



HAL
open science

La prédation joue-t-elle un rôle dans la régression de l'Hypolaïs ictérine Hippolaïs icterina?

Bruno Faivre

► **To cite this version:**

Bruno Faivre. La prédation joue-t-elle un rôle dans la régression de l'Hypolaïs ictérine Hippolaïs icterina?. Revue d'Écologie, 1993, 48 (4), pp.399-420. hal-03528974

HAL Id: hal-03528974

<https://hal.science/hal-03528974>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

LA PRÉDATION JOUE-T-ELLE UN RÔLE DANS LA RÉGRESSION DE L'HYPOLAIS ICTÉRINE *HIPPOLAIS ICTERINA* ?

Bruno FAIVRE

*Laboratoire d'écologie, Université de Bourgogne**

Le contact direct entre deux espèces congénériques très proches peut induire des interactions négatives empêchant une coexistence durable dans le même espace. La situation d'exclusion peut se maintenir à moins que l'une des deux espèces (ou les deux) élabore une « réponse évolutive » et diverge écologiquement. D'après la théorie de la niche écologique (Hutchinson, 1959 ; Mac Arthur, 1968, 1972), la compétition interspécifique représente l'interaction essentielle en tant que force d'exclusion et d'évolution dans la structuration des communautés. Ce schéma d'organisation a longtemps été admis par la plupart des auteurs, alors qu'il exclut pratiquement l'intervention notable d'autres facteurs comme la prédation ou le parasitisme. Dans la théorie classique de la niche, la prédation était, par exemple, perçue comme un facteur d'organisation de second plan. Elle interviendrait alors comme un élément facilitant la coexistence d'un nombre élevé d'espèces en limitant les effectifs des « dominantes », et donc les interactions compétitives dont souffrent celles qui sont moins « performantes » (Paine, 1966 ; Roughgarden et Feldman, 1975 ; Pianka, 1978 ; Giller, 1984). Quelques auteurs lui attribuent cependant un rôle plus important dans l'organisation des communautés (Connell, 1975 ; Holt, 1984). Pimm (1980, 1984) et Arthur (1987) considèrent même que les ressources sont rarement limitées, reléguant ainsi la compétition au second plan par rapport à la prédation. Enfin, les mises au point récentes soulignent l'importance probable, mais assez peu explorée, de la prédation dans l'organisation des communautés (Blondel, 1986 ; Wiens, 1989).

Le cas des deux espèces jumelles d'Hypolaïs (*Hippolaïs icterina* et *H. polyglotta*) représente apparemment une situation d'exclusion géographique. En effet, leurs aires de reproduction sont pratiquement disjointes et complémentaires. L'ictérine vit au Nord et à l'Est de l'Europe jusqu'en Sibérie occidentale, alors que la polyglotte niche au Sud-Ouest de l'Europe jusqu'en Afrique du Nord (Fig. 1). Il existe pourtant une mince bande de chevauchement allant du Nord de la France jusqu'aux Alpes où les deux espèces peuvent entrer en contact direct. Depuis plusieurs années, l'Hypolaïs polyglotte est en expansion très nette sur toutes les limites de sa distribution européenne, alors que dans le même temps l'ictérine se replie sur tout le front Sud-Ouest de son aire (Fig. 2). Tout se passe globalement comme si leur coexistence était impossible et que l'une des deux

* Adresse : Boîte Postale 138, F-21004 Dijon Cedex.

espèces remplaçait l'autre. Nous savons déjà que la progression de *H. polyglotta* vers le Nord-Est n'est pas une conséquence du repli de l'ictérine, puisqu'elle se produit aussi vers l'Ouest et le Sud-Est dans des régions où l'ictérine n'a jamais niché (Rucner, 1963, 1967 ; Guerneur et Monnat, 1980 ; Cantera *et al.*, 1989). Par contre, l'expansion de la polyglotte peut être mise au rang des causes possibles pour expliquer le retrait de l'ictérine. On peut s'interroger sur les causes et les modalités de ce déclin : le recul est-il lié à la progression de *H. polyglotta* ou bien y a-t-il seulement synchronisme entre ces deux mouvements. En d'autres termes, cela revient à se demander si les deux espèces peuvent coexister durablement.

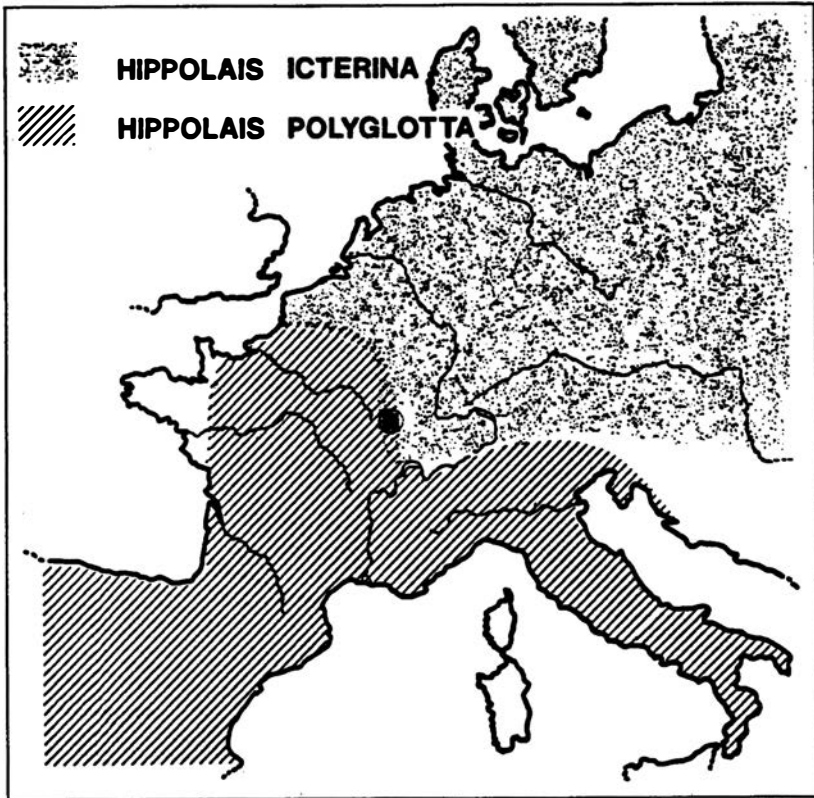


Figure 1. — Aires de reproduction approximatives des deux Hypolaïs en Europe.
Le carré cerclé indique la zone d'étude.

Les facteurs de répartition de premier ordre tels que le climat ou l'habitat ne paraissent pas responsables de l'évolution observée. En effet, aucun changement climatique notable ne caractérise ces dernières années et les deux espèces disposent (et disposaient) d'habitats apparemment favorables de part et d'autre de leurs limites propres.

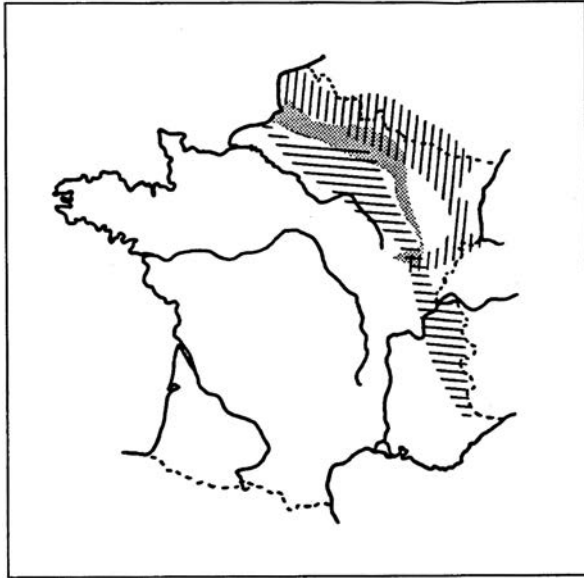


Figure 2. — Déplacement de la zone de sympatrie vers le Nord-Est.
 — Situation approximative au début du siècle (Jouard, 1935)
 // Situation au début des années 1970 (Yeatman, 1976)
 ||| Situation approximative actuelle.

La première hypothèse envisageable (conforme à la théorie de la niche) repose sur la compétition entre les deux espèces jumelles. Les cas de distributions parapatriques entre paires ou complexes d'espèces affines sont classiquement interprétés comme une forme d'exclusion spatiale liée à une forte compétition interspécifique (Lack, 1971 ; Mac Arthur, 1972 ; Cody, 1974 ; Terborgh et Weske, 1975 ; Cody et Diamond, 1975 ; Blondel, 1986). Cody (1983) cite la compétition avec une espèce phylogénétiquement et écologiquement très semblable comme l'un des facteurs pouvant déterminer la distribution géographique de cette espèce et ses limites. Pour les deux Hypolaïs la dimension historique, et en particulier les événements glaciaires du Pléistocène, a joué probablement un rôle fondamental sur leurs distributions. Ces espèces auraient vu le jour et évolué en allopatrie avant de revenir secondairement en contact (Salomonsen *in* Ferry, 1962). Cependant l'hypothèse de la compétition avec l'espèce jumelle est plausible pour expliquer la concordance des limites. Pourtant, les résultats fournis dans un précédent travail tendent à invalider cette hypothèse (Faivre, 1992).

La prédation est le second type d'interaction interspécifique envisagé pour expliquer le phénomène observé. Les considérations théoriques de Holt (1984) prévoient que des proies alternatives coexistent difficilement dans un même milieu homogène lorsque le niveau de prédation est élevé. Dans le même esprit, Henry (1979a et b) et Bergerud (1983) montrent que la ségrégation spatiale des proies (respectivement oiseaux et mammifères), basée sur le choix d'habitats différents, peut être déterminée par l'action de prédateurs. L'objet de notre travail est de tester la proposition suivante :

— Le complexe à deux espèces *H. icterina* + *H. polyglotta* ne résiste pas localement à la prédation et l'une des deux, plus vulnérable (*H. icterina*), est éliminée.

L'existence en Europe occidentale d'une mince bande de chevauchement des aires de reproduction des deux Hypolaïs offre localement la possibilité de les étudier en sympatrie. Ce contexte est intéressant, car on peut espérer expliquer la situation générale des deux espèces non pas en procédant par inférence à partir d'une situation « achevée », mais en confrontant directement les hypothèses à l'observation d'un processus actuel et dynamique. Ce cas est d'autant plus intéressant que les modifications enregistrées sont rapides, puisqu'une à deux décennies suffisent pour les déceler. La Bourgogne, dont la partie Est est située en zone de sympatrie, possède un avantage historique dans l'étude des Hypolaïs car les populations des deux espèces y sont étudiées depuis une trentaine d'années (Ferry, 1962, 1965, 1966, 1974, 1975, 1980 ; Ferry et Deschaintre, 1974) et le repli de l'ictérine est mesuré. C'est dans cette région géographique limitée que l'hypothèse sera examinée. L'existence, en zone de sympatrie, de sites où les deux espèces vivent en contact direct (sites de sympatrie) et de sites où vit une seule espèce (sites d'allopatrie) favorise les comparaisons interspécifiques.

Nous n'envisagerons ici que la prédation des nichées, indirectement mise en évidence par l'étude du succès reproducteur. La démarche consiste à évaluer l'influence de la vie en sympatrie sur ce dernier et en particulier sur l'une de ses composantes : le taux d'échec total des nichées. Ce paramètre intègre les destructions d'œufs ou de poussins dues pour une très large part à la prédation selon Collias et Collias (1984 *in* Wiens, 1989). La prédation s'exerçant sur les nids est très importante dans le bilan démographique des populations (Nilsson, 1984 ; Martin, 1987) puisqu'elle concerne un stade où les individus sont particulièrement exposés. Wilcove (1985) a même montré que la prédation des nids explique la régression de certaines espèces dans les milieux forestiers de faible surface en Amérique du Nord. Nous aborderons l'hypothèse de prédation à partir des questions suivantes :

— Existe-t-il une différence interspécifique de succès reproducteur et de taux d'échec total des nichées en sympatrie ?

— Si tel est le cas, quelle est l'influence de la coexistence directe sur le taux d'échec total des nichées pour les deux espèces ?

— Au cas où des différences existent, quels sont les facteurs écologiques ou (et) comportementaux mis en jeu ?

1. — PARTICULARITÉS DES DEUX HYPOLAÏS

Trois particularités comportementales et écologiques des deux Hypolaïs doivent être précisées d'emblée.

La distribution agrégative. Les couples ne se répartissent pas de manière uniforme ou aléatoire dans les milieux de nidification, mais se regroupent en agrégats, même en présence de zones apparemment favorables aux alentours (Fig. 3). Ces agrégats peuvent réunir des couples d'une seule espèce (agrégats monospécifiques) ou des couples des deux espèces (agrégats bispécifiques).

La territorialité interspécifique. Lors de l'établissement des territoires en retour de migration, les mâles d'une espèce réagissent de manière agressive à ceux de l'autre espèce, soit par des affrontements directs, soit par le chant qui a

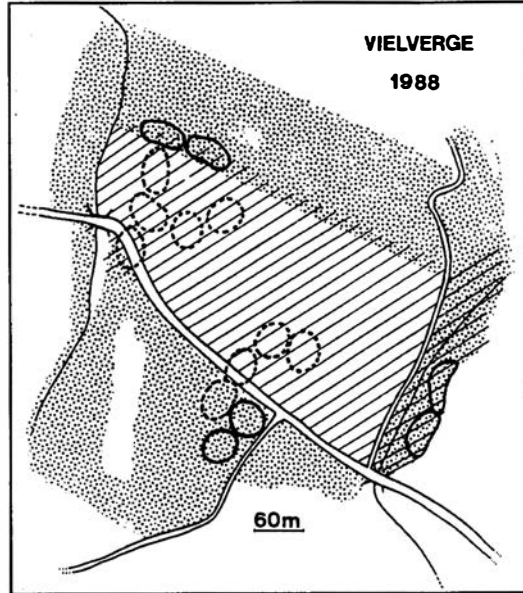


Figure 3. — Cartographie des territoires des couples d'Hypolaïs sur un site de sympatrie à Vielverge (Côte d'Or). Les oiseaux ont tendance à s'installer au contact direct l'un de l'autre et forment des agrégats.

Les surfaces hachurées recouvrent les milieux semblant plutôt favorables à *H. polyglotta*. Les surfaces mouchetées recouvrent les zones plutôt favorables à *H. icterina*. La superposition des deux figurés représente les milieux intermédiaires.

- limites de territoires pour *H. polyglotta*
- limites de territoires pour *H. icterina*.

fonction de marquage territorial. A ce sujet, la réaction croisée d'une espèce au chant de l'autre a été clairement démontrée par Ferry et Deschaintre (1974) et suggère une « compréhension interspécifique » qui repose sans doute sur la persistance de signaux vocaux communs. Ceci aboutit à l'acquisition de territoires disjoints, comme cela est le cas entre couples d'une même espèce, alors qu'habituellement les territoires de couples d'espèces différentes (même très proches phylogénétiquement) se chevauchent (Ferry, 1980).

La convergence interspécifique. Lorsqu'elles vivent en contact direct, chacune des deux Hypolaïs tend à quitter son « optimum écologique » pour se rapprocher de celui de l'autre. Ceci est observé par exemple au niveau de l'habitat (Ferry, 1975 ; Faivre, 1992). Les deux espèces habitent les mêmes types de milieux et, bien qu'il existe un large chevauchement interspécifique, *H. icterina* niche en moyenne dans des milieux à végétation buissonnante et arbustive plus haute et plus dense que *H. polyglotta*. Mais lorsqu'elles coexistent, les valeurs moyennes obtenues pour les descripteurs d'habitat des deux Hypolaïs sont encore plus proches.

Ces trois particularités sont liées et sont associées à la possibilité pour une espèce de réagir au chant de l'autre. Lors du retour de migration, les Hypolaïs (quelle que soit l'espèce) sont attirées par les chanteurs déjà établis (quelle qu'en soit l'espèce) ; elles se cantonnent à leur côté, même s'il s'agit de l'autre espèce,

quitte à délaissier des milieux apparemment plus favorables dans les environs proches. Les mâles (quelle qu'en soit l'espèce) défendent alors des territoires, contigus mais jamais chevauchants, contre leurs congénères (quelle qu'en soit l'espèce) (Ferry, 1975, 1980).

2. — ZONE D'ÉTUDE ET MÉTHODOLOGIE

La zone concernée est délimitée par la distribution de l'Hypolaïs ictérine dans la région. Elle se situe dans la zone de sympatrie, en plaine de Saône moyenne, au Sud-Est de Dijon (Fig. 4). La totalité des sites où la nidification de l'ictérine est connue a été utilisée (soit 16, dont 13 en sympatrie avec *H. polyglotta* et 3 en allopatrie) ainsi que deux sites (pris au hasard dans la zone) où la polyglotte niche seule.

La régression de l'Hypolaïs ictérine peut avoir de multiples causes : déficit des naissances, surcroît de mortalité intervenant aux différents stades de la vie des oiseaux, ou bien taux d'émigration supérieur au taux d'immigration. Les seules données de démographie dont on dispose sur les deux espèces concernent le succès reproducteur, c'est-à-dire le nombre de juvéniles produit à l'envol par nid (ce qui équivaut dans notre cas au nombre de jeunes produits annuellement par couple), ou bien le nombre de juvéniles envolés par rapport au nombre d'œufs pondus. Sur les sites choisis, les couples nicheurs (20 à 30 couples par saison pour chacune des deux espèces) sont observés dès le début de la saison de reproduction. Les nids sont suivis dès qu'ils sont repérés (généralement dès la construction) jusqu'à l'issue de la reproduction. Le suivi correspond à une visite à distance tous les deux jours et à une vérification du contenu du nid tous les 6 jours, sauf lorsque les poussins sont âgés de 4 à 9 jours où la vérification est journalière (car ils sont « utilisés » pour échantillonner le régime alimentaire). Ceci permet de connaître avec certitude le « résultat » de chaque nidification et de localiser dans le temps les pertes ou destructions totales éventuelles. Le succès reproducteur est pris en compte à partir de ses trois composantes élémentaires, à savoir :

— *le taux de survie des œufs* = nombre d'œufs éclos/nombre d'œufs pondus, pour les nids non totalement détruits au stade des œufs ;

— *le taux de survie des jeunes* = nombre des jeunes envolés/nombre de jeunes éclos, pour les nids non totalement détruits ;

— *le taux de survie des nids* = nombre de nids non totalement détruits/nombre total de nids.

Les deux espèces d'Hypolaïs sont très proches du point de vue morphologique et leurs nids sont d'aspect très voisin. Ils peuvent donc être « confondus » par les prédateurs (et assimilés à un seul type de « proie »). Selon notre hypothèse, l'ictérine serait pourtant plus sensible aux prédateurs que l'espèce jumelle. Cette particularité repose donc probablement sur d'autres aspects que l'apparence du nid, c'est-à-dire sur des différences interspécifiques d'ordre écologique ou comportemental.

Deux descripteurs écologiques sont susceptibles d'influencer la vulnérabilité des nichées : la hauteur du nid au-dessus du sol et la nature de son support (épineux ou non).

Pour les comportements, deux critères qui peuvent peser sur la survie des nichées en alertant les prédateurs sont la fréquence des becquées et le « degré de méfiance des adultes ». Les mesures de ces descripteurs sont effectuées selon un

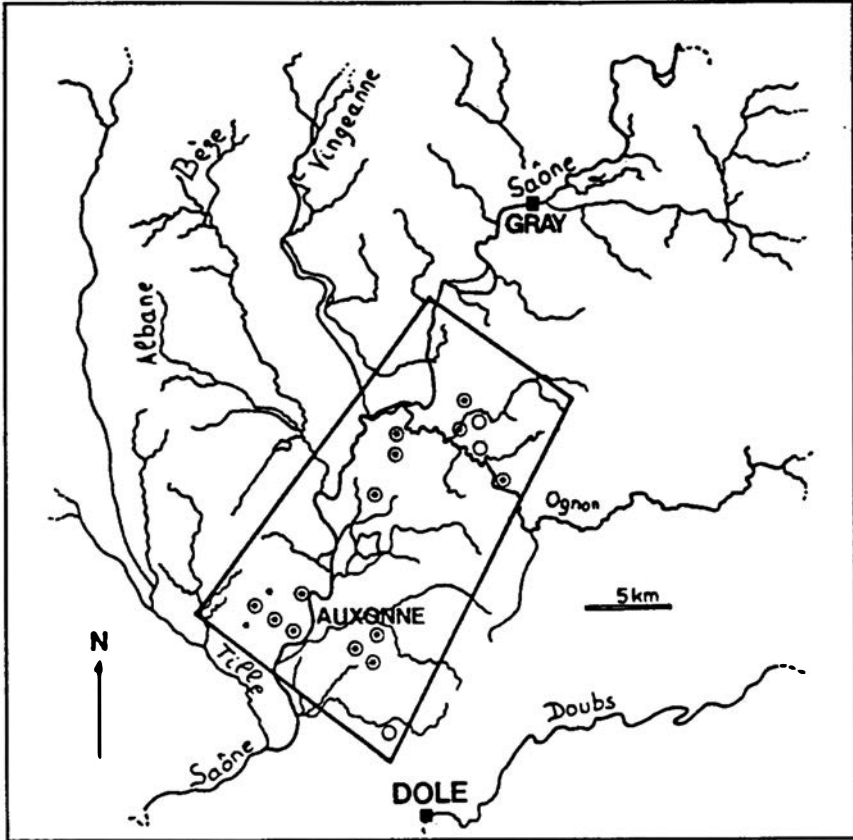


Figure 4. — Localisation de la zone d'étude et des sites de nidification étudiés.
 ○ : Site d'allopatrie à *H. icterina*
 * : Site d'allopatrie à *H. polyglotta*
 ⊙ : Site de sympatrie (au moins durant une saison d'étude).

plan d'échantillonnage mis en place pour étudier les régimes alimentaires des deux espèces, autre volet de cette étude des Hypolaïs en sympatrie (Faivre, 1992). Les mesures des deux descripteurs comportementaux, effectuées conjointement à l'échantillonnage des proies, sont :

— la fréquence des becquées (nombre d'apports de nourriture effectués par les adultes par périodes de 10 minutes). Cette fréquence est perturbée par la présence des colliers, mais elle l'est de manière similaire pour les deux espèces (Faivre, 1992).

— le « degré de méfiance » est apprécié à partir du « délai de retour au nid », c'est-à-dire le temps (compris par définition entre 0 et 10 minutes) qui sépare le début de chaque phase d'observation de la première visite au nid d'un adulte. En effet, on remarque qu'après chaque intervention au nid de l'observateur, les adultes dérangés s'en éloignent et n'y reviennent qu'après un certain délai. On

peut admettre que les individus les moins farouches, ou ceux qui nourrissent à une fréquence plus élevée, reviennent plus rapidement au nid. Le délai de retour dépend aussi de la fréquence des becquées, si bien qu'à « degré de méfiance » égal une espèce qui nourrit plus fréquemment qu'une autre revient plus tôt à son nid sans pour autant être moins farouche. Pour éliminer cet aspect et ne considérer que le « degré de méfiance », nous ne prenons en compte que les premiers retours au nid n'impliquant pas un nourrissage des poussins pour mesurer le délai de retour.

Les espèces susceptibles d'attaquer les nids ne manquent pas parmi les Oiseaux (Geai, Pie, Pies-grièches grise et écorcheur, Corneille), les Mammifères (Mustélidés, Rongeurs) et les Reptiles (Couleuvre à collier). Nous avons également tenté d'identifier les prédateurs à l'aide des indications formulées par Newton (1972). Elles permettraient d'identifier les prédateurs des nids au stade des œufs. Selon cet auteur, la prédation est attribuable aux Corvidés lorsque le nid est trouvé vide et intact, aux Mustélidés lorsqu'il reste quelques fragments de coquilles grossiers, et aux Rongeurs quand de minuscules fragments de coquilles tapissent le fond du nid.

3. — RÉSULTATS

3.1. — *LE SUCCÈS REPRODUCTEUR*

Le succès reproducteur diffère sensiblement entre les deux espèces d'Hypolaïs. Il atteint en moyenne 2,24 jeunes envolés par nid (donc par couple et par an) pour *H. polyglotta* et 1,41 pour *H. icterina*, pour respectivement 48 et 45 nids suivis (Tab. I). La comparaison des succès reproducteurs par la méthode de Mayfield (1961, 1975) affiche également une différence significative en faveur de *H. polyglotta* (Faivre et Ferry, 1989).

Si l'on considère le nombre de jeunes envolés par rapport au nombre d'œufs pondus, il atteint 32,02 % pour *H. icterina* et 50,23 % pour *H. polyglotta* (Tab. I). Un taux de 50 % représente une valeur conforme à ce qui est observé pour des Passereaux à nid ouvert de cette catégorie sous nos latitudes (Nice, 1957 ; Eybert, *et al.*, à paraître), alors que les 32,02 % de *H. icterina* témoignent d'un déficit sensible.

Le tableau I permet de comparer les différentes composantes du succès reproducteur. Le taux de survie des œufs et celui des poussins pour les nids non détruits ne diffèrent pas significativement d'une espèce à l'autre. En revanche, le taux de survie des nids varie pratiquement du simple au double entre les deux Hypolaïs puisqu'il atteint 37,77 % pour l'ictérine et 64,58 % pour la polyglotte. Ainsi, la faiblesse du succès reproducteur de *H. icterina* repose sur un taux d'échec total des nids (inverse du taux de survie) nettement plus élevé par rapport à l'espèce jumelle. On doit maintenant s'interroger sur l'existence d'une influence interspécifique directe à ce niveau.

3.2. — *L'INFLUENCE DE LA COEXISTENCE DIRECTE*

Nous avons comparé le taux de destruction totale des nichées en site de sympatrie et en site d'allopatric (à l'intérieur de la zone de sympatrie). La faiblesse

TABLEAU I

Succès reproducteur global et composantes du succès reproducteur pour les deux Hypolaïs.

La distribution du succès reproducteur global ne suivant pas une loi normale, la comparaison repose sur le test de Mann et Whitney.

Nb juv/nid = Succès reproducteur moyen en nombre de jeunes envolés par nichée.

N juv/Nb œufs = Succès reproducteur en nombre de jeunes envolés par rapport au nombre d'œufs pondus.

Survie des œufs = Nombre d'œufs éclos/nombre d'œufs pondus pour les nids non détruits.

Survie des pulli = Nombre de jeunes envolés/nombre de pulli éclos pour les nids non détruits.

Survie des nids = Nombre de nids ayant donné des jeunes à l'envol/nombre total de nids.

	<i>H. icterina</i> 45 nids	<i>H. polyglotta</i> 48 nids	Comparaison interspécifique	
Nb juv/nid	1,41 $\sigma = 1,95$	2,24 $\sigma = 2,07$	U = 772	p = 0,038
Nb juv/Nb œufs	56/178	108/219	$\chi^2 = 12,71$	p < 0,001
Survie des œufs	102/119	159/172	$\chi^2 = 4,23$	p = 0,063
Survie des pulli	56/61	108/127	$\chi^2 = 1,69$	p = 0,193
Survie des nids	17/45	30/48	$\chi^2 = 8,00$	p = 0,004

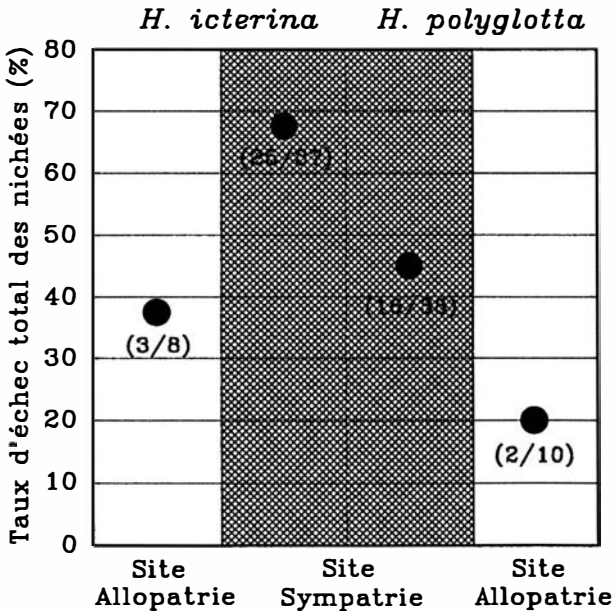


Figure 5. — Comparaisons interspécifique et intraspécifique du taux d'échec total des nichées à l'intérieur de la zone de sympatrie entre sites de sympatrie (coexistence directe) et sites d'allopatrie. Les fréquences absolues figurent entre parenthèses.

des effectifs de nids suivis dans les différentes conditions nuit à la comparaison et aucune différence statistiquement significative n'est décelable, mais on remarque pourtant que les nids des deux Hypolaïs échouent plus souvent en site de sympatrie qu'en site d'allopatrie (Fig. 5). La présence simultanée d'une espèce sur un site de reproduction semble donc bien pénaliser les nids de la seconde, le déficit restant plus accentué pour *H. icterina*.

Nous avons vu que les couples des deux espèces ont tendance à se répartir de manière agrégative. Mais nous avons remarqué que les agrégats bispécifiques rassemblent plus de couples ($m = 6,58$ couples/agrégat ; $\sigma = 2,03$; $n = 19$) que les agrégats monospécifiques ($m = 2,6$ couples/agrégat ; $\sigma = 1,54$; $n = 15$) ($t = 6,14$, $p < 0,001$) sur les sites apparemment non saturés où les territoires ont été cartographiés (Figs. 6 et 7). La coexistence directe paraît également jouer un rôle sur la disposition des territoires dans les milieux de nidification.

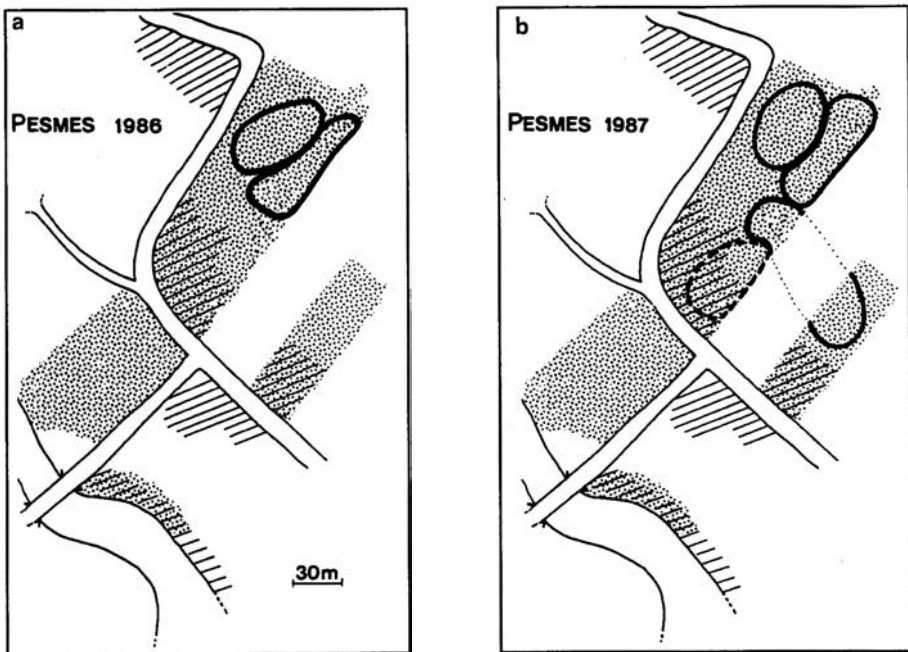


Figure 6 (a et b). — Nombre de couples regroupés sur un site (à Pesmes, Haute-Saône) qui fut site d'allopatrie durant l'année 1986 et site de sympatrie l'année suivante.
 ----- limites de territoires pour *H. polyglotta*
 ——— limites de territoires pour *H. icterina*.

3.3. — COMPARAISON INTERSPÉCIFIQUE DES DESCRIPTEURS ÉCOLOGIQUES ET COMPORTEMENTAUX

3.3.1. — L'emplacement des nids

La hauteur du nid fut mesurée pour 93 nids des deux Hypolaïs. On constate que *H. icterina* niche plus haut (hauteur moyenne = 1,45 m, $\sigma = 0,51$, $n = 45$)

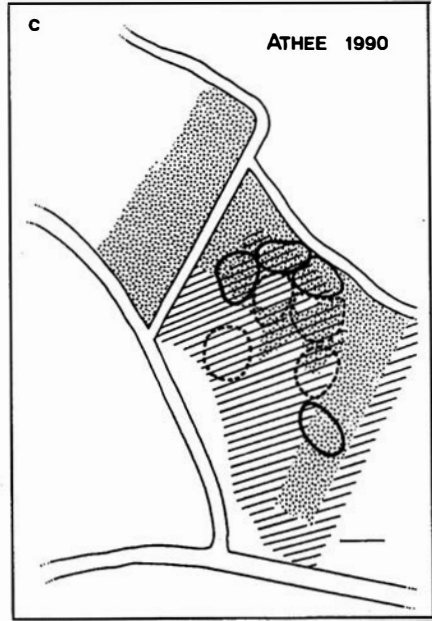
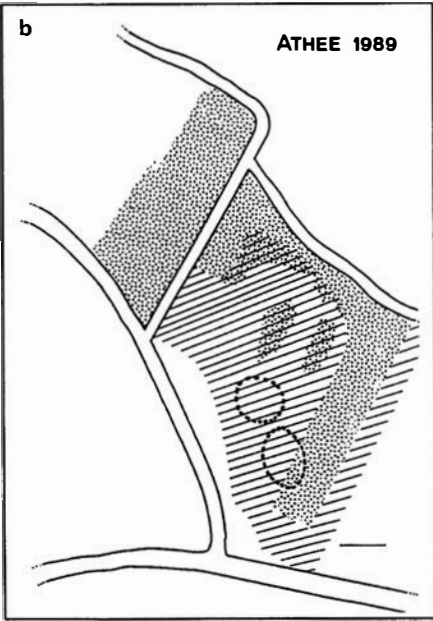
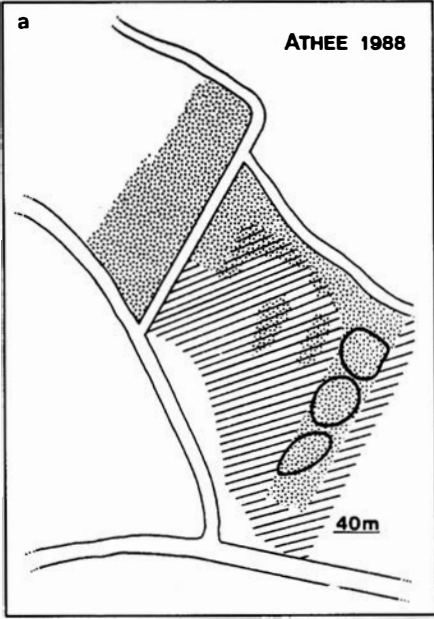


Figure 7 (a, b, c). — Cartographie des territoires de couples d'Hypolais sur un site (commune de Athée, Côte d'Or) occupé durant trois années successives en tant que site de sympatrie (année 1990) ou site d'allopatrie (années 1988, 1989). Le nombre de couples sur le site est plus important lorsque les deux espèces sont présentes. Aucun changement notable de la physionomie du milieu n'est intervenu au cours de ces trois années.

que *H. polyglotta* (hauteur moyenne = 0,93 m, $\sigma = 0,39$, n = 48) ; la différence est hautement significative ($t = 5,5$; $p < 0,00001$). Pour chacune des deux espèces, il n'y a aucune différence significative entre la hauteur des nids détruits et celles des nids non détruits (Tab. II). Enfin, la hauteur moyenne du nid ne diffère pas significativement entre les individus nichant en site d'allopatrie et ceux qui nichent en site de sympatrie (Tab. III).

Pour le support du nid, la proportion d'épineux est du même ordre chez les deux espèces, 53,33 % pour *H. icterina* (n = 45) et 50 % pour *H. polyglotta* (n = 48). De plus, l'emplacement exact du nid sur le support est tout à fait comparable d'une espèce à l'autre.

TABLEAU II

Comparaison intraspécifique de la hauteur moyenne des nids (en mètres) en fonction de l'issue de la reproduction.

	Hauteur moyenne des nids (m)			
	Succès	Destruction		
<i>H. icterina</i>	1,54 $\sigma = 1,51$, n = 17	1,39 $\sigma = 1,36$, n = 28	t = 0,95	p = 0,35
<i>H. polyglotta</i>	0,95 $\sigma = 0,96$, n = 31	0,90 $\sigma = 0,88$, n = 17	t = 0,50	p = 0,62

TABLEAU III

Comparaison intraspécifique de la hauteur des nids (en mètres) en fonction du contexte de reproduction en zone de sympatrie, coexistence directe ou allopatrie.

	Hauteur moyenne des nids (m)			
	Site allopatrie	Site sympatrie		
<i>H. icterina</i>	1,68 $\sigma = 1,57$, n = 37	1,40 $\sigma = 1,38$, n = 8	t = 1,45	p = 0,15
<i>H. polyglotta</i>	0,92 $\sigma = 0,92$, n = 38	0,98 $\sigma = 1,00$, n = 10	t = 0,41	p = 0,68

3.3.2. — Les comportements

Une divergence comportementale peut aussi rendre une espèce plus vulnérable. Nous considérons les deux descripteurs pris en compte : la fréquence des becquées et le « degré de méfiance ».

3.3.2.1. — La fréquence des becquées

La fréquence moyenne est plus élevée chez *H. icterina* (FB = 3,03, ce qui correspond à une becquée pour 3 min. 20 sec.) que chez *H. polyglotta* (FB = 2,33, soit une becquée pour 4 min. 20 sec.) (Tab. IV).

TABLEAU IV

Fréquence moyenne des becquées (FB, nombre de becquées par 10 minutes) et délai de retour au nid après perturbation (DR, durée en minutes avant le premier retour au nid).

	<i>H. icterina</i>	<i>H. polyglotta</i>
FB*	3,03 $\sigma = 2,57, n = 405$	2,33 $\sigma = 1,80, n = 425$
DR*	2,30 $\sigma = 3,44, n = 100$	6,86 $\sigma = 4,18, n = 59$

* Différence interspécifique significative à 5 %.

3.3.2.2. — Le degré de méfiance

Le délai de retour (qui est pris comme mesure du degré de méfiance) est sensiblement plus élevé chez *H. polyglotta* (Tab. IV). Lorsque la nichée est directement perturbée, l'Hypolais icterine rejoint donc plus rapidement son nid que l'espèce jumelle. Ceci semble révéler une différence comportementale précise : *H. icterina* paraît moins farouche que *H. polyglotta*. Cette caractéristique apparaît également pendant les interventions de l'observateur sur le nid : en général, les adultes icterines s'écartent moins facilement de leur nichée et la « défendent » de plus près que *H. polyglotta*.

4. — LES PRÉDATEURS

Les actions de prédation directement constatées sur les nids furent extrêmement rares. A deux reprises seulement, le prédateur a pu être observé lorsqu'il pillait le nid : il s'agissait du Geai *Garrulus glandarius* qui a détruit deux nids de *H. polyglotta*. Cela mis à part, les attaques de la Pie grièche écorcheur *Lanius collurio* et de la Pie bavarde *Pica pica* furent remarquées en une seule occasion, à l'encontre de *H. icterina*, sans succès immédiat dans les deux cas. Aucune autre information ne certifie l'identité des prédateurs. La méthode proposée par Newton (1972) nous permet d'identifier les prédateurs probables pour les 12 nids suivis qui ont été détruits au stade des œufs (Tab. V). Malgré la faiblesse des effectifs concernés, cette approche accorde un rôle majeur aux oiseaux. On doit cependant s'interroger sur la fiabilité de cette méthode qui, de plus, ne concerne pas toute la durée de la reproduction.

TABLEAU V

Importance présumée des destructeurs de nids au stade des œufs.

L'identification probable des prédateurs est réalisée selon la méthode proposée par Newton (1972). La catégorie « Autres » recouvre une destruction d'origine humaine.

	<i>H. icterina</i>	<i>H. polyglotta</i>	Total
Oiseaux	5	3	8
Mustélidés	1	1	2
Rongeurs	1	0	1
Autres	0	1	1

5. — DISCUSSION

5.1. — L'INFLUENCE DE LA VIE EN SYMPATRIE

Un taux d'échec voisin de 35 % pour *H. polyglotta* est conforme à ce que l'on obtient pour des oiseaux de cette catégorie. Il ressemble d'ailleurs au pourcentage observé par Eybert *et al.* (à paraître) pour la Linotte mélodieuse *Acanthis cannabina* (la prédation concernant 29,4 % à 39,6 % des nids selon les années). En revanche, une proportion anormalement élevée d'échec total caractérise l'ictérine en sympatrie. Pour interpréter cette situation, nous devons répondre à la question suivante : l'importance du taux d'échec total des nids est-elle une caractéristique propre à l'espèce *H. icterina* dans son ensemble, ou à la population étudiée seulement ? Dans un contexte plus global, on peut se demander si la différence interspécifique observée est générale ou si elle est limitée aux populations sympatriques.

Les résultats publiés par Gnielka (1975) sur l'ictérine à Halle/Saale (Allemagne orientale) et par Ferry (1965) sur *H. polyglotta* à Dijon nous informent sur le succès reproducteur des deux espèces en allopatrie. Trois comparaisons peuvent alors être effectuées (Fig. 8) et aboutissent aux résultats suivants :

- en allopatrie, le taux d'échec total est le même pour les deux espèces ;
- pour *H. polyglotta*, le taux d'échec total reste semblable en allopatrie et en sympatrie ;
- pour *H. icterina*, le taux d'échec total est nettement plus élevé en sympatrie.

Ces trois comparaisons suggèrent les réponses suivantes : le taux d'échec élevé des nids n'est pas une caractéristique spécifique de *H. icterina*, car d'une part les populations allopatriques des deux espèces ne diffèrent pas à ce niveau, et d'autre part le taux diffère nettement entre les populations allopatrique et sympatrique de *H. icterina* (ce qui n'est pas le cas pour la seconde espèce). Le taux d'échec total élevé est donc une caractéristique propre à la population sympatrique observée. Tout ceci laisse supposer que le mécanisme probable de la

régression de l'Hypolaïs icterine en Bourgogne est à rechercher dans un taux de « mortalité » excessif au stade des œufs et des poussins dû à une proportion très élevée d'échec total des nichées.

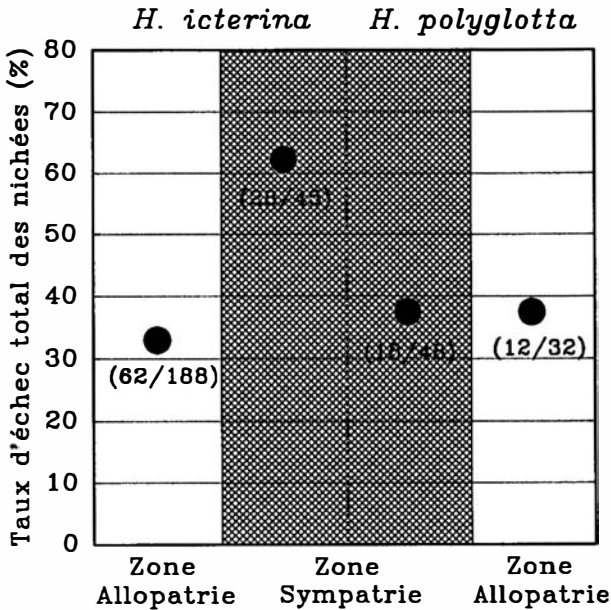


Figure 8. — Comparaisons interspécifique et intraspécifique du taux d'échec total des nichées entre zone de sympatrie et zone d'allopatrie.

Les fréquences absolues apparaissent entre parenthèses.

(I) : à Halle/Saale (Gnielka, 1975) ; (IV) : à Dijon (Ferry, 1965).

Comparaison (I)-(IV) : $\chi^2 = 0,25$; $p = 0,62$

Comparaison (III)-(IV) : $\chi^2 = 0,036$; $p = 0,85$

Comparaison (I)-(II) : $\chi^2 = 13,1$; $p < 0,0001$

Comparaison (II)-(III) : $\chi^2 = 8,0$; $p = 0,004$

La prédation représente la principale cause d'échec total des nids pour les passereaux (Nice, 1957 ; Nolan, 1963 ; Ricklefs, 1969 ; Georges, 1987). On peut donc raisonnablement supposer qu'il en est de même pour les Hypolaïs ; les traces de pillage du nid ne sont d'ailleurs pas rares dans les cas d'échec complet. Ainsi, la prédation des nichées interviendrait dans le recul de l'Hypolaïs icterine en Bourgogne.

En zone de sympatrie, la coexistence directe semble bien accroître le taux d'échec total des nichées (Fig. 5). Nous pouvons donc admettre que les nids d'Hypolaïs sont plus exposés à l'action des prédateurs en site de sympatrie. L'ensemble des comparaisons effectuées débouche donc sur deux constatations qui restent à interpréter en terme de prédation :

— le taux d'échec total des nids subi par *H. icterina* est plus élevé que celui subi par *H. polyglotta* ;

— la coexistence directe des deux espèces accroît la proportion d'échec total des nids.

On peut maintenant chercher sur quelles différences interspécifiques et même intraspécifiques reposent ces faits.

5.2. — LA DIFFÉRENCE INTERSPÉCIFIQUE DE TAUX D'ÉCHEC TOTAL

5.2.1. — *L'aspect écologique*

Deux espèces séparées écologiquement peuvent être confrontées à des peuplements de prédateurs différents n'exerçant pas la même pression de prédation. L'une des deux espèces subit alors plus de dommages et régresse. Pour la structure de l'habitat, il existe certes une différence interspécifique (voir paragraphe 2) mais son ampleur paraît faible et on peut se demander si elle suffit à expliquer un tel écart de sensibilité aux prédateurs. De plus, il ne semble pas exister de différence de quête alimentaire qui rende les adultes d'ictérine plus repérables lorsqu'ils chassent pour leur nichée (Faivre, 1992).

Les deux descripteurs d'emplacement du nid mesurés influent sur l'exposition des nichées aux prédateurs. Il semble que les nids les plus hauts échappent d'avantage à la prédation (Wiens, 1989). Nous observons l'inverse chez les Hypolaïs (Tab. III). En supposant que les nids construits plus haut soient plus vulnérables, cet écart pourrait expliquer le taux de destruction totale élevé chez l'ictérine. Cependant, l'absence de différence entre la hauteur moyenne des nids détruits et celle des nids non détruits (Tab. II) tend à infirmer cette hypothèse. Quant à la nature du support portant le nid, les épineux semblent offrir une meilleure protection que les feuillus non épineux. C'est en tous cas à ce niveau que Eybert *et al.* (à paraître) situent la différence de taux d'échec des nids de Linotte mélodieuse entre une lande bretonne, où les nids sont dans des épineux, et le Sud de l'Angleterre (Newton, 1972) où les nids se trouvent dans des feuillus non épineux. Les deux Hypolaïs utilisant ces deux types de support dans les mêmes proportions, ce critère ne peut pas causer la différence observée.

Nous savons que la coexistence directe des deux Hypolaïs (en site de sympatrie) est accompagnée d'une convergence écologique qui rend la différence écologique interspécifique plus faible dans ce cas. Si l'écart entre les taux d'échec total des nids des deux espèces dépendait surtout d'une différence écologique, il devrait lui aussi se réduire en site de sympatrie. Or il n'en est rien (voir la Fig. 5). Cette dernière remarque rend encore moins probable l'influence d'une divergence d'ordre écologique sur l'écart observé entre les deux Hypolaïs.

5.2.2. — *L'aspect comportemental*

La fréquence des becquées est plus élevée chez *H. icterina*. Or, les visites au nid (dans la plupart des cas pour nourrir les poussins) peuvent exposer la nichée aux yeux des prédateurs. Ce type d'exposition des nids au risque de destruction est mentionné par Skutch (1967) et pourrait être à l'origine de la différence interspécifique de taux d'échec total des nids. De plus, l'ictérine paraît moins méfiante que la polyglotte puisqu'elle rejoint plus rapidement son nid après une

intervention de l'observateur. Il s'agit là d'une réaction à une situation inhabituelle, et elle doit être commentée avec prudence. Néanmoins, si ce genre d'attitude se maintient à l'approche d'un quelconque prédateur, le nid peut être plus facilement repéré et détruit. Cet ensemble d'observations permet de penser que l'écart interspécifique entre les taux d'échec total des nids relève plutôt de différences comportementales.

Nous disposons là d'une explication de la différence observée entre l'ictérine et la polyglotte, mais nous devons maintenant aborder l'influence de la coexistence directe.

5.3. — LA DIFFÉRENCE INTRASPÉCIFIQUE ENTRE SITE D'ALLOPATRIE ET SITE DE SYMPATRIE

L'accroissement du taux d'échec total des nids en site de sympatrie peut être interprété de deux manières.

La première fait intervenir la convergence écologique (« décalage » écologique des individus par rapport à la situation allopatrique). Si on admet que les oiseaux se placent à leur optimum en allopatrie (sans contrainte due à la seconde espèce), ils ne s'y trouvent plus tout à fait en site de sympatrie et peuvent devenir plus exposés aux prédateurs. Dans le cas présent, il reste à déterminer quels pourraient être les facteurs écologiques convergents qui sont impliqués dans l'accroissement des taux d'échec total. Notons que la hauteur du nid, dont dépend en partie le taux de prédation, ne diffère pas significativement entre les individus nichant en site d'allopatrie et ceux qui nichent côte-à-côte (Tab. IV).

La seconde interprétation s'appuie sur trois observations faites au cours de ce travail.

— le doublet *H. icterina* + *H. polyglotta* pourrait pratiquement être assimilé à une seule population « morphologique » de largeur de niche et d'amplitude d'habitat plus grande que si une seule espèce était présente ;

— les territoires (et donc les nids qui s'y trouvent) sont distribués de manière agrégative dans les milieux de nidification (Figs. 3, 6 et 7) ;

— les agrégats bispécifiques réunissent plus de couples que les agrégats monospécifiques (Figs. 6 et 7).

L'ensemble bispécifique est capable de s'accommoder d'une plus grande hétérogénéité de l'habitat au niveau des sites de nidification. Certains milieux qui seraient colonisés de manière « épars » par un peuplement monospécifique, peuvent l'être avec une densité d'oiseaux plus élevée par le doublet d'espèces qui forment alors des agrégats plus importants. Ces agrégats deviennent ainsi plus attractifs pour les prédateurs. L'influence de la densité des nids sur leur taux de destruction a été constatée par exemple pour les Mésanges (Krebs, 1971), le Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* (Alatalo et Lundberg, 1983), ou la Linotte mélodieuse (Eybert *et al.*, à paraître).

Les deux interprétations de la différence intraspécifique entre sites de sympatrie et d'allopatrie ne sont pas contradictoires avec celles qui concernent la différence interspécifique ; elles peuvent parfaitement être combinées. Elles devront cependant être confirmées.

L'identité des prédateurs doit être prise en compte. Une meilleure connaissance de ceux-ci permettrait de voir quelles sont les caractéristiques écologiques ou (et) comportementales des deux Hypolaïs à considérer particulièrement.

Certaines techniques utilisant des nids et des œufs artificiels ont déjà été éprouvées (Ribaut, 1964 ; Loïselle et Hoppe, 1983) et permettraient d'identifier certains prédateurs (mammifères et oiseaux) avec un bon niveau de précision, comme l'a fait Ribaut (1964) sur le Merle avec des œufs en cire.

CONCLUSION

L'hypothèse proposée repose sur une pression de prédation asymétrique. Compte tenu des observations analysées, nous pouvons avancer le scénario suivant :

Les deux Hypolaïs conservent des signaux de communication vocale communs (trace de leur unicité ancestrale) et ont tendance à s'attirer mutuellement. Lorsqu'elles coexistent, les deux espèces apparaissent comme une espèce unique dont l'amplitude d'habitat (qui est la fusion de deux amplitudes spécifiques légèrement décalées) est plus grande que pour chacune d'entre-elles prises isolément. L'ensemble tire alors mieux parti des juxtapositions de milieux, ou de milieux en mosaïques, comportant de légères variations de physionomie auxquelles les oiseaux sont sensibles (Wiens, 1989). Ceci permet le voisinage d'un nombre de cantons plus important que pour un peuplement mono-spécifique. Les prédateurs, sensibles à l'abondance des proies, repèrent plus facilement les deux Hypolaïs dans ces circonstances, et en particulier les individus qui nourrissent plus souvent et sont moins méfiants comme *H. icterina*. Les nichées d'Hypolaïs sont plus souvent attaquées, surtout celles de *H. icterina* (plus facilement repérées lors des trajets au nid) dont le succès reproducteur diminue suffisamment pour que l'espèce régresse. Le nombre restreint de nos observations et notre incertitude sur l'identité des prédateurs fragilisent cependant nos conclusions. Ces résultats conduisent néanmoins à s'interroger sur l'importance du taux d'échec total. Celle-ci est-elle suffisante pour provoquer le déclin de la population d'ictérine ? On peut également se demander si l'action de la prédation décrite à l'échelle des sites de sympatrie est compatible ou non avec les dynamiques de population observées au niveau régional pour les deux espèces, c'est-à-dire la stabilité apparente de *H. polyglotta* et la régression de *H. icterina* ?

En ce qui concerne le premier point, le déficit de recrutement enregistré chez l'ictérine est tel qu'il semble difficile de ne lui attribuer aucun effet. De plus, un élément de réponse positive est apportée par la simulation d'un modèle mathématique de prédation avec deux proies (les deux Hypolaïs), au comportement reproducteur différent, et un prédateur (Auger et Faivre, 1992 ; Faivre et Auger, à paraître). Nous n'ignorons pas les limites de ce modèle, mais la simulation conduisant à l'extinction de *H. icterina* corrobore l'idée que la pression de prédation est capable de faire régresser la population.

Quant au second point, on peut se demander pourquoi *H. icterina* régresse si rapidement, alors que seuls les sites de sympatrie subissent une forte prédation. De plus, pourquoi seule cette espèce régresse, alors que *H. polyglotta* échoue également plus souvent en site de sympatrie, même si le phénomène est moins marqué. La réponse est simple, les sites de sympatrie ne représentent qu'une petite partie des sites où niche *H. polyglotta* dans la région, alors qu'ils constituent une fraction importante des sites où s'installe l'ictérine. Outre la différence de vulnérabilité entre les deux espèces, la coexistence n'a de ce fait que peu d'influence quantitative sur *H. polyglotta*, alors qu'elle en a beaucoup sur *H. icterina*, ce qui correspond bien à la situation observée.

En attendant de nouvelles observations susceptibles de remettre en cause notre hypothèse, nous retiendrons que la prédation peut contribuer à expliquer le recul de l'ictérine en Bourgogne. Tout s'apparente pourtant à un processus de compétition stricte puisque la vie en sympatrie pénalise les deux espèces. L'asymétrie du phénomène repose pour sa part sur une différence comportementale perceptible par les prédateurs chassant à vue. La régression de la Vipère péliade *Vipera berus* face à la Vipère aspic *V. aspic* dans le Sud-Ouest de la France est interprétée de manière analogue par Saint-Girons (1975).

On doit enfin s'interroger sur les possibilités de généralisation de ces conclusions, car comme le précise Blondel (1979) « ... l'étude du particulier n'est véritablement féconde que si elle débouche sur la généralisation... ». En ce qui concerne le cas général des Hypolaïs, seule la mesure des succès reproducteurs et l'étude des rapports comportementaux en différents points de la zone de sympatrie permettront ou non de généraliser les conclusions émises pour notre zone d'étude. A un niveau de généralisation différent, nous constatons cependant que la prédation est tout aussi apte à déterminer un mécanisme d'exclusion ou (et) de structuration que la compétition. Cela ne signifie pas que son action soit plus « universelle » que celle de la compétition interspécifique, mais montre qu'elle ne doit pas être négligée *a priori*, même dans les cas de figure qui semblent, lors d'un examen superficiel, plus proches d'une situation de compétition.

RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail est d'isoler les causes possibles du recul de l'Hypolaïs ictérine *Hippolais icterina* en Bourgogne, en sympatrie avec *H. polyglotta*. Les résultats obtenus peuvent être considérés en deux points.

— En zone de sympatrie, l'ictérine subit un taux d'échec des nichées beaucoup plus élevé que la polyglotte (62,2 % chez l'ictérine contre 37,5 % chez la polyglotte). Seules des différences comportementales, auxquelles les prédateurs des nids peuvent être sensibles, semblent capables d'expliquer cette différence. Elles portent sur la fréquence des becquées et le degré de méfiance des adultes. Chez l'ictérine, les adultes nourrissent plus fréquemment leurs poussins que chez la polyglotte (en moyenne 3,03 becquées par 10 min. pour l'ictérine contre 2,33 pour la polyglotte ; différence significative à 5 %).

— Le taux d'échec total des nichées s'accroît lorsque les deux Hypolaïs nichent au contact direct l'une de l'autre (67,5 % contre 37,5 % pour l'ictérine et 42,15 % contre 20 % pour la polyglotte). Ceci peut être expliqué par la distribution des territoires de nidification en agrégats plus peuplés lorsque les deux espèces cohabitent directement. De tels agrégats deviendraient alors plus attractifs pour les prédateurs que les agrégats monospécifiques.

L'association de ces deux observations nous conduit à formuler l'hypothèse suivante : lorsqu'elles coexistent, les deux Hypolaïs se groupent en taches plus peuplées que lorsqu'elles vivent seules. Ces taches attirent alors plus les prédateurs qui s'attaquent préférentiellement aux nids les plus exposés par le comportement des adultes : ceux de l'ictérine qui régresse.

SUMMARY

An attempt was made to identify the causes of the population decline of the Icterine Warbler *Hippolais icterina* in Burgundy, where this species is sympatric with the Melodious Warbler *H. polyglotta*.

The study was carried out at 18 different sites South East of Dijon (21, France). The two sibling species were sympatric at 13 sites, and *H. icterina* was allopatric at the remaining three. Furthermore, the breeding performances of the Melodious Warbler were also studied at two other allopatric sites randomly selected in the surrounding areas.

When sympatric, the percentage of brood failure was significantly higher ($p < 0.05$) for *H. icterina* (62.2 %) than for *H. polyglotta* (37.5 %). This could be explained by behavioural differences of importance to predators : the number of feeding visits and the relative shyness of the adults. Feeding frequency averaged 3.03 per 10 min. in the Icterine Warbler, *versus* 2.33 for the Melodius Warbler. Furthermore, the Melodious Warbler was significantly ($p < 0.05$) shyer than the Icterine Warbler.

The percentage of brood failure was also found to increase when the two species bred close to each other (from 37.5 % to 67.5 % for *H. icterina*, and from 20.0 % to 42.5 % for *H. polyglotta*). Such a strong increase in brood failure apparently results of the greater density and clumping of the breeding territories when the two species are sympatric. These high density areas should indeed be more attractive to predators than the lower density of nests found in allopatric areas.

These findings suggest the following explanation for the decline of *H. icterina*. The high density of breeding pairs in areas where the two species are sympatric leads to a higher susceptibility of their nests to predators. On the other hand, the difference in shyness between the two species leads to a greater vulnerability of *H. icterina*. The end result is a decline in numbers of the Icterine Warbler population.

REMERCIEMENTS

Je remercie le Professeur C. Ferry qui m'a permis d'ajouter aux miennes les données dont il disposait sur le succès reproducteur des deux Hypolaïs, et qui a bien voulu lire et critiquer ce travail. Je remercie également B. Frochot, P. Giraudoux, V. Godreau et D. Hermant (Laboratoire d'écologie, Université de Bourgogne) et P. Acobas (Association « l'aile brisée ») pour leur relecture attentive et leurs suggestions.

RÉFÉRENCES

- ALATALO, R.V. & LUNDBERG, A. (1983). — Laboratory experiments on habitat separation and foraging efficiency in marsh and willow tits. *Ornis Scandinavica*, 14 : 115-122.
- ARTHUR, W. (1987). — *The Niche in Competition and Evolution*. Wiley, New York.
- AUGER, P. & FAIVRE, B. (1992). — Applications à la dynamique des populations et des peuplements in P. Auger, J. Baudry & F. Fournier (eds.). *Hierarchies et échelle en écologie* : 243-283. Naturalia publications. Comité français du SCOPE, ICSU.
- BERGERUD, A.T. (1983). — Prey switching in a simple ecosystem. *Sci. Am.*, 249 : 130-141.
- BLONDEL, J. (1979). — *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris.
- BLONDEL, J. (1986). — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris.
- CANTERA, J.P., DESNOS, A., ROSSI, T. & THIBAUT, J.C. (1989). — Hypolaïs polyglotte (*Hippolaïs polyglotta*) nicheuse en Corse. *Alauda*, 57 : 229-230.
- CODY, M.L. (1974). — *Competition and the Structure of Bird Communities*. Princeton University Press, Princeton.

- CODY, M.L. (1983). — The land birds in T.J. Case & M.L. Cody (eds.). *Island Biogeography in the Sea of Cortez* : 210-245. University of California Press, Berkeley.
- CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (eds.) (1975). — *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Masson.
- CONNELL, J.H. (1975). — Some mechanisms producing structure in natural communities in M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.) *Ecology and Evolution of Communities* : 460-490. Harvard University Press, Cambridge, Masson.
- EYBERT, M.C., CONSTANT, P. & LEFEUVRE, J.C. (à paraître). — Effects of changes in agricultural landscape on a breeding bird species living in the adjacent heathland (Linnet, *Acanthis cannabina* L.).
- FAIVRE, B. (1992). — *Coexistence et écologie de deux espèces jumelles d'Hippolais*. Thèse de doctorat. Université de Bourgogne.
- FAIVRE, B. & AUGER, P. (à paraître). — Competition and predation models applied to the case of sibling birds species of *Hippolais* in Burgundy. *Acta Biotheoretica*.
- FAIVRE, B. & FERRY, C. (1989). — La régression du Grand Contrefaisant (*Hippolais icterina*) en Bourgogne. *Actes du 5^e Colloque International d'Ornithologie, Aves* : 153-166.
- FERRY, C. (1962). — La zone de contact des deux Contrefaisants en Côte-d'Or. *Jean le Blanc*, 1 : 47-51.
- FERRY, C. (1965). — Etude d'une population d'*Hippolais polyglotta* à Dijon. *Alauda*, 33 : 177-205.
- FERRY, C. (1966). — Le statut du Grand Contrefaisant *Hippolais icterina* en Côte d'Or. *Jean-le-Blanc*, 5 : 58-76.
- FERRY, C. (1974). — Fécondité et réussite de la nidification chez le Grand Contrefaisant *Hippolais icterina* en allopatrie et en sympatrie avec le Petit *H. polyglotta*. *Jean-le-Blanc*, 13 : 1-9.
- FERRY, C. (1975). — Des fauvettes bilingues. *La Recherche*, 56 : 486-487.
- FERRY, C. (1980). — Le chant des Oiseaux, problèmes de compréhension entre les espèces. *Encyclopedia Universalis* : 323-326.
- FERRY, C. & DESCHAINTE, A. (1974). — Le chant signal interspécifique chez *Hippolais icterina* et *polyglotta*. *Alauda*, 42 : 289-312.
- GEORGE, T.L. (1987). — Greater land bird densities on island vs. mainland : relation to nest predation level. *Ecology*, 68 : 1393-1400.
- GILLER, P.S. (1984). — *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, New York.
- GNIELKA, R. (1975). — Brütstatistik zweier Populationen der Gelbspötters (*Hippolais icterina*). *Mitt. Ig. Avifauna D.D.R.*, 8 : 2-12.
- GUERMEUR, Y. & MONNAT, J.Y. (1980). — *Histoire et géographie des oiseaux nicheurs de Bretagne*. Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie. Direction à la Protection de la Nature.
- HENRY, C. (1979a). — *Ecologie d'une communauté de Passereaux paludicoles*. Thèse de doctorat. Université d'Orléans.
- HENRY, C. (1979b). — Le concept de niche écologique illustré par le cas de populations congénériques sympatriques du genre *Acrocephalus*. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 33 : 457-492.
- HOLT, R.D. (1984). — Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species. *Am. Nat.*, 124 : 377-406.
- HUTCHINSON, G.E. (1959). — Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals ? *Am. Nat.*, 93 : 145-159.
- JOUARD, H. (1935). — Sur la distribution en France des deux espèces d'Hypolaïs et sur quelques-uns des caractères propres à les faire distinguer sûrement. *Alauda*, 7 : 85-99.
- KREBS, J.R. (1971). — Territory and breeding density in the Great Tit *Parus major* L. *Ecology*, 52 : 2-22.
- LACK, D. (1971). — *Ecological Isolation in Birds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LOISELLE, B.A. & HOPPE, W.G. (1983). — Nest predation in insular and mainland lowland rainforest in Panama. *Condor*, 85 : 93-95.
- MAC ARTHUR, R.H. (1968). — The theory of the niche in R.C. Lewontin (ed.). *Population Biology and Evolution* : 159-176. Syracuse University Press, Syracuse.
- MAC ARTHUR, R.H. (1972). — *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- MAYFIELD, H. (1961). — Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bulletin*, 73 : 255-261.

- MAYFIELD, H. (1975). — Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin*, 87 : 456-466.
- MARTIN, T.E. (1987). — Artificial nest experiments : effects of nest appearance and type of predator. *Condor*, 89 : 925-928.
- NEWTON, I. (1972). — *Finches*. Collins, Glasgow.
- NICE, M.M. (1957). — Nesting success in altricial birds. *Auk*, 74 : 305-321.
- NILSSON, S.G. (1984). — The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds : the importance of nest predation and competition. *Ornis Scand.*, 15 : 167-175.
- NOLAN, V. (1963). — Reproductive success of birds in a deciduous shrub habitat. *Ecology*, 44 : 305-313.
- PAINÉ, R.T. (1966). — Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100 : 65-75.
- PIANKA, E.R. (1978). — *Evolutionary Ecology*. Second edition. Harper & Row, New York.
- PIMM, S.L. (1980). — Food web design and the effect of the species deletion. *Oikos*, 35 : 139-149.
- PIMM, S.L. (1984). — The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307 : 321-326.
- RIBAUT, J.P. (1964). — Dynamique d'une population de Merles noirs *Turdus merula* L. *Revue Suisse de Zoologie*, 71 : 815-902.
- RICKLEFS, R.E. (1969). — An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions in Zoology*, 9 : 1-48.
- ROUGHGARDEN, J. & FELDMAN, M. (1975). — Species packing and predation pressure. *Ecology*, 56 : 489-492.
- RUCNER, D. (1963). — Les limites orientales de l'aire de l'Hypolaïs polygote en Yougoslavie. *Alauda*, 31 : 256-261.
- RUCNER, D. (1967). — Über die Verbreitung des *Hippolais* Arten im Küstenland jugoslawien. *J. Orn.*, 108 : 71.
- SAINT-GIRONS, H. (1975). — Coexistence de *Vipera aspis* et *Vipera berus* en Loire-Atlantique : un problème de compétition interspécifique. *Rev. Ecol. (Terre Vie.)* 29 : 590-613.
- SKUTCH, A.F. (1967). — Adaptive limitation of the reproductive rate of birds. *Ibis*, 109 : 579-599.
- TERBORGH, J. & WESKE, J.S. (1975). — The role of competition in distribution of andean birds. *Ecology*, 56 : 562-576.
- WIENS, J.A. (1989). — *The Ecology of Bird Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILCOVE, D.S. (1985). — Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology*, 66 : 1211-1214.
- YEATMAN, L. (1976). — *Atlas des oiseaux nicheurs de France*. Ministère de la Qualité de la Vie et de l'Environnement. Société Ornithologique de France, Paris.