylviinae les plus communs (Fauvette des jardins, Pouillots fitis) sont en général dans la proportion de deux ou trois couples pour dix couples de Verderolles. La Verderolle exploite en effet le milieu herbacé à grosses tiges d'une façon très efficace puisqu'elle peut à la fois y construire son nid et y chercher sa nourriture.

Dans la période d'étude, la densité la plus basse est observée en 1976. Les couples occupent en moyenne de plus grands territoires probablement parce que, en ce printemps très sec, les sites de nid convenables sont plus rares et dispersés. En effet, les couples s'installant dans un milieu dense et riche en sites de nid occupent en général des territoires plus petits. Ainsi, les cantons situés dans les massifs de renouées du Japon — offrant d'innombrables sites de nid et aussi utilisés comme postes de chant — sont moins étendus que ceux des couples installés en milieu herbacé ; dans ce dernier cas, les sites de nid sont plus dispersés (et une partie, seulement, des touffes à grosses tiges sont assez solides pour supporter un nid) et les territoires doivent être assez vastes pour inclure des arbustes comme postes de chant. Le contraste entre les deux types de territoires apparaît clairement fig. 1 A. De même, chez les Rousserolles effarvates nichant en phragmitaies — milieu homogène riche en sites de nid — les couples occupent de très petits territoires, de trois ou quatre ares en moyenne (Brown & Davies, 1949 ; Catchpole, 1972). Par contre, chez les Phragmites des joncs *Acrocephalus schoenobaenus* nichant en milieu plus ouvert (végétation herbacée et buissons), où les sites de nid sont plus dispersés, les territoires des couples sont nettement plus grands. Catchpole (1972) a mesuré une surface territoriale moyenne de 18 ares par couple dans la population de Phragmites des joncs qu'il a étudiée en Angleterre. Ces deux espèces de Rousserolles, tout comme la Verderolle, recherchent l'essentiel de la nourriture pour les jeunes en dehors du territoire. Catchpole en conclut que les différences interspécifiques observées dans la dimension des territoires sont surtout liées aux propriétés physiques des types d'habitats exploités respectivement par chacune des deux espèces.

Chez des espèces cavicoles, notamment le Gobemouche noir *Muscicapa hypoleuca* et les Mésanges charbonnière *Parus major* et bleue *P. caeruleus*, il est bien connu qu'on peut faire augmenter la densité des couples nicheurs (jusqu'à une certaine limite) en plaçant des nichoirs (von Haartman, 1956 ; Gibb, 1956).

FONCTIONS POSSIBLES DE LA TERRITORIALITÉ

Au moment des installations, les territoires des mâles célibataires contiennent en plus ou moins grande abondance des sites d'emplacement potentiel de nids, et des perchoirs élevés permettant aux chanteurs de signaler leur canton avec plus d'efficacité que s'ils chantaient près du sol. Etant donné la nature même du processus de formation du couple, on peut supposer que des mâles ne défendant pas de tels territoires n'auraient guère de chance de s'accoupler. Ensuite, lorsque la femelle a choisi un emplacement pour le nid et commence à construire, le territoire est restructuré par rapport au nid qui en devient le centre stratégique. Les mâles paraded surtout aux environs immédiats du nid et c'est là que se sont produits les quelques accouplements (apparemment réussis) que j'ai pu observer. Par contre, il m'est arrivé de voir une tentative d'accouplement se produire à la limite du territoire et échouer, parce que, au moment où le mâle montait sa partenaire, le voisin a surgi pour le chasser et a tenté de monter la femelle à son tour. Celle-ci a fui en direction de son nid et a rejoint son partenaire ; le voisin n'a pas pénétré dans leur territoire. Il semble donc avantageux pour les couples de posséder un domaine où ils soient à l'abri des interférences des voisins.

Le système territorial de la Verderolle est comparable à celui d'autres espèces de Rousserolles (Brown & Davies, 1949 ; Kluijver, 1955 ; Catchpole, 1972) et de beaucoup d'autres passereaux (Nice, 1941 ; Hinde, 1956) pour lesquels on considère généralement que la formation du couple et le maintien du lien sexuel sont des fonctions importantes de la territorialité.

A partir du moment où la ponte est déposée, la plupart des couples continuent à défendre, jusqu'à la naissance, un domaine d'une certaine dimension autour du nid ; les exceptions concernent surtout les couples tardifs dont l'activité territoriale décroît relativement plus tôt au cours du cycle. Les échecs d'installation de nouveaux venus provoqués par le comportement agressif des mâles (ou couples) déjà cantonnés, la réoccupation rapide par des voisins ou des nouveaux arrivants de territoires tout récemment désertés (ce qui se produit souvent, Dowsett-Lemaire, en prép.), et la persistance de l'agressivité territoriale jusqu'à une époque où les tentatives d'installation sont presque terminées, sont tous des faits d'observation suggérant que la territorialité contribue à limiter la densité locale des couples nicheurs destinés à exploiter les ressources de la région.

L'hypothèse selon laquelle, chez les oiseaux, la territorialité joue un rôle important dans la régulation de la densité des populations nicheuses est soutenue par un nombre croissant d'études spécifiques et d'expériences. Chez beaucoup d'espèces, il apparaît

que dès qu'une certaine densité de couples est atteinte dans les habitats optimaux, la dimension moyenne des territoires cesse de diminuer, et le surplus d'adultes s'installe et niche dans des habitats marginaux (Kluijver & Tinbergen, 1953 ; Conder, 1956 ; Durango, 1956 ; Glas, 1960 ; Tompa, 1962 ; Zimmerman, 1971). Dans d'autres cas, ce surplus ne niche pas et vit en marge de la population nicheuse (Snow, 1958 ; Rowan, 1966 ; Ficken & Ficken, 1967). Dans les cas où des nicheurs disparaissent, ils peuvent être rapidement remplacés par des individus issus de la population non nicheuse, qui se montrent alors capables de se reproduire normalement (Carrick, 1963 ; Ribaut, 1964 ; Delius, 1965). Enfin, de nombreuses expériences d'élimination systématique d'oiseaux nicheurs territoriaux ont confirmé que les remplaçants, issus de la population marginale, peuvent nicher avec succès dès qu'ils sont en possession d'un territoire (Orians, 1961 ; Watson & Jenkins, 1968 ; Harris, 1970 ; Knapton & Krebs, 1974 ; Manuwal, 1974). Les remplaçants peuvent aussi provenir d'une population nichant en habitat suboptimal. Krebs (1971) a ainsi montré, dans une population de Mésanges charbonnières, que les oiseaux réoccupant les territoires optimaux (en bois mixtes) dont les propriétaires avaient été éliminés, étaient pour la plupart des jeunes adultes d'un an qui avaient abandonné leur territoire situé en bordure du bois (haies) ; leur succès reproducteur y était nettement moins élevé. Certains territoires optimaux ont été réoccupés dans les quelques heures suivant l'élimination des propriétaires. Krebs (1976) a montré plus tard que le chant d'avertissement joue un rôle important dans le maintien de l'intégrité des territoires : la réoccupation des territoires libérés de leurs propriétaires est nettement retardée si on y place un enregistreur diffusant le chant de l'espèce.

Chez la Verderolle, on a vu que la dimension moyenne des territoires fluctue d'une saison à l'autre en fonction des changements dans la structure physique du milieu, en particulier l'abondance et la dispersion des sites de nid. Cet ajustement aux conditions du milieu est atteint en moyenne malgré la très grande variété des tempéraments individuels (cf. la passivité de A4 et l'agressivité de D4-F5 notamment) en partie responsable des différences observées dans la dimension des territoires au cours d'une même saison. Dans une certaine mesure, la limitation de la densité de la population nicheuse (qui s'opère sans doute par le biais du comportement territorial) doit permettre d'éviter la surexploitation des ressources en nourriture de l'endroit, ce qui est évidemment avantageux. On ignore si des facteurs écologiques autres que les sites de nid (l'abondance de la nourriture dans et en dehors des territoires) peuvent aussi influencer la dimension des cantons strictement défendus, et donc la densité des couples. C'est lors des excursions extraterritoriales que les oiseaux pour-

raient évaluer la richesse du milieu en nourriture ; il est intéressant de constater que les mâles, dont le rôle de défense territoriale est plus important que celui des femelles, excursionnent bien plus fréquemment que celles-ci.

De toute façon, l'ajustement de la population aux ressources du milieu ne peut être qu'approximatif, à cause des changements écologiques imprévisibles qui peuvent se produire entre l'époque où les couples s'installent et sont territorialement actifs, et le moment où ils ont des jeunes à nourrir. Ainsi, l'accident climatique (période pluvieuse et froide) de la seconde moitié de juin 1975 entraîne un appauvrissement des ressources du milieu qui devient apparemment surexploité puisqu'une certaine proportion des couples désertent leur nichée (Dowsett-Lemaire, en prép.). Ces oiseaux avaient connu auparavant (jusque pendant la période d'incubation) des conditions toutes différentes. C'est une situation inverse qui se produit en 1976 : suite à la sécheresse exceptionnelle de ce printemps, les sites de nid sont plus rares que d'habitude et la densité de la population nicheuse est relativement plus faible. Mais après la fin des installations, au moment où, à la fin de juin, la plupart des couples ont des jeunes au nid, les conditions de nourrissage sont bonnes et la survie des jeunes est supérieure à celle observée les autres années. Toutefois, la sécheresse persistant en juin et juillet, la végétation sous-développée n'héberge pas une faune entomologique aussi abondante que lors d'une saison normale — les aphidiens notamment sont bien moins nombreux, cf. Henry (1978). Il est probable que le milieu n'aurait pas pu nourrir beaucoup plus de nichées ; autrement dit, la réduction de la densité des couples en période d'installation aura été un élément favorable à la bonne survie des nichées quelques semaines plus tard dans les mêmes conditions de sécheresse.

L'espacement des nids qui résulte de l'activité territoriale des Verderolles peut aussi être favorable à d'autres points de vue : certaines observations (pillages simultanés de pontes ou de nichées voisines et peu éloignées) suggèrent qu'un trop grand rapprochement des nids pourrait entraîner une augmentation de la prédation. Chez la Rousserolle effarvatte, Catchpole (1972) a observé un taux de prédation plus élevé dans les petits territoires groupés que dans les territoires isolés. Le taux de prédation des pontes de Mésanges charbonnières (Krebs, 1971) est d'autant plus élevé que les nichoirs occupés sont plus rapprochés ; les échecs causés par la prédation sont ainsi plus nombreux les années de forte densité. Tinbergen *et al.* (1967) et Göransson *et al.* (1975) ont montré expérimentalement que le taux de prédation des pontes est fonction de la densité des nids, à moins que le domaine ne soit activement défendu par les oiseaux contre les prédateurs (Göransson *et al.*, *op. cit.*), ce qui n'est généralement pas le cas chez les petits passereaux. Dans notre population de Verderolles, le nom-

bre de nids pillés chaque année est trop faible pour permettre d'analyser les effets de la densité des nids sur le taux de prédation. De toute façon, la prédation n'est pas un facteur d'échec très important chez cette espèce dont les nids sont bien dissimulés, et ne doit avoir joué qu'un rôle secondaire (si même elle en a joué un) dans l'évolution du comportement territorial de la Verderolle.

RESUME

Le comportement territorial de la Rousserolle verderolle *Acrocephalus palustris* a été étudié dans une population marquée de quelques dizaines de couples nichant dans la vallée liégeoise (Belgique).

Liées à l'exploitation d'une végétation herbacée dense, les Verderolles occupent des territoires groupés de petites dimensions (quelques ares en moyenne) qui contiennent des sites potentiels de nid (fig. 1 et 4). Le couple se forme lorsqu'une femelle s'arrête pour sélectionner un site de nid. La plupart des couples continuent à défendre un territoire jusqu'à la naissance des jeunes, c'est-à-dire jusqu'à une époque où les tentatives d'installation de nouveaux venus sont presque terminées. Les couples tardifs cessent de défendre un territoire relativement plus tôt dans le cycle. L'essentiel de la nourriture pour les jeunes est recherché en dehors du territoire initial (fig. 1 C) ; dès avant ce stade, les excursions extraterritoriales sont fréquentes, surtout chez les mâles.

Outre leurs congénères, la Rousserolle effarvate *A. scirpaceus* est la seule espèce locale que les Verderolles expulsent systématiquement de leur territoire.

Le rôle principal de défense du territoire revient aux mâles (dont le chant plein a une fonction territoriale), mais les femelles prennent une certaine part dans la défense du canton surtout en cas d'absence (temporaire ou non) de leur partenaire.

La dimension du territoire occupé à un moment donné dépend de l'époque de l'installation, de la position du territoire par rapport aux cantons voisins, du tempérament des oiseaux, du type de végétation contenu dans le territoire, et du stade du cycle. Les territoires des mâles cantonnés en début de saison (mi-mai) sont plus grands que ceux des individus arrivant au milieu ou vers la fin de la période principale des installations (fin mai). En moyenne, le territoire s'étend nettement lors de la formation du couple, puis sa surface décroît jusqu'à la fin de l'incubation (fig. 5). La dimension moyenne du territoire est inversement proportionnelle à la densité locale des sites de nid. Au cours de la saison exceptionnellement sèche de 1976, les sites de nid étaient

plus dispersés et la densité des couples (10,6 couples/ha) a été la plus basse observée en quatre ans.

La possession par le mâle d'un territoire riche en sites de nid est sans doute indispensable à la réussite de la formation du couple. Pendant les parades nuptiales, le territoire protège le couple contre les interférences des mâles voisins. Enfin, plusieurs faits d'observation suggèrent que la territorialité contribue à limiter la densité de la population nicheuse.

SUMMARY

The territorial behaviour of the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris* was studied during four seasons (1974-1977) in a colour-ringed population breeding in the Liège valley, eastern Belgium.

Adapted to the exploitation of thick herbaceous vegetation, Marsh Warblers occupy small and clustered territories (of 5-10 ares, or 0.1-0.2 acre on average) which contain suitable nest-sites (figs 1 and 4). Pair formation takes place when a female stops in a territory to select a nest-site. Most pairs of this single-brooded species continue to defend a territory until the hatching of their young, by which time settlements of newly-arrived birds have almost come to an end. Late breeding pairs stop defending a territory relatively earlier in the breeding cycle. The food for the young is largely searched for outside the initial territory (fig. 1 C) ; even before the nestling stage, extraterritorial excursions are frequent, especially by males.

The Reed Warbler *A. scirpaceus* is the only other species that Marsh Warblers systematically expel from their territories.

Males (whose full song has a territorial function) play the main role in territorial defence, but females also show some territorial aggression, especially when their partners are (temporarily or not) absent.

The size of the defended territory varies according to the time of settlement, the position of the territory in relation to the neighbours', the temperament of the owners, the type of vegetation contained in it, and the stage of the breeding cycle. Territories of early settlers (mid-May) are initially larger than those of birds arriving in the middle or near the end of the main settlement period (late May). On average, the territory is most extensive at pair formation (Fc in fig. 5), then shrinks progressively until the end of incubation. The average size of a territory is smallest where nest-sites are most dense. In the exceptionally dry 1976 season, suitable nest-sites were more spaced out and the breeding density (10.6 pairs/ha) was the lowest observed in

the period of study. This adjustment was achieved despite the very wide variety of individual temperaments in territorial aggression.

The possession by males of a territory rich in nest-sites seems indispensable for pair formation to succeed ; during courtship, the territory protects the pair against interference from male neighbours. There is some evidence that territoriality limits breeding density, but the adjustment of the breeding population to the local resources can only be approximate as discussed in some detail.

REMERCIEMENTS

Ce travail fait partie d'une recherche de doctorat entreprise au Laboratoire d'Ethologie de l'Université de Liège (Prof. J.-Cl. Ruwet), Belgique. Cette recherche a été financée par une bourse C. Hela de l'Association des Amis de l'Université de Liège en 1974-1975, et une bourse de spécialisation de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture en 1975-1976 et 1976-1977.

J'adresse mes sincères remerciements à mes amis P. Collette et J. Rossi qui m'ont secondée dans la plupart des opérations de baguage.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN, P. et DAVIES, G. (1949). — *Reed-Warblers*. Foy Publications Ltd, East Molesey, Surrey.
- CARRICK, R. (1963). — Ecological significance of territory in the Australian Magpie, *Gymnorhina tibicen*. *Proc. XIII Int. Orn. Congr.* : 740-753.
- CATCHPOLE, C.K. (1972). — A comparative study of territory in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). *J. Zool.*, 166 : 213-231.
- CONDER, P.J. (1956). — The territory of the Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis*, 98 : 453-459.
- DELIUS, J.D. (1965). — A population study of Skylarks *Alauda arvensis*. *Ibis*, 107 : 466-492.
- DOWSETT-LEMAIRE, F. (1978). — Annual turnover in a Belgian population of Marsh Warblers, *Acrocephalus palustris*. *Gerfaut*, 68 : 519-532.
- DOWSETT-LEMAIRE, F. (1979). — The sexual bond in the Marsh Warbler, *Acrocephalus palustris*. *Gerfaut*, 69 : 3-12.
- DOWSETT-LEMAIRE, F. (sous presse). — Vocal behaviour of the Marsh Warbler, *Acrocephalus palustris*. *Gerfaut*.
- DURANGO, S. (1956). — Territory in the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ibis*, 98 : 476-484.
- FICKEN, M.S. (1962). — Agonistic behavior and territory in the American Redstart. *Auk*, 79 : 607-632.
- FICKEN, M.S. et FICKEN, R.W. — (1967). — Age-specific differences in the breeding behavior and ecology of the American Redstart. *Wilson Bull.*, 79 : 188-199.

- GHIOT, C. (1976). — Contribution à l'étude du comportement territorial chez le Bruant des roseaux, *Emberiza schoeniclus*. *Gerfaut*, 66 : 267-305.
- GIBB, J. (1956). — Territory in the genus *Parus*. *Ibis*, 98 : 420-429.
- GLAS, P. (1960). — Factors governing density in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) in different types of wood. *Arch. néerl. Zool.*, 13 : 466-472.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. (1964). — *Die Brutvögel des Schweiz*. Aarau.
- GORANSSON, G., KARISSON, J., NILSSON, S.G. et ULFSTRAND, S. (1975). — Predation on birds' nests in relation to antipredator aggression and nest density : an experimental study. *Oikos*, 26 : 117-120.
- HAARTMAN, L. VON (1956). — Territory in the Pied Flycatcher *Muscicapa hypoleuca*. *Ibis*, 98 : 460-475.
- HARRIS, M.P. (1970). — Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) — a removal experiment. *J. Anim. Ecol.*, 39 : 707-713.
- HENRY, C. (1978). — Caractéristiques du régime alimentaire des jeunes Phragmites des joncs *Acrocephalus schoenobaenus*. *Alauda*, 46 : 75-85.
- HERMAN, C. (1971). — Evolution de la territorialité dans une population de Pouillots siffleurs (*Phylloscopus sibilatrix* Bechstein). *Gerfaut*, 61 : 43-86.
- HINDE, R.A. (1956). — The biological significance of the territories of birds. *Ibis*, 98 : 340-369.
- KLUIJVER, H.N. (1955). — Das Verhalten des Drosselrohrsängers, *Acrocephalus arundinaceus* (L.), am Brutplatz mit besonderer Berücksichtigung der Nestbautechnik und der Revierbehauptung. *Ardea*, 43 : 1-50.
- KLUIJVER, H.N. et TINBERGEN, L. (1953). — Territory and the regulation of density in titmice. *Arch. néerl. Zool.*, 10 : 265-287.
- KNAPTON, R.W. et KREBS, J.R. (1974). — Settlement patterns, territory size, and breeding density in the Song Sparrow (*Melospiza melodia*). *Canad. J. Zool.*, 52 : 1413-1420.
- KREBS, J.R. (1971). — Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. *Ecology*, 52 : 2-22.
- KREBS, J. (1976). — Bird song and territorial defence. *New Scientist*, 70 : 534-536.
- LEMAIRE, F. (1977). — Mixed song, interspecific competition and hybridisation in the Reed and Marsh Warblers (*Acrocephalus scirpaceus* and *palustris*). *Behaviour*, 63 : 215-240.
- MANUWAL, D.A. (1974). — Effects of territoriality in a population of Cassin's Auklet. *Ecology*, 55 : 1399-1406.
- NICE, M.M. (1941). — The role of territory in bird life. *Amer. Midl. Natur.*, 26 : 441-487.
- ORIAN, G.H. (1961). — The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecol. Monogr.*, 31 : 295-312.
- RIBAUT, J.-P. (1964). — Dynamique d'une population de merles noirs, *Turdus merula* L. *Rev. Suisse Zool.*, 71 : 815-902.
- ROWAN, M.K. (1966). — Territory as a density-regulating mechanism in some South African birds. *Ostrich* Suppl. No. 6 : 397-408.
- SCHULZE-HAGEN, K. (1975). — *Habitat und Bruterfolg beim Sumpfrohrsänger (Acrocephalus palustris) in Rheinland*. Diplomarbeit am Zoologischen Institut der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn.
- SCHWAB, A. (1963). — Hohe Siedlungsdichte des Sumpfrohrsängers an der Sarneraa. *O. W. Orn. Beob.*, 60 : 109-111.
- SNOW, D.W. (1958). — *A study of blackbirds*. George Allen & Unwin Ltd, London.
- STEFANSKI, R.A. (1967). — Utilization of the breeding territory in the Black-capped Chickadee. *Condor*, 69 : 259-267.
- STENGER, J.W. (1965). — Territorial behavior of the Tree Sparrow. *Condor*, 67 : 193-209.

- STENGER, J. et FALLS, J.B. (1959). — The utilized territory of the Ovenbird. *Wilson Bull.*, 71 : 125-140.
- TINBERGEN, N., IMPEKOVEN, M. et FRANCK, D. (1967). — An experiment on spacing-out as a defence against predation. *Behaviour*, 28 : 307-321.
- TOMPA, F.S. (1962). — Territorial behavior : the main controlling factor of a local Song Sparrow population. *Auk*, 79 : 687-697.
- WATSON, A. et JENKINS, D. (1968). — Experiments on population control by territorial behaviour in Red Grouse. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 595-614.
- WIPRAGHTIGER, P. (1976). — Beitrag zur Brutbiologie des Sumpfrohrsängers *Acrocephalus palustris*. *Orn. Beob.*, 73 : 11-25.
- ZIMMERMAN, J.L. (1971). — The territory and its density dependent effect in *Spiza americana*. *Auk*, 88 : 591-612.