

SURVIE EN MILIEU INSULAIRE : QUELLE STRATEGIE ?
LE CAS DES MESANGES EN CORSE *

Dominique MICHELLAND

*Laboratoire de Systématique et d'Ecologie Méditerranéenne,
Montpellier (1)*

Une étude de la biologie de reproduction des populations continentales (Provence) et insulaires (Corse) de mésanges est en cours depuis 1976 (Blondel et Isenmann, 1979 ; Blondel et *al.*, 1980 ; Michelland, 1980 a et b ; Isenmann, 1982), pour tester au niveau des populations les prédictions issues de la théorie de l'équilibre dynamique (Mac Arthur et Wilson, 1963, 1967). En effet des aménagements importants de la structure et de la dynamique des peuplements insulaires ont été mis en évidence par de nombreux auteurs. Retenons en particulier :

— la faible richesse spécifique des îles et de chacun de leurs biotopes (Carlquist, 1974 ; Blondel, 1979 ; Martin, 1980) qui résulte probablement plus de l'organisation des communautés insulaires et de la diversité physiographique des îles que d'une absence d'immigration (Lack, 1969, 1976 ; Blondel, 1979). D'une manière générale, ce sont les espèces rares et/ou de grande taille qui sont absentes (Blondel et Frochot, 1976 ; Martin, 1980).

— cette réduction du nombre d'espèces est compensée par une augmentation de leur densité (phénomène de compensation des densités) (Crowell, 1962 ; Mac Arthur *et al.*, 1972 ; Ferry *et al.*, 1976 ; Blondel, 1979 ; Martin, 1980) dont l'importance est variable (Diamond, 1970 ; Wright, 1980) ;

— l'élargissement de la gamme des biotopes utilisés est mis en évidence dans le cas de la Corse par l'analyse chiffrée de la

* Ce travail, résumé d'une thèse de troisième cycle soutenue à l'Université des Sciences et Technique du Languedoc en 1980, est le résultat d'un travail d'équipe sur le programme « Dynamique et régulation des populations de mésanges en milieu méditerranéen continental et insulaire » animé par J. Blondel et P. Isenmann.

(1) Adresse : Institut de Botanique, 5, rue A. Broussonet, F 34000 Montpellier.

répartition de l'avifaune le long d'un gradient de structure de la végétation (Ferry *et al.*, 1976 ; Blondel, 1979 ; Martin, 1980).

Tous ces caractères font partie des stratégies de survie mises en place par les communautés insulaires pour conjurer les forts risques d'extinction liés à leur isolement des réservoirs de population continentaux (Blondel, 1979). Au vu de tous ces résultats, il est apparu nécessaire d'entreprendre des études fines de démographie sur les îles. Quelques données sont actuellement connues pour divers groupes de vertébrés :

— une réduction importante de la fécondité a été observée chez le Lézard sicilien *Lacerta sicula* (Kramer, 1946), chez les oiseaux (Lack, 1968, 1976 ; Cody, 1966, 1971 ; Cody et Cody, 1972 ; Crowell et Rothstein, 1981 ; Higuchi, 1976 a) et chez les mammifères (Tamarin, 1977 a et b ; Gliwicz, 1980) ;

— une période de reproduction plus tardive que sur le continent (Higuchi, 1976) pour les oiseaux ;

— une modification des phénomènes de régulation des populations chez les mammifères (Tamarin, 1977 c ; Gliwicz, 1980).

L'analyse comparative de la démographie des populations de mésanges en Corse et en Provence apporte des résultats confirmant les précédents (Blondel, 1979 ; Blondel et Isenmann, 1979 ; Blondel *et al.*, 1980 ; Michelland, 1980 b ; Isenmann, 1982). En effet chez les populations corses de Mésange bleue (*Parus caeruleus*) et noire (*P. ater*) le taux de reproduction est plus faible, et la date de ponte plus tardive qu'en Provence et en Languedoc.

Les enseignements de la théorie de l'équilibre dynamique (Mac Arthur et Wilson, 1963, 1967) et les caractéristiques éco-climatiques des îles, ont permis à Cody (1966, 1971), Lack (1971), Carlquist (1974), Blondel (1979), Michelland (1980 b), de proposer les hypothèses suivantes :

— le retard de la reproduction serait dû à l'inertie propre aux climats insulaires (climats aux contrastes saisonniers atténués) et de ses conséquences sur l'écologie des milieux, plus qu'à une hypothétique augmentation de la compétition intraspécifique liée aux fortes densités spécifiques propres aux îles ;

— le fléchissement de la fécondité traduirait l'existence d'un état de saturation qui pèserait sur les paramètres démographiques dans une direction que par commodité nous appellerons stratégie K (Blondel, 1975, 1976 a, 1979 ; Barbault, 1981).

Nous nous proposons dans le présent travail de tester ces hypothèses à l'aide de notre étude sur les mésanges et de montrer que c'est tout un ensemble de modifications à valeur adaptative de la biologie de reproduction de ces espèces qui permet leur survie dans un milieu confiné et saturé.

MATERIEL ET METHODES

Pour réaliser cette étude, deux stations ont été choisies, l'une en Corse, île du bassin méditerranéen occidental de 8700 km² située à 80 km des côtes de Toscane (Italie) qui présente une grande diversité de biotopes étalés de la mer jusqu'au Monte Cinto (2700 m), et l'autre au Mont Ventoux en Provence.

En Corse, c'est une vieille futaie de Chênes verts (*Quercus ilex*) qui sert de cadre à cette étude. Elle est située dans la vallée du Fango (9° E., 42° 30' N.) au Sud de Calvi, à une altitude de 190 m. Sous les Chênes verts, qui peuvent dépasser une hauteur de 15 m, il existe généralement une strate arbustive constituée essentiellement de Bruyère arborescente (*Erica arborea*) et d'Arbousier (*Arbutus unedo*).

En Provence les travaux de Blondel (1976 b, 1978) sur les communautés d'oiseaux du Mont Ventoux (Vaucluse, 5° E., 44° N.) montrent que la cédraie réalise une véritable ambiance forestière, ce qui est rare actuellement en région méditerranéenne.

Dans chacune de ces deux stations 50 nichoirs ont été placés en 1976 (25 munis d'un trou de vol de 32 mm, utilisable par toutes les espèces de mésanges et 25 munis d'un trou de vol de 26 mm, excluant la Mésange charbonnière). En janvier 1980, 15 nichoirs (8 avec un petit trou de vol et 7 avec un grand) ont été rajoutés en Corse et 20 (10 de chaque sorte) en Provence. Le taux d'occupation, voisin de 25 % la première année, se stabilise par la suite aux environs de 50 %. Il est curieux de noter que la Mésange charbonnière (*Parus major*) n'occupe presque pas les nichoirs en Corse (2 couples en 1979 et 1 en 1980), alors qu'elle y est présente (4,7 couples/10 ha ; Blondel, 1979).

Des contrôles hebdomadaires (souvent journaliers en 1979 et 1980) effectués de la mi-mars à la mi-juillet ont permis de mesurer les principaux paramètres démographiques et de préciser le déroulement de la reproduction. A cet effet, à chacune des visites, le contenu exact de chacun des nichoirs a été noté. Depuis 1979, tous les poussins sont munis de deux bagues, l'une en aluminium (Muséum Paris) et l'autre de couleur. Leur disposition relative permettra ensuite de déterminer par simple observation l'année de naissance de l'oiseau (par exemple pour 1979 aluminium à gauche et couleur à droite).

Cet ensemble de données permet de déterminer pour chaque saison de reproduction :

— la date à laquelle 50 % des couples ont commencé la construction de leur nid ;

— la date moyenne de ponte du premier œuf, calculée en admettant que la femelle pond un œuf par jour tant que la ponte n'est pas complète. Il existe quelques exceptions à cette règle (cf. Michelland, 1980 a et b) ;

— la grandeur de la ponte, ou nombre d'œufs déposés par femelle. Seules sont prises en compte les pontes qui ont été incubées, les autres pouvant être incomplètes ;

— la durée de l'incubation (nombre de jours séparant la ponte du dernier œuf de l'éclosion) ;

— le succès de la reproduction. Nous distinguerons la mortalité au stade des œufs (pourcentage des œufs qui n'éclosent pas), la mortalité au stade des poussins (pourcentage des poussins qui meurent avant l'envol) et la mortalité totale au nid, qui résulte des deux précédentes.

Pour tester l'hypothèse d'un ralentissement de la croissance des jeunes en Corse résultant de leur sous-alimentation, nous avons entrepris en 1979 et 1980 une étude du développement des poussins. Leur âge était connu soit par l'observation de l'éclosion, soit par l'utilisation pour les jeunes oisillons des critères proposés par Leclercq (1975). Nous avons relevé régulièrement pour chaque poussin :

— son poids à l'aide d'un pèsola au 0,1 g (1979 et 1980) ;

— la longueur du fourreau de la dernière rémige primaire, puis de la partie visible de cette plume (réglet à 0,5 mm) (1980).

Des observations quotidiennes ont permis en 1980 de connaître l'âge exact de l'envol de quelques nichées.

Pour compléter les données précédentes nous avons compté le nombre de nourrissages effectués par les adultes en une heure, ce qui donne un indice de la quantité d'insectes apportés aux poussins. De plus, nous avons noté aussi souvent que possible si la proie était petite (moins de 10 mm), moyenne (de 10 à 20 mm) ou grosse (plus de 20 mm) en comparant sa longueur à celle du bec de l'adulte (environ 10 mm). Un certain nombre d'indications concernant les groupes taxinomiques des proies ont été relevées.

Blondel et Isenmann (1979) et Blondel et *al.* (1980) ont formulé l'hypothèse d'une longévité accrue des adultes en Corse, liée à leur très faible fécondité. Pour tester cette hypothèse, nous avons capturé en 1979 et en 1980 la plupart des adultes de Mésange bleue, et déterminé leur âge et leur sexe (pour les critères utilisés, cf. Michelland, 1980 b).

RESULTATS

Les principaux résultats sont indiqués sur le tableau I.

1. — PHÉNOLOGIE DE LA REPRODUCTION

— Sur le continent, la construction du nid de la Mésange bleue débute en moyenne un mois plus tôt qu'en Corse, à une date qui varie fortement suivant les années (du 20 mars en 1980 au 12 avril en 1979) et qui précède d'un laps de temps plus ou moins

TABLEAU I a

*Éléments de démographie comparée
des populations de Mésange noire dans la Cédraie du Mont Ventoux
et la Chênaie verte du Fango.*

(\bar{X} : moyenne ; σ : écart type ; P : seuil de signification des différences.)

Date de ponte du 1 ^{er} œuf	Cédraie du Mont Ventoux (Provence)			Chênaie verte du Fango (Corse)			P
	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	
1976	13/4	5,6	4	1/5	14,8	5	NS
1977	8/4	12,1	6	4/5	9,3	11	0,001
1978	14/4	6,1	7	7/5	11,2	6	0,001
1979	17/4	1,1	4	5/5	14,6	6	NS
1980	14/4	11,4	10	1/5	11,5	6	0,01
Moyenne	13/4	9,9	27	4/5	12,5	34	0,001
Grandeur de la ponte	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	P
1976	8,7	0,83	4	5,2	0,4	5	0,001
1977	8,2	0,69	6	5,9	0,66	11	0,001
1978	8,7	1,07	7	5,4	1,02	5	0,001
1979	8,8	0,83	4	5,8	1,09	6	0,001
1980	8,1	0,78	8	5,3	0,94	6	0,001
Moyenne	8,5	0,92	29	5,6	0,78	33	0,001
Succès de la reproduction *	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	P
1976	94,3 %		35	69,2 %		26	0,05
1977	79,6 %		49	40,3 %		65	0,001
1978	88,5 %		61	28,9 %		27	0,001
1979	71,4 %		35	80,0 %		35	NS
1980	95,2 %		65	46,0 %		32	0,001
Moyenne	84,6 %		245	52,8 %		185	0,001
Mortalité au stade des œufs	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	P
1976	5,7 %		35	30,8 %		26	0,01
1977	20,4 %		49	27,0 %		65	NS
1978	11,5 %		61	44,4 %		27	0,001
1979	0 %		35	5,7 %		35	0,025
1980	4,8 %		65	9,1 %		32	NS

* (% des œufs) donnant des jeunes à l'envol.

TABLEAU I a (suite)

Mortalité au stade des poussins	Cédraie du Mont Ventoux (Provence)			Chênaie verte du Fango (Corse)			P
	\bar{X}	σ	Nombre de poussins	\bar{X}	σ	Nombre de poussins	
1976	0 %		33	0 %		18	
1977	0 %		39	41,3 %		47	0,001
1978	0 %		54	26,7 %		15	0,001
1979	28,6 %		35	36,4 %		30	NS
1980	0 %		62	20 %		29	0,001
Nombre de jeunes à l'envol par couple	\bar{X}	σ	Nombre de couples	\bar{X}	σ	Nombre de couples	P
1976	12,7		4	3,6		5	
1977	11,7		6	2,7		11	
1978	13,4		7	2,8		6	
1979	12,5		4	4,7		6	
1980	10,3		10	3,2		6	
Moyenne	12,1			3,4			0,01
Taux de secondes pontes	\bar{X}	σ	Nombre de 1 ^{re} pontes	\bar{X}	σ	Nombre de 1 ^{re} pontes	P
1976	50 %		4	0 %		5	
1977	67 %		6	0 %		11	
1978	71 %		7	0 %		6	
1979	75 %		4	0 %		6	
1980	43 %		10	0 %		6	
Moyenne	61 %			0 %			

long la ponte du premier œuf (20 jours en 1979, 37 jours en 1980). En Corse au contraire, tout semble se répéter d'une manière pratiquement identique d'une année à l'autre, la construction débute entre le 28 avril (en 1978) et le 1^{er} mai (en 1977) et dure 13 à 20 jours.

— La date de ponte est bien plus tardive en Corse qu'en Provence. Ce phénomène est d'autant plus surprenant que la chênaie verte du Fango est plus méridionale et se trouve à une altitude beaucoup plus faible (190 m *vs* 950 m) que la cédraie. Même les Mésanges bleues et noires de Finlande (von Haartman, 1969) et de Suède (Källander, 1976) pondent plus tôt que celles de Corse. Le retard, qui est d'environ trois semaines pour les deux espèces est donc manifestement lié à l'insularité.

TABLEAU I b

*Eléments de démographie comparée
des populations de Mésange bleue dans la Cédraie du Mont Ventoux
et la Chênaie verte du Fango.*

(\bar{X} : moyenne ; σ : écart-type ; P : seuil de signification des différences.)

Date de ponte du 1 ^{er} œuf	Cédraie du Mont Ventoux (Provence)			Chênaie verte du Fango (Corse)			P
	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	
1976	25/4		3	14/5	8,6	8	
1977	21/4	5,3	7	13/5	8,5	13	0,001
1978	27/4	4,8	10	20/5	9,0	18	0,001
1979	1/5	4,1	8	19/5	8,0	12	0,001
1980	26/4	5,2	10	21/5	7,9	14	0,001
Moyenne	25/4	7,1	38	18/5	8,6	65	0,001
Grandeur de la ponte	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	\bar{X}	σ	Nombre de pontes	P
1976	8,7		3	6,4	0,86	8	
1977	9,3	1,13	7	5,9	1,02	13	0,001
1978	8,4	1,20	10	5,9	1,07	16	0,001
1979	9,4	1,22	8	6,1	1,89	10	0,001
1980	8,6	1,80	10	6,0	0,82	15	0,001
Moyenne	8,9	1,44	38	6,1	1,01	66	0,001
Succès de la repro- duction	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	P
1976	73,0 %		26	82,3 %		51	NS
1977	78,5 %		65	40,2 %		77	0,001
1978	35,5 %		74	27,7 %		88	NS
1979	86,7 %		75	23,0 %		61	0,001
1980	38,5 %		86	61,0 %		85	0,001
Moyenne	62,5 %		336	46,7 %		362	0,001
Mortalité au stade des œufs	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	\bar{X}	σ	Nombre d'œufs	P
1976	19,2 %		26	13,7 %		51	NS
1977	9,2 %		65	23,4 %		77	0,025
1978	17,6 %		84	52,3 %		88	0,001
1979	9,3 %		75	6,6 %		61	NS
1980	20,5 %		86	24,4 %		85	NS

TABLEAU I b (suite)

	Cédraie du Mont Ventoux (Provence)			Chênaie verte du Fango (Corse)			
Mortalité au stade des poussins	\bar{X}	σ	Nombre de poussins	\bar{X}	σ	Nombre de poussins	P
1976	9,5 %		21	4,5 %		44	NS
1977	13,6 %		59	44,4 %		59	0,001
1978	60,7 %		61	24,4 %		37	0,001
1979	3,0 %		68	75,4 %		57	0,001
1980	51,6 %		62	9,8 %		61	0,01
Nombre de jeunes à l'envol par couple	\bar{X}	σ	Nombre de couples	\bar{X}	σ	Nombre de couples	P
1976	8,0		3	5,3		8	
1977	7,3		7	2,4		13	
1978	4,6		10	1,6		18	
1979	8,8		8	1,4		12	
1980	5,9		10	3,8		14	
Moyenne	6,9		38	2,9		65	0,01
Taux de secondes pontes	\bar{X}	σ	Nombre de 1 ^{re} pontes	\bar{X}	σ	Nombre de 1 ^{re} pontes	P
1976	0 %		3	0 %		8	
1977	0 %		7	0 %		13	
1978	0 %		10	0 %		18	
1979	13 %		8	0 %		12	
1980	20 %		10	0 %		14	
Moyenne	7 %			0 %			

Les dates moyennes de ponte du premier œuf varient d'une année à l'autre, aussi bien dans la cédraie que dans la chênaie verte. Cependant une analyse de variance démontre que seules les différences interannuelles de la date moyenne de ponte de la Mésange bleue sont significatives ($p < 0,01$). Dans tous les autres cas, l'effet des variations annuelles est masqué par le grand étalement des pontes au cours de chaque saison de reproduction. Ceci est net pour la Mésange bleue : la variance moyenne de la date de ponte est significativement plus forte en Corse ($p < 0,05$) qu'en Provence. Ces résultats suggèrent que les contraintes qui s'exercent sur la date de ponte sont plus faibles sur l'île.

Notons aussi que dans la cédraie, les dates moyennes de ponte des Mésanges bleues et noires sont fortement corrélées ($r = 0,97$;

$p < 0,01$), ce qui n'est pas le cas en Corse. En moyenne, 13 jours séparent les dates de ponte des deux espèces en Provence et en Corse.

2. — PARAMÈTRES DÉMOGRAPHIQUES

— La grandeur de la ponte est toujours plus faible sur l'île, la réduction variant suivant les années de 2,3 à 3,3 œufs pour la Mésange bleue ($p < 0,001$) et de 2,4 à 3,5 œufs pour la Mésange noire ($p < 0,001$). Les moyennes annuelles semblent constantes en Corse.

— La durée de l'incubation est de 14,5 jours pour la Mésange bleue dans nos deux stations, valeur très proche des 14,2 jours obtenus par Gibb (1950) en Angleterre. Pour la Mésange noire l'incubation est significativement ($p < 0,001$) plus longue en Corse (16 jours ; $n = 22$) qu'en Provence (14,4 jours ; $n = 32$).

— Les résultats concernant la mortalité des poussins donnés dans le tableau I, ne tiennent pas compte de la prédation des nids par le Lérot (*Elyomys quercinus*) en Provence et le Rat noir (*Rattus rattus*) en Corse. En effet, ces mammifères apprennent à visiter plus ou moins régulièrement les nichoirs, comme Krebs (1970), Ferns (1972) et Dunn (1977) l'ont constaté pour la Belette (*Mustela nivalis*) en Angleterre.

La mortalité au stade des œufs, qui résulte de la stérilité de certains œufs ou de l'abandon de quelques pontes peut atteindre 50 % en Corse, mais ne dépasse pas 20 % en Provence.

La mortalité des poussins durant leur séjour au nid est plus forte sur l'île chez la Mésange noire, mais comparable chez la Mésange bleue.

— En Provence, les couples de Mésange bleue qui ne réussissent pas à mener à bien leur première ponte, entreprennent régulièrement une ponte de remplacement (sur 6 échecs, 5 ont été suivis d'une ponte de remplacement). En Corse, malgré de nombreux échecs, aucun cas certain de ponte de remplacement n'a été observé. Notons cependant qu'en 1980, dans deux nichoirs occupés par une Mésange bleue, une première ponte non incubée a été recouverte ultérieurement par une nouvelle ponte de la même espèce, mais rien ne permet d'affirmer qu'il s'agissait du même couple.

— Les secondes pontes, qui sont fréquentes pour la Mésange noire, mais exceptionnelles pour la Mésange bleue en Provence, sont inconnues en Corse pour les deux espèces.

— Le taux de reproduction (nombre de jeunes élevés par couple et par an) est particulièrement fort dans la cédraie (12,1 jeunes/couple/an) ; il est quatre fois plus faible en Corse (3,4 jeunes/couple/an). En ce qui concerne la Mésange bleue, elle élève 6,9 jeunes/couple/an en Provence, ce qui est nettement infé-

rieur aux résultats obtenus ailleurs en Europe continentale (Leclercq, 1975 ; 10 à 11 jeunes/couple/an) mais supérieur aux valeurs notées en Corse (2,9 jeunes/couple/an). En Provence, c'est probablement la qualité de l'habitat qui explique le faible succès de la reproduction (Michelland, 1980 a et b).

3. — RYTHMES DE NOURRISSAGE

Sur l'ensemble des années 1979-1980, nous avons effectué 167 heures d'observation de rythmes de nourrissage, qui se répartissent ainsi :

	Ventoux	Fango
Mésange bleue	30 h	38 h
Mésange noire	67 h	32 h

Une analyse détaillée de ces résultats (Michelland, 1980 b) permet de montrer que les comparaisons n'auront de sens que si elle sont limitées aux poussins des premières pontes, âgés de plus de 8 jours, ce qui est conforme aux conclusions obtenues pour la Mésange charbonnière par Bartkowiak (1959), Gibb (1955) et van Balen (1973) et pour la Mésange bleue par Cramm (1981).

— Les jeunes Mésanges noires sont plus fréquemment nourries en Corse (3,1 nourrissements/heure/poussin *vs* 2,7 nourrissements/heure/poussin ; $p < 0,05$), mais des résultats préliminaires semblent indiquer qu'à chaque voyage les adultes apportent moins de proies sur l'île (1,6 proies/nourrissement ; $n = 63$) que sur le continent (2,7 proies/nourrissement ; $n = 10$). Des observations de poussins affamés en Corse (Michelland, 1980 b) tendent à confirmer que les adultes éprouvent de sérieuses difficultés pour les nourrir suffisamment.

Quelques indications concernant le régime alimentaire des poussins au nid sont données au tableau II a. Retenons la plus grande diversité des proies collectées en Corse, qui traduit probablement un élargissement de la niche alimentaire de cette espèce.

TABLEAU II a

Régime alimentaire des poussins de Mésange noire en Corse et en Provence.

(H' : diversité informatique de Shannon ; W : largeur de la niche.)

	Corse	Provence
Chenilles	29	24
Araignées	24	51
Larves de cicadelles	18	0
Ephippigères	2	0
Lépidoptères	2	4
W (= $e^{H'}$)	3,55	2,22

TABLEAU II b

Régime alimentaire des poussins de Mésange bleue en Corse et en Provence.

(H' : diversité informatique de Shannon ; W : largeur de la niche.)

	Corse	Provence
Chenilles	112	30
Araignées	62	1
Ephippigères	17	3
Pupes	3	0
Lépidoptères	1	0
W (= e ^{H'})	2,68	1,53

— Les rythmes de nourrissage de la Mésange bleue, sont significativement plus faibles ($p < 0,01$) en Corse (3,54 nourrissages/heure/poussin) qu'en Provence (5,64 nourrissages/heure/poussin). Michelland (1980 b) montre que la taille des proies collectées, ne doit pas modifier sensiblement ce résultat. Chez cette espèce, une seule proie est amenée à la fois dans la majorité des cas (*Obs. pers.* ; Gibb et Betts, 1963).

On constate (tableau III) que le nombre des nourrissages augmente en fonction de la taille de la nichée uniquement en Provence, ce qui confirme que les adultes ont de la difficulté pour collecter suffisamment d'insectes pour leurs poussins sur l'île.

Le tableau II b donne quelques indications préliminaires sur le régime alimentaire des poussins. Ces résultats confirment ceux obtenus pour la Mésange noire.

4. — CROISSANCE DES POUSSINS ET AGE DE L'ENVOL

Nous résumerons ici les principaux résultats obtenus pour les deux espèces en comparant la croissance des poussins en Corse et en Provence (Michelland, 1980 b ; cf. fig. 1).

TABLEAU III

Variation de l'intensité de nourrissage en fonction de la taille de la nichée en Corse et en Provence.

(n = nombre d'heures d'observation.)

Nombre de poussins par nichée	Nombre de nourrissages par heure		Nombre de nourrissages par heure et par poussin	
	Corse	Provence	Corse	Provence
5	20,9 n = 14	30,4 n = 14	4,2	6,1
7	21,7 n = 12	38,3 n = 9	3,1	5,5

— La croissance pondérale est plus rapide en Provence (+ 1,1 g/jour du 2^e au 8^e jour) qu'en Corse (+ 0,8 g/jour) et elle s'y achève dès le 8^e ou le 9^e jour, alors qu'elle continue au-delà du 10^e jour sur l'île.

— A l'intérieur d'une même nichée, le poids des poussins est beaucoup plus variable sur l'île (l'écart entre les extrêmes d'une même nichée est de 1,84 grammes (n = 5 nichées) en Corse et de 0,83 gramme (n = 7 nichées en Provence, à l'âge de 13 jours (p < 0,001).

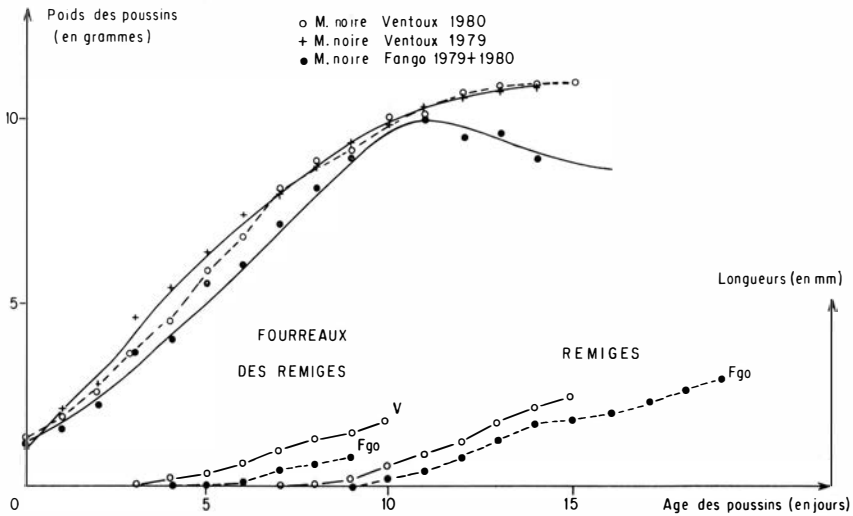


Figure 1. — Croissance pondérale et croissance des rémiges des poussins de Mésange noire (*Parus ater*) dans la cédraie du Mont Ventoux et dans la chênaie verte du Fango.

— Le poids moyen atteint par les mésanges noires est supérieur en Provence (11,5 grammes *vs* 10 grammes).

— L'étude de la croissance des plumes confirme les résultats précédents (retard et forte variation à l'intérieur des nichées).

Cette croissance plus lente est à mettre en relation avec l'envol apparemment plus tardif des poussins en Corse (20 jours *vs* 18 jours ; Michelland, 1980 b). Cet accroissement de la durée du séjour au nid s'accompagne en Corse d'une augmentation de la période d'incubation (cf § 2) comme c'est généralement le cas chez les oiseaux (Lack, 1968 ; Drent, 1971).

Ces résultats, associés à ceux de l'étude du nourrissage, démontrent nettement que les poussins sont moins bien nourris en Corse qu'en Provence.

5. — AGE DES ADULTES DE MÉSANGE BLEUE

Soixante pour cent ($n = 25$) des mésanges bleues qui nichent dans la chênaie verte du Fango ont plus de un an, contre seulement 36 % ($n = 25$) en Provence (cette différence n'est cependant pas statistiquement significative car les échantillons sont trop faibles).

Si, comme le montrent Bulmer et Perrins (1973) pour la Mésange charbonnière, la mortalité des oiseaux de plus de un an est constante, on peut en déduire que 40 % des adultes meurent chaque année en Corse, contre 64 % en Provence.

DISCUSSION

Les populations de Mésange bleue et noire de la chênaie verte du Fango se distinguent nettement de celles de la cédraie du Mont Ventoux et du reste de l'Europe continentale par différents paramètres de leur phénologie et de leur démographie. Un certain nombre d'hypothèses relatives à la signification évolutive de ces différences vont maintenant être proposées et discutées.

1. — PHÉNOLOGIE DE LA REPRODUCTION

L'étude du déclenchement de la ponte des mésanges en Europe a fait l'objet de nombreux travaux (Kluyver, 1951 ; Perrins, 1965 ; Lack, 1966 ; van Balen, 1973 ; Leclercq, 1975 ; Slagsvold, 1976...). Il en ressort que la périodicité annuelle de la reproduction est déterminée par l'allongement de la photopériode, qui agit au moins à titre de « facteur proximal » comme c'est le cas pour la plupart des passereaux (Immelmann, 1971), et qu'un certain nombre de facteurs écologiques modulent son action en fonction des conditions éco-climatiques propres à chaque année et à chaque station. Retenons parmi les plus actifs :

— Les températures printanières. La ponte ne semble possible que si les mésanges ont reçu une certaine quantité de chaleur et subi l'action de températures élevées (plus de 10° C). Les nichoirs placés dans la cédraie du Mont Ventoux nous ont permis de tester ces résultats et de constater qu'ils s'appliquaient plus ou moins bien suivant les années et les espèces (Michelland, 1980 a et b).

— La femelle doit disposer d'une quantité de nourriture suffisante pour élaborer ses œufs, le poids total de la ponte étant égal ou supérieur au sien. Jones (1972) et Källander (1977) l'ont d'ailleurs expérimentalement démontré, puisqu'ils constatent que des apports artificiels de nourriture au printemps induisent une reproduction plus précoce.

— L'époque de la ponte est généralement bien corrélée avec la phénologie de la végétation et on constate en général que l'éle-

vage des jeunes coïncide avec la période où la biomasse de chenilles disponibles est maximale (van Balen, 1973 ; Perrins, 1979 ; Leclercq, 1975, 1977 ; Michelland, 1980 a et b).

L'abondance des insectes dans le milieu, aussi bien avant la ponte que lors de l'élevage des jeunes, semble être essentielle dans le déterminisme de la date de ponte. Le rôle des autres facteurs est probablement de permettre cette bonne synchronisation entre la reproduction des mésanges et les variations d'abondance de leurs proies (chenilles). Les températures printanières, qui agissent à la fois sur la phénologie de la végétation, et sur celle des chenilles et des mésanges apparaissent comme le principal facteur permettant cette bonne concordance (Leclercq, 1975 ; Michelland, 1980 a).

En Corse, aucun de ces mécanismes adaptatifs n'a pu être mis en évidence. Rappelons que sur cette île, la période de reproduction est tardive, étalée dans le temps et que la date moyenne de ponte varie peu d'une année à l'autre. Différentes hypothèses peuvent être proposées :

— L'une des caractéristiques des communautés insulaires étant la réalisation de fortes densités spécifiques, on pourrait penser attribuer ce retard à une augmentation de la concurrence intraspécifique, qui rendrait plus difficile et plus longue la conquête d'un territoire par les couples. Les résultats concernant la construction du nid sont compatibles avec cette hypothèse. Mais Krebs (1970) montre que dans une forêt de Chêne pédonculé (*Quercus robur*) en Angleterre, les variations de la densité des nicheurs n'ont aucune répercussion sur la date de ponte. Cependant, il intervient une notion de seuil de densité (Blondel, *comm. pers.*) ; la question reste donc posée.

— Higuchi (1976) qui observe au Japon un phénomène comparable chez la sous-espèce insulaire de *Parus varius*, l'attribue à l'existence de rondes hivernales uniquement sur l'île. Il suppose en effet, que le temps nécessaire à chaque couple pour acquérir un territoire après la dissolution des rondes, retarde d'autant le début de la reproduction. Au Japon, qui dans le cas de son étude représente la situation continentale, les oiseaux sont territoriaux toute l'année, et ce facteur n'intervient donc pas. Il serait intéressant de conduire une telle étude sur l'évolution de la territorialité en Corse.

— Les particularités éco-climatiques des îles, et leurs répercussions probables sur la distribution dans le temps des insectes dont se nourrissent les mésanges, peuvent fournir une explication. En effet, le rôle tampon joué par la mer réduit fortement les contrastes climatiques saisonniers, et se traduirait par l'absence sur les îles de l'explosion de vie qui caractérise le printemps dans les écosystèmes de la zone tempérée (Lack, 1971 ; Ricklefs, 1980). Les milieux insulaires possèderaient donc une « inertie » supé-

rieure à celle de leurs homologues continentaux. La courte période d'abondance maximale de chenilles observée par de nombreux auteurs sur le continent (Perrins, 1965 ; Lack, 1966 ; van Balen, 1973 ; Slagsvold, 1976 ; Leclercq, 1977) serait donc fortement diluée dans le temps. L'étalement du début des pontes en Corse confirme cette hypothèse. L'atténuation sur les îles des contrastes saisonniers des facteurs climatiques et alimentaires réduit fortement le rôle qu'ils peuvent jouer dans le déterminisme de la date de ponte. Cette reproduction tardive permet aux mésanges de bénéficier à coup sûr de conditions météorologiques favorables.

— Des considérations voisines permettent d'expliquer le retard et la rapidité de la construction du nid en Corse. En effet, dans la cédraie du Mont Ventoux, les mésanges commencent à construire dès la mi-mars, chaque fois que les conditions météorologiques sont favorables. Des interruptions, dues à des aléas climatiques, expliquent la durée plus ou moins longue de cette phase. Au contraire, en Corse, les conditions météorologiques régulièrement favorables en mai permettent une construction rapide.

Actuellement, la grande faille de toutes ces considérations et hypothèses concernant la phénologie de la reproduction des mésanges est notre ignorance presque totale sur la nourriture disponible.

2. — LA DÉMOGRAPHIE

Les populations de mésanges de la chênaie verte du Fango se caractérisent par la faiblesse de leur taille de ponte et par la forte mortalité des poussins. Après avoir discuté ces résultats, nous analyserons leur influence sur les mécanismes de régulation de ces populations.

2-1. Paramètres démographiques.

— La grandeur moyenne de la ponte, qui reste généralement comprise entre 10 et 12 œufs pour la Mésange bleue et 8,5 et 10 œufs pour la Mésange noire, de la Finlande (Haartman, 1969) au Sud de la France (Michelland, 1980 a ; Isenmann, 1982 ; Cramm, 1981) n'est respectivement que de 6,1 et 5,6 œufs en Corse. Le tableau IV démontre clairement que cette forte réduction de la grandeur de la ponte ne s'inscrit pas dans le cadre d'un gradient latitudinal dont l'existence a été supposée par Ojanen *et al.* (1978) et Perrins (1979). En Europe continentale, des valeurs plus faibles sont observées en altitude (Löhr, 1974 ; Pikula, 1975 ; Le Louarn, 1977) ou dans les biotopes suboptimaux pour l'espèce (cas de la cédraie du Mont Ventoux pour la Mésange bleue, cf. Michelland, 1980 b ; Greenwood et Hubbard, 1979 ; Perrins, 1979). Ce n'est pas le cas en Corse, puisque la Mésange noire pont un nombre d'œufs identique dans la chênaie verte du Fango (190 m) et dans la forêt de Pin Laricio de Padula (1 000 m) (Isenmann, 1982). Malgré les

faibles valeurs moyennes notées en Corse, il faut souligner que la grandeur des pontes reste cependant comprise à l'intérieur des limites de variation connues en Europe continentale (de 4 à 19 œufs, selon Neub, 1977).

Cette réduction de la grandeur de la ponte est donc un phénomène insulaire.

TABLEAU IV a

*Nombre moyen d'œufs pondus par la Mésange bleue
(Parus caeruleus) en Europe.*

Pays ou régions	Nombre moyen d'œufs par ponte	Latitude	Auteurs
Corse	6,1	42°30 N	
Provence	8,9	44° N	
Languedoc	9,9	44° N	Isenmann (<i>comm. pers.</i>)
Bourgogne	11,1	47° N	Leclercq (1975)
Sud de l'Allemagne .	10,4	48° N	Neub (1977)
Belgique	10,8	50° N	Delmee <i>et al.</i> (1972)
Angleterre	11,3	52° N	Lack <i>et al.</i> (1957)
Hollande	11,0	52° N	Lack (1950)
U.R.S.S.	9,9	53° N	Stephan (1961)
Danemark	10,7	55° N	Frederiksen <i>et al.</i> (1972)
Suède	11,9	58° N	Jansson (1960)
Suède	11,6	60° N	Källander (1976)
Finlande	10,5	62° N	von Haartman (1969)

TABLEAU IV b

*Nombre moyen d'œufs pondus par la Mésange noire
(Parus ater) en Europe.*

Pays ou régions	Nombre moyen d'œufs par ponte	Latitude	Auteurs
Corse	5,6	42°30 N	
Provence	8,5	44° N	
Sud de l'Allemagne .	8,8	48° N	Löhrl (1974)
Nord de l'Allemagne .	9,3	50° N	Winkel (1975)
Belgique	9,1	50° N	Delmee <i>et al.</i> (1972)
Danemark	8,9	55° N	Frederiksen <i>et al.</i> (1972)
Finlande	8,6	62° N	von Haartman (1969)

Comme le laissent présager les travaux de Kluyver (1970), qui montrent qu'une réduction artificielle de la natalité de la Mésange charbonnière est compensée par un accroissement de la durée de vie des adultes, on observe en Corse une longévité accrue des Mésanges bleues. Nos résultats s'intègrent parfaitement à ceux de Snow (1956) qui mettent en évidence une corrélation négative entre la grandeur de la ponte et la proportion des oiseaux de plus de un an (Figure 2).

Cette importante réduction de la fécondité, qui est compensée par une meilleure survie des adultes, traduit un glissement vers une stratégie démographique de type K. Les hypothèses émises par Cody (1966) permettent de proposer l'interprétation suivante :

— Sur le continent, les populations sont maintenues en deçà de la capacité biotique K, du fait des contraintes exercées par un milieu écologiquement imprévisible. Elles doivent donc optimiser leur fécondité.

— Au contraire, sur les îles, le milieu est saturé (les populations sont proches de la capacité biotique K), et c'est l'aptitude à la compétition qui est privilégiée. Dans ces conditions de forte concurrence, une fécondité élevée serait inefficace, car la majorité des jeunes serait alors vouée à la disparition.

Higuchi (1976) avance cette hypothèse pour expliquer ses résultats qui sont comparables aux nôtres.

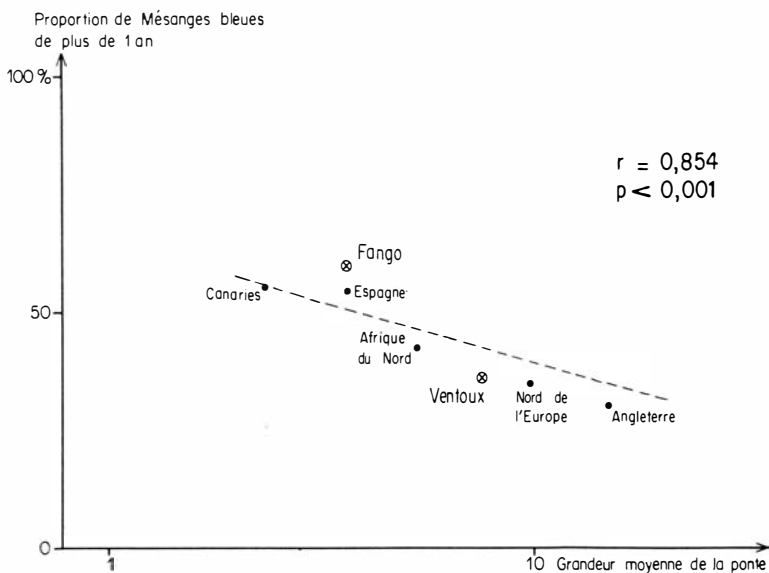


Figure 2. — Relation entre la grandeur moyenne de la ponte et la survie des adultes (exprimée par le taux d'oiseaux de plus de un an) de Mésange bleue (*Parus caeruleus*). (●) d'après Snow, 1956.

Cependant, des travaux récents (Ricklefs, 1980 ; Crowell et Rothstein, 1981 ; Abbott, 1980) reprenant l'hypothèse d'Ashmole (1963) montrent le rôle prépondérant que peuvent jouer les conditions climatiques. Pour ces auteurs, les variations saisonnières de la productivité sur les îles sont beaucoup plus faibles que sur le continent. Il en résulterait une mortalité hivernale des adultes réduite, et un fléchissement de la fécondité.

La poursuite de nos travaux devrait permettre de déterminer si la réduction de la grandeur de la ponte est une réponse aux particularités des climats insulaires ou si elle constitue une stratégie de survie dans un milieu isolé. Il est vraisemblable que ces deux mécanismes interviennent conjointement.

— La mortalité des poussins durant leur séjour au nid est en moyenne plus forte en Corse que sur le continent (Tableau I). Elle résulte de l'action combinée de trois facteurs :

— *Le parasitisme.* — En Provence, les larves hématophages du diptère *Protocalliphora azurea* parasitent les poussins de mésanges. Comme l'ont constatés Kluyver (1970) et Perrins (1979), elles s'attaquent essentiellement aux secondes nichées, et ne causent pas la mort des jeunes mais les affaiblissent, ce qui pourrait réduire leur chance de survie après l'envol.

En Corse, une mortalité parfois très élevée résulte du parasitisme exercé par les larves hématophages d'un autre diptère, *Trypocalliphora* sp. qui s'incrustent sous la peau des poussins et finissent par causer leur mort. Il est probable que l'importance du taux de parasitisme (qui varie de 0 % [1976] à 51 % [1979] pour la Mésange bleue) dépend de la bonne concordance entre le cycle de reproduction des mésanges et celui de l'insecte, les larves ne réussissant à percer la peau que chez les très jeunes poussins (Isenmann, *comm. pers.*). Ce diptère, qui semble abondant en Corse (il a été trouvé aussi dans les pins Laricio de Padula [Isenmann, *comm. pers.*] et dans le maquis près de Galéria [Burg, *in litt.*]), est apparemment peu signalé sur le continent (cf. Hakanen et *al.*, 1974).

Ce parasitisme constitue certaines années (1977 et 1979) la principale cause de mortalité des poussins, ce qui est exceptionnel chez les oiseaux (Blondel, 1975).

— *La nourriture.* — Les résultats obtenus concernant le nourrissage et la croissance des poussins fournissent un bon nombre d'indices qui soulignent les difficultés éprouvées par les adultes pour nourrir leurs jeunes en Corse. Deux hypothèses peuvent être avancées :

— l'absence au printemps d'une période de grande abondance de quelques espèces de chenilles comme cela est observé sur le continent (cf. par exemple Lack, 1966 ; van Balen, 1973) ne permet pas aux mésanges corses d'accroître l'efficacité de leur

collecte par la création d'images de recherche (Tinbergen, 1960). La grande diversité des proies apportées aux poussins (cf. Tableau II) conforte cette hypothèse ;

— les densités relativement importantes réalisées par les mésanges en Corse (Blondel, 1979 ; Martin, 1980) suggèrent une augmentation de la concurrence pour la nourriture des poussins. Dans ce cas, la forte diversité des proies collectées pourrait traduire un élargissement de la niche alimentaire sous l'action des pressions de compétition. D'après nos premiers résultats (Michelland, 1980 b), ceci se réaliserait par un accroissement du dimorphisme sexuel permettant une ségrégation par la taille des proies collectées par les mâles (grosses proies) et les femelles (petites proies). Des recherches en cours permettront de préciser et d'éclaircir ces points (Blondel, en préparation).

Ces deux mécanismes agissent probablement conjointement et exercent des pressions convergentes.

— *Le climat.* — Les conditions climatiques pendant l'élevage des poussins peuvent être responsables d'une certaine mortalité dans deux cas :

— un printemps froid et pluvieux est néfaste aux nichées (van Balen, 1973 ; Larsen, 1974 ; Le Louarn, 1977). C'est ce que l'on observe certaines années en Provence (Michelland, 1980 a et b) ;

— les expérimentations de van Balen et Cavé (1970) et de Mertens (1977 a et b) montrent que lorsque la température de l'air dépasse 30° C, une mortalité par hyperthermie peut intervenir. C'est peut-être le cas dans le Fango, où les températures du mois de juin dépassent régulièrement 30° C et peuvent même atteindre 36° C. Il sera intéressant dans les prochaines années de tester cette hypothèse.

La forte mortalité des poussins, associée à une faible fécondité et à l'absence de secondes pontes, explique la faiblesse du taux de reproduction en Corse. Les caractères propres aux peuplements insulaires et les particularités éco-climatiques des îles expliquent ces résultats.

2.2. Régulation des populations

C'est un problème délicat que nous nous contenterons d'esquisser pour souligner quelques traits propres aux populations insulaires.

En Europe continentale, il semble bien que la régulation des populations de mésanges s'effectue en deux temps :

— une dispersion et une forte mortalité automnale des jeunes qui viennent de s'envoler (Perrins, 1965, 1979 ; Lack, 1966 ; Kluyver, 1970) ;

— une mortalité hivernale, qui atteint toutes les classes d'âge

et qui résulte d'un manque de nourriture (Kluyver, 1951 ; Perrins, 1965, 1979 ; von Haartman, 1969, 1971 ; Krebs, 1971).

En Corse le facteur principal est la mortalité des poussins avant leur envol. L'espérance de vie des jeunes qui ont quitté le nid est supérieure sur l'île et assure une certaine stabilité dans le temps de la population qui accroît ainsi ses chances de survie dans un milieu confiné.

La réduction des phénomènes de dispersion chez les populations insulaires (cf. Blondel, 1979), attestée dans le cas des mésanges par l'absence de reprise de bagues et par les résultats d'une étude biométrique (Michelland, 1980 b), assure leur stabilité dans l'espace. Ce phénomène trouve sa conclusion ultime dans les cas bien connu d'aptérisme insulaire.

Les travaux de Gliwicz (1980) confirment nos résultats, puisqu'ils montrent que la régulation des populations insulaires de Rongeurs se fait au niveau du taux de reproduction, et que l'on n'observe ni fluctuations cycliques de densité, ni phénomènes de dispersion.

Notre travail a permis de montrer qu'il existait tout un ensemble de mécanismes à valeur adaptative permettant la survie des populations insulaires. Ces résultats sont donc complémentaires des conclusions auxquelles avait abouti Blondel (1979) à l'échelle des peuplements, conclusions qui avaient précisément suscité ce programme sur les populations de mésanges.

Pour poursuivre utilement cette étude, il sera nécessaire d'aborder d'une part, l'analyse plus approfondie des problèmes liés à la stabilité des effectifs et des ressources du milieu et, d'autre part d'entreprendre l'étude de la génétique de ces populations. L'importance des différences démographiques et biométriques (Michelland, 1980 b) notées entre Corse et continent démontre l'intérêt d'un tel prolongement.

SUMMARY

The breeding biology and demography of Blue tit (*Parus caeruleus*) and Coal tit (*Parus ater*) populations of southern France and Corsica were compared from 1976 to 1980. The following differences between the mainland and the island populations were found :

1. — The onset of the breeding season is delayed in Corsica, egg-laying beginning three to four weeks later than on the mainland.

2. — The clutch-size is smaller on the island, the clutch averaging three more eggs on the mainland.

3. — The mortality of the nestlings is also much higher in Corsica than in southern France, due to heavy parasitism by *Trypocalliphora* sp. and food shortage which cause heavy mortality.

4. — However, the survival rate of adult tits is higher in Corsica than on the mainland.

5. — Contrary to what is the rule in southern France, Corsican tits do not apparently breed at the time of maximum food abundance.

The demographic strategies of the Corsican populations of Blue and Coal tits are apparently K-selected.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance à Jacques Blondel et Paul Isenmann qui m'ont fait profiter de toute leur expérience et m'ont prodigué nombre de conseils et de suggestions tout au long de ce travail.

Je remercie vivement Paul du Merle, Denise Viale, l'O.N.F. et le C.R.B.P.O. pour toutes les facilités qu'ils m'ont accordé lors de cette étude, ainsi que P. Burg, R. Mazet et J.-M. Vuillamier qui ont effectué de nombreux contrôles de nichoirs.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT, I. (1980). — Theories dealing with the ecology of landbirds on islands. *Advances in Ecological Research*, 11 : 329-371.
- ASHMOLE, N.P. (1961). — The biology of certain terns. *D. Phil. Thesis*, University of Oxford.
- BARBAULT, R. (1981). — *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- BALEN, J.H. van (1973). — A comparative study of the breeding ecology of the Great Tit *Parus major* in different habitats. *Ardea*, 61 : 1-93.
- BALEN, J.H. van & CAVE, A.J. (1970). — Survival and weight loss of nestling Great Tits, *Parus major* in relation to brood-size and air temperature. *Neth. J. Zool.*, 20 : 464-474.
- BARTKOWIAK, S. (1959). — Contribution to the biology of the Great Tit *Parus major* during the breeding period. *Acta Ornithologica*, 5 : 282-323.
- BLONDEL, J. (1975). — La dynamique des populations d'oiseaux. In *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés* (M. Lamotte & F. Bourlière, Eds), 147-232, Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1976 a). — Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. Zool. France*, 101 : 695-718.
- BLONDEL, J. (1976 b). — L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux, l'exemple du Mont Ventoux. *Ann. Sci. Forest.*, 33 : 221-245.
- BLONDEL, J. (1978). — L'avifaune du Mont Ventoux, essai de synthèse biogéographique et écologique. *Terre et Vie*, 32 (suppl. 1) : 111-145.
- BLONDEL, J. (1979). — *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Caractères généraux de l'avifaune corse ; effet de l'insularité et influence de l'homme sur son évolution. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 619-620 : 63-74.

- BLONDEL, J. & ISENMANN, P. (1979). — Insularité et démographie des mésanges du genre *Parus* (Aves). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289 : 161-164.
- BLONDEL, J. ISENMANN, P. & MICHELLAND, D. (1980). — Insularité et démographie chez la Mésange bleue (*Parus caeruleus*) et la Mésange noire (*P. ater*) en Corse. *L'Oiseau*, 50 : 299-305.
- BULMER, M.G. & PERRINS, C.M. (1973). — Mortality in the Great Tit *Parus major*. *Ibis*, 115 : 277-281.
- CARLQUIST, S. (1974). — *Island biology*. Columbia Univ. Press, New York.
- CODY, M.L. (1966). — A general theory of clutch-size. *Evolution*, 20 : 174-184.
- CODY, M.L. (1971). — Ecological aspects of reproduction. In *Avian Biology*, vol. I (D.S. Farner & J.R. King, Eds.), 461-512, Academic Press, New York.
- CODY, M.L. & CODY, C.B.J. (1972). — Territory size, clutch-size and food in populations of wrens. *Condor*, 75 : 473-477.
- GRAMM, P. (1981). — Comment les mésanges adaptent-elles leur reproduction au Chêne vert ? *D.E.A. Université Montpellier*.
- CROWELL, K.L. (1962). — Reduced interspecific competition among the birds of Bermuda. *Ecology*, 43 : 75-88.
- CROWELL, K.L. & ROTHSTEIN, S.I. (1981). — Clutch-sizes and breeding strategies among Bermudan and North American passerines. *Ibis*, 123 : 42-50.
- DELMÉE, E., DACHY, P. & SIMON, P. (1972). — Contribution à la biologie des mésanges en milieu forestier. *Aves*, 9 : 1-80.
- DIAMOND, J.M. (1970). — Ecological consequences of island colonization by South-West Pacific birds. II. The effect of species diversity on total population density. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 67 : 1715-1721.
- DRENT, R. (1975). — Incubation. In *Avian Biology*, vol. 5 (D.S. Farner & J.R. King, Eds.), 333-420, Academic Press, New York.
- DUNN, E.K. (1977). — Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits in relation to the density of tits and rodents. *J. Anim. Ecol.*, 46 : 633-652.
- FERNS, P.N. (1972). — Predation by weasels of eggs laid in nest-boxes. *Bird Study*, 21 : 218-219.
- FERRY, C., BLONDEL, J. & FROCHOT, B. (1976). — Plant successional stage and avifaunal structure on an island. *Proc. XVI Int. Orn. Congr. Canberra, Australia*, 643-653.
- FREDERIKSEN, K.S., JENSEN, M., LARSEN, E.H. & LARSEN, V.H. (1972). — Nogle data til belysning af yngletidspunkt og kuldstorrelse hos mejser (*Paridae*). *Dansk. Orn. Foren. Tidssk.*, 66 : 73-85.
- GIBB, J.A. (1950). — The breeding biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis*, 92 : 507-539.
- GIBB, J.A. (1955). — Feeding rates of Great Tits. *Brit. Birds*, 48 : 49-58.
- GIBB, J.A. & BETTS, M.M. (1963). — Food and food supply of nestling tits in Breckland Pine. *J. Anim. Ecol.*, 32 : 489-533.
- GLIWICZ, J. (1980). — Island populations of rodents : their organisation and functioning. *Biol. Rev.*, 55 : 109-138.
- GREENWOOD, J.J.D. & HUBBARD, S.F. (1979). — Breeding of Blue Tits in relation to food supply. *Scottish Birds*, 10 : 268-271.
- HAARTMAN, L. von (1969). — The nesting habits of Finnish birds. *Comment. Biol.*, 32 : 1-187.
- HAARTMAN, L. von (1971). — Population dynamics. In *Avian Biology*, vol. 1, (D.S. Farner & J.R. King, Eds.), 391-459 ; Academic Press, New York.
- HAKANEN, R., GRUNING, K.J. & NUORTEVA, P. (1974). — Larvae of *Trypocalliphora lindneri* as subcutaneous pathogens on nestlings in the subartic. *Ann. Ent. Fennici*, 40 : 15-18.

- HIGUCHI, H. (1976). — Comparative study on the breeding of mainland and island subspecies of the Varied Tit, *Parus varius*. *Tori*, 25 : 11-20.
- IMMELMANN, K. (1971). — Ecological aspects of periodic reproduction. In *Avian Biology*, vol. I (D.S. Farner & J.R. King, Eds.), 341-389, Academic Press, New York.
- ISENMANN, P. (1982). — The influence of insularity on fecundity in tits (*Aves, Paridae*) in Corsica. *Acta Oecologia, Oecol. gener.*, (sous presse).
- JANSSON, K.E. (1960). — Nagra siffror och rön från sju års studier av smafaglar häckande i holkar. *Var Fagelvärld*, 19 : 127-136.
- JONES, P.J. (1972). — Food as a proximate factor regulating the breeding season of the Great Tit (*Parus major*). *Proc. XV Int. Orn. Congr.*, 657.
- KALLANDER, H. (1974). — Advancement of laying of Great Tits by the provision of food. *Ibis*, 116 : 365-367.
- KALLANDER, H. (1976). — Data on the breeding biology of the Blue Tit, *Parus caeruleus* and the Marsh Tit, *P. palustris* in southwest Scania. *Var Fagelvärld*, 35 : 1-7.
- KLUYVER, H.N. (1951). — The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major*. *Ardea*, 58 : 1-135.
- KLUYVER, H.N. (1970). — Regulation of numbers in population of Great Tits, *Parus major*. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. (Oosterbeek, 1970)*, 507-523.
- KRAMER, G. (1946). — Veränderungen von Nachkommensziffer und Nachkommen-grösse sowie der Alterverteilung von Inseleidechsen. *Zeits Naturforsch.*, 1, : 700-710.
- KREBS, J.R. (1970). — Regulation of numbers in the Great Tit. *J. Zool., Lond.*, 162 : 317-333.
- KREBS, J.R. (1971). — Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major*. *Ecology*, 52 : 2-22.
- LACK, D. (1950). — Family size in titmice of the genus *Parus*. *Evolution*, 4 : 279-290.
- LACK, D. (1966). — *The regulation of animal numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- LACK, D. (1968). — *Ecological adaptations for breeding in birds*. Blackwell, Oxford.
- LACK, D. (1969). — The number of bird species on islands. *Bird study*, 16 : 193-209.
- LACK, D. (1971). — *Ecological isolation in birds*. Blackwell, Oxford.
- LACK, D. (1976). — *Island biology illustrated by the land birds of Jamaica*. Blackwell, Oxford.
- LACK, D., GIBB, J. & OWEN, D.F. (1957). — Survival in relation to brood size in tits. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 128 : 313-328.
- LARSEN, V.J. (1974). — An analysis of breeding results of tits, *Paridae* in Denmark. *Dansk. Orn. Fören. Tidsskr.*, 68 : 49-62.
- LECLERCQ, B. (1975). — Contribution à l'étude expérimentale de l'écologie des mésanges en futaie de chênes. *Thèse Université de Dijon*.
- LECLERCQ, B. (1977). — Etude phénologique des paramètres liés à la reproduction des mésanges en futaie de chênes. *Terre et Vie*, 31 : 599-619.
- LE LOUARN, H. (1977). — Les micromammifères et les oiseaux des Hautes-Alpes ; adaptation à la vie en montagne. *Thèse Université de Rennes*.
- LOHRL, H. (1974). — *Die Tannenmeise*. Die Neue Brehm Bücherei, 472. Wittenberg Lutherstadt.
- MAC ARTHUR, R.H., KARR, J.M. & DIAMOND, J.M. (1972). — Density compensation in island faunas. *Ecology*, 53 : 330-342.
- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1963). — An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17 : 373-387.

- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MARTIN, J.L. (1980). — Problèmes de biogéographie insulaire : le cas des oiseaux nicheurs terrestres de Corse. *Thèse Université de Montpellier*.
- MERTENS, J.A.L. (1977 a). — Thermal conditions for successful breeding in Great Tit (*Parus major*). I. Relation of growth and development of temperature regulation in nestling Great Tit. *Oecologia*, 28 : 1-29.
- MERTENS, J.A.L. (1977 b). — Thermal conditions for successful breeding in Great Tit (*Parus major*). II. Thermal properties of nests and nestboxes and their implications for the range of temperature tolerance of Great Tit broods. *Oecologia*, 28 : 31-56.
- MICHELLAND, D. (1980 a). — La reproduction des mésanges dans la cédraie du Mont Ventoux (Vaucluse). *Alauda*, 48 : 113-129.
- MICHELLAND, D. (1980 b). — Survie en milieu insulaire : quelle stratégie ? Le cas des mésanges en Corse. *Thèse Université de Montpellier*.
- NEUB, M. (1977). — Evolutionsökologische Aspekte zur Brutbiologie von Kohlmeise (*Parus major*) und Blaumeise (*P. caeruleus*). *Thèse Université de Fribourg-en-Brisgau*.
- OJANEN, M., ORELL, M. & VAISANEN, R.A. (1978). — Eggs and clutch-sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis Fennica*, 55 : 60-68.
- PERRINS, C.M. (1965). — Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major*. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 601-647.
- PERRINS, C.M. (1979). — *British Tits*. Collins, London.
- PIKULA, J. (1975). — Gelegrösse und Brutbeginn bei *Parus major* und *Parus ater* im Bergmassiv Belanské Tatry. *Zool. Listy*, 24 : 373-384.
- RICKLEFS, R. (1980). — Geographical variation in clutch-size among passerine birds : Ashmole's hypothesis. *Auk*, 97 : 38-49.
- SLAGSVOLD, T. (1976). — Annual and geographical variation in the time of breeding of the Great Tit, *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to environmental phenology and spring temperature. *Ornis Scand.*, 7 : 127-145.
- SNOW, D.W. (1956). — The annual mortality of the Blue Tit in different parts of its range. *Brit. Birds*, 19 : 174-177.
- STEPHAN, B. (1961). — Contribution à la biologie de quelques espèces d'oiseaux couvant dans des cavités, au Parc National près de l'Oka (Rjassan, UdSSR). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt Universität zu Berlin*, 10 : 147-173.
- TAMARIN, R.H. (1977 a). — Demography of the Beach vole (*Microtus breweri*) and the Meadow vole (*M. pennsylvanicus*) in southeastern Massachusetts. *Ecology*, 58 : 1310-1321.
- TAMARIN, R.H. (1977 b). — Reproduction in the island Beach vole (*Microtus breweri*) and the Meadow vole (*M. pennsylvanicus*) in southeastern Massachusetts. *J. Mamm.*, 58 : 536-548.
- TAMARIN, R.H. (1977 c). — Dispersal in island and mainland voles. *Ecology*, 58 : 1044-1054.
- TINBERGEN, L. (1970). — The annual control of insects in pinewoods. I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Arch. Néel. Zool.*, 13 : 265-336.
- WINKEL, W. (1975). — Vergleichend-brutbiologische Untersuchungen an fünf Meisen Arten (*Parus sp.*) in einem niedersächsischen Aufforstungsgebiet mit Japanischer Lärche, *Larix leptolepis*. *Vogelwelt*, 96 : 41-63 et 104-114.
- WRIGHT, S.J. (1980). — Density compensation in island avifaunas. *Oecologia*, 45 : 385-389.