



**HAL**  
open science

# Analyse d'une zone de contact entre deux formes parapatricques : le cas des pouillots véloces *Phylloscopus c. collybita* et *P.c. brehmii*

Marc Salomon

## ► To cite this version:

Marc Salomon. Analyse d'une zone de contact entre deux formes parapatricques : le cas des pouillots véloces *Phylloscopus c. collybita* et *P.c. brehmii*. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1987, 42 (4), pp.377-420. <hal-03529449>

**HAL Id: hal-03529449**

**<https://hal.science/hal-03529449v1>**

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.



HAL Authorization

ANALYSE D'UNE ZONE DE CONTACT  
ENTRE DEUX FORMES PARAPATRIQUES :  
LE CAS DES POUILLOTS VÉLOCES  
*PHYLLOSCOPUS C. COLLYBITA* ET *P. C. BREHMII*

Marc SALOMON

*Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux),  
Museum National d'Histoire Naturelle, Paris\**

Deux formes du Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), que l'on identifie aisément sur le terrain par leurs vocalisations, nichent dans l'extrême Sud-Ouest de la France dans une région qui correspond en gros au département des Pyrénées-Atlantiques (Mayaud, 1943 ; Thielcke et Linsenmair, 1963 ; Salomon, 1982). Une partie des oiseaux appartient incontestablement à la sous-espèce nominale (*P. c. collybita*), les autres son référables à la « race ibérique » (*P. c. brehmii*).

Le Pouillot véloce « ibérique », qui habite une grande partie de la Péninsule ibérique, a été découvert par Homeyer (1871) au Portugal ; après lui, divers auteurs l'ont décrit et sommairement étudié, principalement en Espagne (Hartert, 1910 ; Lynes, 1914 ; Stenhouse, 1921 ; Witherby, 1928 ; Ticehurst et Whistler, 1928 ; Niethammer, 1963 ; Thielcke et Linsenmair, 1963 ; Thielcke *et al.*, 1978 ; Becker *et al.*, 1980 ; les divers articles ont été résumés *in* Salomon, 1982).

Les divers chants et cris de cette forme sont si différents de ceux de la race nominale que l'on pourrait suspecter l'existence de mécanismes d'isolement de type barrière éthologique. Nous avons donc entrepris une étude de terrain pour analyser les caractéristiques éco-éthologiques de chacune des formes dans la zone de contact, afin de tester cette hypothèse et de définir le statut taxinomique de *brehmii* fort controversé par les systématiciens morphologistes (entre autres Vaurie, 1959).

Tout au long de cet article, nous appellerons la race nominale Pouillot véloce européen et la forme *brehmii* Pouillot véloce ibérique ; nous justifions cette dénomination par le fait que la race nominale est partout présente en Europe centrale, occidentale et méridionale, y compris dans la Péninsule ibérique, alors que *brehmii* n'a été trouvé qu'en Espagne, au Portugal et dans l'extrême Sud-Ouest de la France.

Une bonne connaissance de la répartition des formes est fondamentale pour évaluer le niveau d'une éventuelle spéciation. Il s'agit en effet, à notre sens, de déterminer à quel stade se placent les pouillots véloces ibériques sur l'échelle des divergences par rapport à la race nominale.

---

\* Adresse : 55, rue Buffon, 75005 Paris (France).

## IDENTIFICATION DES DEUX FORMES DE POUILLOTS VÉLOCES

Une étude est en cours, où Erard et moi-même tentons sur des spécimens de caractériser morphologiquement *brehmii* par rapport à la race nominale. Pour l'instant, le seul critère sûr est d'ordre bioacoustique. Parmi les chants, on peut distinguer le chant de proclamation territoriale, le chant de combat et le chant de formation ou/et de maintien de couples ; les cris peuvent être classés en quatre groupes : cris usuels (émis à toute occasion : alarme, formation de couples, contact social), cris « introductifs » (émis très souvent avant les chants), cris agonistiques (émis au comble de l'excitation dans des situations agressives) et cris de jeunes. Nous avons souligné les vocalisations qui séparent très bien *collybita* de *brehmii*, que nous présentons sur les figures 1 et 2 ; en plus de chants et cris des formes pures, il en existe qui paraissent « intermédiaires » à l'oreille, soit parce qu'ils ont un timbre intermédiaire, soit parce qu'ils représentent un mélange de structures sonores appartenant à une forme ou à l'autre : d'où le nom allemand de *Mischsänger* (Thielcke et Linsenmair, 1963). D'autre part, les femelles sont déterminables par les cris. Quel que soit leur sexe, nous pouvons déjà classer les oiseaux en trois catégories : européens, ibériques ou *Mischsänger*, en considérant comme européens et ibériques les oiseaux dont les vocalisations ne prêtent à aucune confusion à l'oreille.

### LES AIRES DE CONTACT ENTRE DEUX FORMES AFFINES ET LEUR INTERPRÉTATION D'UN POINT DE VUE D'ÉVOLUTION. LEUR DESCRIPTION

Nous sommes dans la situation où deux formes affines *Phylloscopus c. collybita* et *P. c. brehmii* sont exclusives sur une aire très vaste, et sympatriques sur une aire restreinte. Pour connaître la nature de leur séparation et le fait évolutif que représente leur divergence, nous avons traité un grand nombre de pointages et d'observations de pouillots véloces, identifiés comme appartenant à l'une des deux formes ou comme intermédiaires, aussi bien en allopatrie qu'en sympatrie.

Des situations analogues, où deux formes affines A et B sont exclusives sur une aire très vaste, avec ou non, une zone de sympatrie plus ou moins étroite entre les aires d'allopatrie, sont fréquentes dans la littérature scientifique. Nous nous limiterons aux articles qui parlent des vertébrés homéothermes, à cause de l'analogie profonde de leur biologie.

Divers cas de figures peuvent se présenter : l'absence de sympatrie entre A et B (cas 1), la présence d'une zone de transition sur une distance importante entre les aires d'allopatrie de A et de B (cas 2), et une situation intermédiaire (1) où la zone de sympatrie est étroite (parfois confinée en une bande dont la largeur est négligeable par rapport aux aires d'allopatrie) (cas 3).

Dans le cas 1, les exemples sont nombreux (cf. Keast, 1961 ; Schuchmann, 1980 ; Johnson, 1980).

---

(1) On dira alors que A et B sont des formes parapatriques (Smith, 1965). Le cas 3 est, d'après de nombreux auteurs, le résultat d'un contact secondaire de deux groupes de populations séparés au Pléistocène par des barrières géographiques.

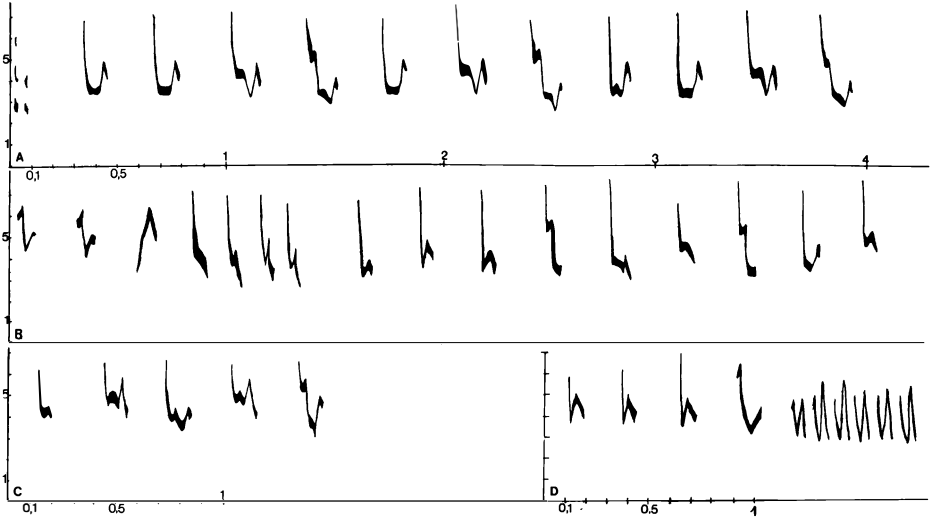


Figure 1. — Sonogrammes des chants de proclamation territoriale. A : Pouillot véloce européen ; B : Pouillot véloce au chant intermédiaire ; C et D : Pouillot véloce ibérique.

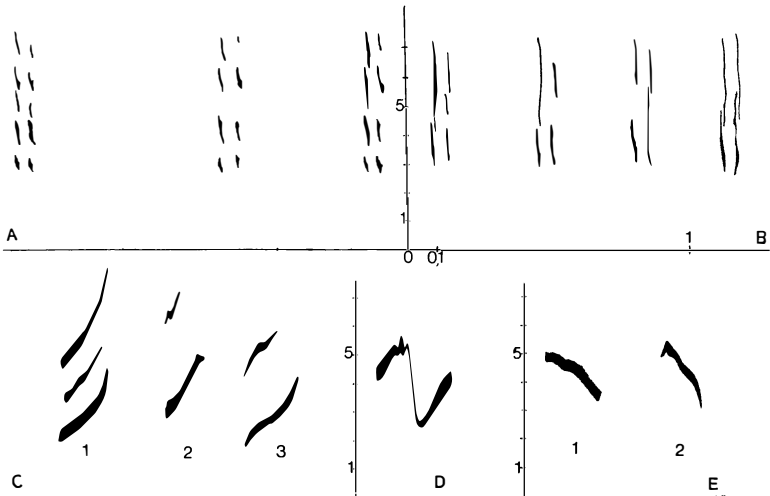


Figure 2. — Sonogrammes des cris d'introduction et cris usuel. a. Cris introductifs : A : Pouillot véloce européen ; B : Pouillot véloce ibérique. b. Cris usuels : C : Pouillot véloce européen ; D : Pouillot véloce au chant intermédiaire ; E : Pouillot véloce ibérique.

Dans le cas 2, A et B s'hybrident relativement fréquemment avec pour conséquence, au bout d'un grand nombre de générations, une variation clinale (cf. p. ex. Bowen, 1952 ; Ford, 1979 ; Barton, 1982 et Hafner, 1982). Parfois, l'hybridation est fréquente dans une aire limitée de la zone de transition et négligeable ailleurs (cf. Sibley et Short, 1964 ; Anderson, 1971 ; Corbin et Sibley, 1977). Cette hybridation peut être rare et localisée (cf. Emlen *et al.*, 1975). Enfin, on trouve des situations où l'hybridation est négligeable, voire inexistante, avec toutefois un changement graduel, causé non pas par le croisement entre les formes, mais par une convergence adaptative (cf. Rohwer, 1973 ; Lanyon, 1956 ; Woinarski *et al.*, 1983).

Dans le cas 3, certains vertébrés supérieurs s'hybrident abondamment dans leur zone de contact (cf. Meise, 1928 ; Burton *et al.*, 1976 ; Clancey, 1977 ; Prigogine, 1980 ; Schifferli et Schifferli, 1980 ; Hershkovitz, 1982 ; Prigogine et Louette, 1983 ; Ford, 1985 ; Baker et Thompson, 1985).

D'autres s'hybrident rarement ou pas du tout (cf. Dilger, 1956a et b ; Selander et Giller, 1961 ; Raitt et Hardy, 1970 ; Ferry, 1975 et 1977 ; Britton et Britton, 1978 ; Lundberg, 1980 ; Capanna et Corti, 1982 ; Connor, 1983 ; Prigogine et Louette, 1983 ; Ford, 1983).

Enfin, toujours dans le troisième cas de figure, certaines formes s'hybrident librement dans une partie de la zone de contact, et pas dans une autre (cf. Hardy et Dickerman, 1965) ; ailleurs, une hybridation limitée entre A et B est observée (cf. Howell, 1952 ; Johnson et Zink, 1983 ; Johnson et Johnson, 1985, et le présent article).

Nous inspirant essentiellement des travaux de Huxley (1938, 1939, 1942), Huxley *et al.* (1954), de Mayr (1942, 1948, 1959, 1963 et 1974), d'Howell (1952), de Sibley (1957), de Endler (1973, 1977) et de Bush (1975), nous proposons une méthodologie nouvelle qui nécessite une très bonne connaissance de l'aire étudiée, un traitement objectif des données cartographiées et enfin des descripteurs précis des aires de contact qui rendent compte des phénomènes évolutifs observés.

## 1. TRÈS BONNE CONNAISSANCE DE L'AIRE ÉTUDIÉE

Il faut pointer un grand nombre de lieux où les oiseaux des formes étudiées ont été trouvés (ces lieux doivent couvrir toute la zone d'étude) ; les pointages doivent être bien randomisés dans l'espace, afin d'éviter les biais systématiques de prospection ; il est nécessaire de savoir comment une forme laisse la place à l'autre, et de connaître la répartition et la quantité d'hybrides possibles en zone de sympatrie.

Ces trois points conduisent à une bonne connaissance des oiseaux dans l'aire de sympatrie et les zones d'allopatricité limitrophes. En les respectant, on évite un écueil redoutable : tirer, à partir de phénomènes anecdotiques, des lois générales qui ne sont pas globalement vérifiées.

## 2. TRAITEMENT OBJECTIF DES DONNÉES CARTOGRAPHIÉES

Les unités de traitement de pointages doivent être des petites régions de même surface. Ces aires doivent être suffisamment grandes pour que l'on puisse tirer une inférence statistique plus ou moins forte sur elles. Mais elles doivent être assez petites pour que l'analyse cartographique soit assez fine.

### 3. BONS DESCRIPTEURS DE LA ZONE DE CONTACT

Il s'agit non seulement de mettre en évidence une aire de contact ; mais d'analyser divers paramètres.

- a. La largeur de la zone d'hybridation (2).
- b. La gradualité du passage de la zone d'allopatrie d'une forme à celle de l'autre.
- c. Le degré d'homogamie, stricte ou partielle, entre partenaires sexuels. Il s'agit de déterminer si la formation des couples s'effectue indépendamment de la forme, ou au contraire si le choix du partenaire sexuel est lié à l'appartenance à une forme donnée.
- d. L'absence d'hybridation ou son existence, selon qu'elle sera fréquente, occasionnelle ou rare.

### CADRE GÉNÉRAL DE L'ÉTUDE

Avant d'aborder les techniques cartographiques proprement dites développées dans la zone d'étude, il est bon d'effectuer une synthèse succincte de ce que l'on sait sur la répartition de *Phylloscopus collybita brehmii*, et de son contact avec *P. c. collybita* dans la Péninsule Ibérique.

La délimitation précise de cette aire est encore peu connue. En cumulant les données éparées trouvées dans la littérature scientifique avec les nôtres (Bernis, 1945 et 1962 ; Niethammer, 1963 ; Muntaner *et al.*, 1984 ; Purroy *in litt.*), nous obtenons la carte de la figure 3A. Celle-ci n'est toutefois pas très précise, d'abord par le nombre très faible des pointages sur une zone extrêmement vaste, ensuite parce qu'elle est le fruit d'observations de divers auteurs qui n'ont pas obligatoirement adopté les mêmes critères d'identification et qui, en général, n'ont ni présenté de sonogrammes, ni étudié de manière détaillée la biologie de l'animal.

Une zone est grossièrement circonscrite, où des prospections beaucoup plus minutieuses doivent être faites pour une véritable connaissance de la zone de contact entre *P. c. collybita* et *P. c. brehmii* dans son intégralité.

### CADRE DE L'ÉTUDE : TECHNIQUE CARTOGRAPHIQUE

La zone d'étude se situe dans l'extrême Sud-Ouest de la France et régions voisines de l'Espagne : Sud des Landes, Pyrénées-Atlantiques, Nord de la province espagnole de Navarre (Fig. 3B). Nous y avons pointé 1 438 pouillots véloces lors de huit séjours (3). Pour cette cartographie, nous avons utilisé une trame comprenant 195 carrés de 10 × 10 km : ce sont les localités, numérotées

---

(2) Nous appelons hybridation tout croisement entre deux populations dont on n'a pas mis en évidence la conspécificité. Pour la commodité de l'exposé, nous qualifierons d'« hybride » le produit du croisement entre *collybita* et *brehmii*.

(3) 8 au 17 mai, 7 au 16 juin, 9 au 22 juillet 1982 ; 31 avril au 9 mai, 21 mai au 30 mai, 14 au 24 juin 1983 ; 22 mars au 8 août 1984 ; 13 avril au 9 juillet 1985.



de 1 à 195. Chaque localité est elle-même subdivisée en 4 carrés de 5 × 5 km : ce sont les secteurs, numérotés de 1 à 4, dans l'ordre respectif Nord-Ouest, Nord-Est, Sud-Ouest, Sud-Est (Fig. 4A).

L'unité géographique de prospection la plus petite est la station. On y dénombre les pouillots véloces des trois formes, qui sont en grande probabilité nicheurs : soit des individus pointés entre le 1<sup>er</sup> mai et le 15 juillet, soit des oiseaux localisés avant ou après cette période et dont les comportements les désignent comme nicheurs (fidélité à un canton ; proximité continue d'un partenaire sexuel ; nourrissage de jeunes). On cumule les effectifs sur un secteur ou une localité selon le problème choisi. On ne s'intéresse pas aux effectifs absolus, mais aux proportions relatives par secteur car nous n'effectuons pas un recensement, mais un sondage.

Les effectifs d'oiseaux de 1982 et 1983 sont faibles, répartis respectivement en 46 stations, 24 secteurs et 23 localités d'une part, et 49 stations, 23 secteurs et 15 localités de l'autre. Mais les données de pouillots véloces de ces années ne contredisent pas celle beaucoup plus fournie, de 1984 (Fig. 4B, C et D).

Dans certaines stations systématiquement prospectées, chaque année entre 1982 et 1984, on trouve les mêmes proportions des formes. Il s'agit de stations où les formes étaient sympatriques (bois de Mixe (67 ; 1 et 2) (4), col d'Osquich (102 ; 3) et forêt des Arbailles (119 ; 4 et 120 ; 3) ; ou au contraire de stations habitées par des populations uniquement européennes (Bois de Goès (105 ; 4 et 106 ; 3), forêt de Bugangue (122 ; 3) et environ de Navarrenx (87 ; 4)), ou uniquement ibériques (bois d'Ustaritz (64 ; 4) et Labastide-Clairence (66 ; 2 et 4)).

---

(4) Les nombres entre parenthèses caractérisent une station ; le premier nombre est la localité ; le second et éventuellement d'autres le ou les secteur(s).

---

La trame lâche représente le niveau altitudinal entre 1 000 et 1 500 m ; la trame dense symbolise les altitudes supérieures à 1 500 m. D'Ouest en Est, les pics principaux, représentés par des triangles, sont le Pic d'Orhy (1), le Pic d'Anie (2), le Pic du Midi d'Ossau (3) et le Pic de Vignemale (4), respectivement de 2 016 m, 2 504 m, 2 885 m et 3 298 m d'altitude.

Les numéros correspondent à des lieux mentionnés dans le présent article.

1. Bois de Mixe.
2. Col d'Osquich.
3. Bois d'Ostabat.
4. Forêt des Arbailles.
5. Bois de Goès.
6. Forêt de Buguange.
7. Bois de Navarrenx.
8. Bois d'Ustaritz.
9. Labastide-Clairence.
10. Saint-Esteben.
11. Arraute-Charritte.
12. Vallée de la Béhobie.

Dans toutes les cartes qualitatives de répartition des Pouillots véloces étudiés (Sous-Fig. 4B, 4C, 4D, 5A, 5B, 5C, 6A, 6B), pour caractériser la ou les formes trouvées dans un lieu donné, nous avons employé les symboles suivants.

- *brahmii* ,            ⊕ *brahmii* & "Mischsänger" ,  
 + "Mischsänger" ,    + *collybita* & "Mischsänger" ,  
 • *collybita* ,            ⊖ *brahmii* & *collybita* .  
                                  ⊕ *brahmii*, *collybita* & "Mischsänger"

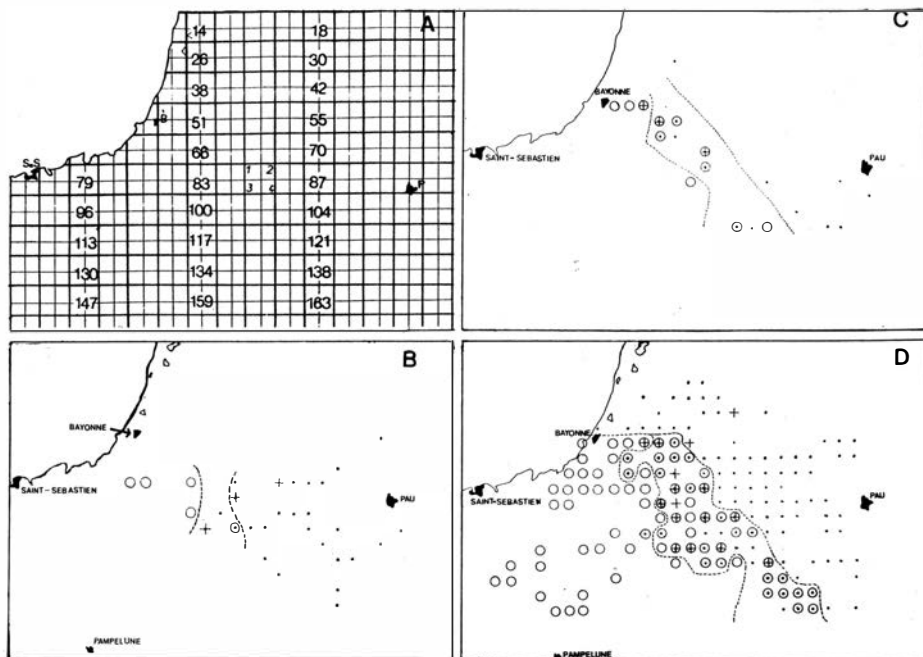


Figure 4. — Analyse cartographique qualitative.

A : Trame de l'analyse. Les grands carrés, aux côtés plus gras, sont les localités (10 × 10 km). Ces surfaces sont subdivisées en quatre petits carrés, les secteurs (5 × 5 km). Pour toutes les cartes qualitatives construites strictement à partir de nos données personnelles (Fig. 4B, 4C, 4D, 5C, 6A et 4B), les symbolismes utilisés représentent un résultat sur tout un secteur. Pour les autres cartes qualitatives (Fig. 3A, 5A et 5B), les résultats sont stationnels.

B : Notre carte en 1982.  
 C : Notre carte en 1983.  
 D : Notre carte en 1984.

En 1985, on observe un changement. Le bois de Mixe, le col d'Osquich et la forêt des Arbailles sont quasi-exclusivement peuplés de pouillots véloces de la race nominale ; en revanche, dans le bois d'Ustaritz et à Labastide-Clairence, on rencontre les formes *collybita*, *brehmii* et des « Mischsänger » dans des proportions non négligeables l'une par rapport à l'autre (respectivement 23 %, 67 % et 10 % dans la première station, et 43 %, 38,5 % et 28,5 % dans la seconde).

En outre, des changements se sont opérés entre 1984 et 1985 au bois d'Ostabat (102 ; 1). Ce massif forestier (5) abritait en 1984 des pouillots véloces européens et ibériques : autant de mâles chanteurs d'une forme que de l'autre.

Toutes les femelles repérées étaient de la forme *collybita*. Sur les pentes du col d'Ipharlatzé qui domine cet ensemble, nous n'avions pas observé de pouillots véloces nicheurs. En revanche, en 1985, la situation était très différente.

(5) Il s'agit d'un ensemble boisé très dégradé, composé d'une mosaïque de taillis sous futaie de chênes pédonculés et de chênes des marais, et de landes atlantiques plantées de chêne tauzin.

Nous n'avions qu'une faible minorité de pouillots véloces ibériques (moins de 10 %), une présence nettement plus importante d'individus au chant intermédiaire (27 %) et une majorité écrasante d'individus de la race nominale. A l'inverse de 1984, des pouillots véloces des deux sexes, relativement abondants, tous ibériques, nichaient sur les pentes du col d'Ipharlatzé.

Nous avons donc observé localement des redistributions d'oiseaux faisant *à priori* suspecter une diminution des populations ibériques accompagnée d'une extension de la race nominale, et d'une augmentation des individus à chants intermédiaires.

Le problème se posait donc de savoir si les variations locales observées en 1985 affectaient profondément ou non l'image de la zone de contact entre les deux formes établie de 1982 à 1984 (6). En d'autres termes, avions-nous le droit de regrouper toutes nos données de 1982 à 1985, ou devons-nous traiter à part celles de 1985 ?

Nous avons cherché à déterminer par un test statistique non paramétrique, le test de Friedman (Conover, 1971), si l'on observait effectivement entre 1982-1984 et 1985 une transformation dans les distributions par secteur. 58 de ces unités géographiques ont été visitées pendant ces deux périodes. Elles sont situées dans ou à proximité de la zone de sympatrie ; la densité des pouillots véloces y est forte. Nous n'avons trouvé aucune différence significative, obtenant pour les trois formes des valeurs inférieures à la valeur limite correspondant au seuil 5 % ( $\chi^2 = 91,95$  à 57 ddl ; la statistique T de Friedman — qui suit une loi du  $\chi^2$  — valant pour *collybita*, *brehmii*, et « Mischsänger » respectivement 19,39 ; 2,362 et 0,1). La conclusion de ces remarques est double :

1) Il faut se méfier des données brutes de terrain, une redistribution locale des formes pouvant conduire à une vision erronée de la dynamique de certaines populations.

2) On pourra effectuer les analyses cartographiques en cumulant les données.

## ANALYSE CARTOGRAPHIQUE QUALITATIVE

On définit deux types de secteurs :

— Le secteur de sympatrie qualitative, caractérisé par la présence d'au moins un pouillot véloce européen *et* un pouillot véloce ibérique.

— Le secteur d'allopatrie qualitative, que l'on définira comme un secteur ne répondant pas à la précédente définition.

Nous appellerons zone de sympatrie qualitative l'ensemble des secteurs de sympatrie qualitative. Si une zone, composée de secteurs de sympatrie qualitative adjacents (7), inclut néanmoins des secteurs d'allopatrie qualitative, ceux-ci feront partie de cette zone de sympatrie qualitative si :

— Le nombre de ces secteurs d'allopatrie est suffisamment faible (8).

— L'effectif des pouillots de ces secteurs est petit.

---

(6) Pour une comparaison entre la répartition des formes entre 1982-1984 et 1985, cf. figure 6A et B.

(7) Nous dénommerons alors ce type de zone de sympatrie zone de sympatrie contiguë.

(8) Dans ce cas, l'absence de la deuxième forme peut être le résultat d'une fluctuation aléatoire inhérent à tout sondage.

Sinon, l'ensemble constitué soit par un secteur de ce type, soit par des secteurs adjacents de cette catégorie sera appelé une enclave d'alopatrie qualitative dans la zone de sympatrie qualitative. Un raisonnement analogue s'applique aux secteurs de sympatrie qualitative isolés en zone d'alopatrie : ils seront inclus dans la zone d'alopatrie ou bien constitueront des enclaves de sympatrie qualitative dans la zone d'alopatrie qualitative.

En cas de présence d'une forme en zone d'alopatrie de l'autre, plusieurs questions se posent. Cette forme niche-t-elle dans le secteur ? Si oui, s'agit-il de nicheurs réguliers d'une année sur l'autre ? Ou, au contraire, au restant d'une population qui a jadis niché régulièrement, ou bien à des tentatives de colonisation ? Ou encore l'apparition de ces oiseaux est-elle purement accidentelle ? (9).

Nous ne tenons pas compte des pouillots véloces au chant intermédiaire dans cette définition. Un « *Mischsänger* » peut donc se situer en secteur de sympatrie qualitative, ou en secteur d'alopatrie qualitative. Ce type d'analyse a l'avantage de situer grossièrement la zone de sympatrie, et les zones d'alopatrie européenne et ibérique. En outre, il met déjà en évidence une grande complémentarité des trois zones définies plus haut au niveau de l'aire prospectée. Une étude de ce type reste à faire en Espagne sur toute la zone de contact. Mais il est frappant que cette complémentarité, ainsi qu'une remarquable étroitesse de la zone de sympatrie qualitative (10) soit si évidente dans une analyse où le critère de présence/absence est seul pris en compte.

La proportion relative des individus des deux formes dans chaque secteur et l'évolution de la composition raciale, par secteur, entre les deux zones d'alopatrie, n'interviennent pas dans l'analyse jusqu'à présent. Mais l'analyse cartographique, faite sur un grand nombre d'années, réduit la zone d'alopatrie et gonfle la zone de sympatrie qui est encore définie de façon grossière.

En effet, seront incluses dans la zone de sympatrie qualitative des sous-zones où les deux formes sont significativement présentes, mais aussi des secteurs où l'une des deux formes se rencontre accidentellement. Par contre, dans la zone d'alopatrie qualitative, nous ne trouverons que des secteurs où l'autre forme est absente, par la définition même de la zone d'alopatrie qualitative qui fluctue ainsi d'une année sur l'autre.

Il y a certes dans la zone d'alopatrie qualitative des secteurs où l'absence observée de l'autre forme est imputable à la fluctuation aléatoire inhérente à tout sondage. Mais le nombre de ces secteurs devient négligeable quand on définit une zone d'alopatrie qualitative sur des données cumulées pendant un grand nombre d'années.

Il est nécessaire, pour avoir une image objective de la sympatrie et de l'alopatrie, de faire une étude intégrant les proportions par secteur, que nous appellerons *étude cartographique quantitative* ; mais déjà, le cartographie qualitative va lui servir de cadre.

Les résultats de l'analyse cartographique qualitative des pouillots véloces de l'aire étudiée sont présentés sous forme d'une carte (Fig. 5C).

---

(9) Un exemple extrême de ce cas a été la présence de pouillots véloces ibériques très loin de la zone de contact (Région parisienne ; Belgique ; Pays-Bas).

(10) Elle est de l'ordre de 25 km. Or cette zone de sympatrie qualitative inclut la zone de contact « vraie », une zone de sympatrie où une forme domine largement l'autre et des secteurs où la deuxième forme se rencontre de façon fortuite (ces dernières relevant donc de la zone d'alopatrie). La largeur de la véritable zone de contact est donc très réduite.



lière, inconvéniént que nous avons pallié en introduisant un facteur systématique, le secteur ; nous avons prospecté 205 de ces unités géographiques de la façon la plus méthodique possible.

Il nous a semblé que la prospection des habitats effectuée par Mayaud était plus randomisée dans l'espace que celle de Thielcke et Linsenmair ; et il est intéressant de retrouver une certaine concordance, à quarante années d'intervalle, entre sa distribution des pouillots véloces ibériques et la nôtre.

## ANALYSE CARTOGRAPHIQUE QUANTITATIVE

Elle permet d'affiner la description de la répartition des formes étudiées ; et surtout de comprendre comment on passe d'une forme à l'autre et d'envisager, à long terme, ce qui les sépare. Dans cette nouvelle analyse, ce n'est plus la présence ou l'absence d'une forme qui détermine un secteur mais le pourcentage relatif des formes.

Théoriquement, on peut définir un secteur d'allopatrie d'une forme par l'absence (0 %) de l'autre forme. En conclusion de cette remarque, un secteur d'allopatrie de la forme européenne, par exemple, sera représenté par un des cas suivants :

- un secteur contenant 100 % de pouillots véloces européens,
- un secteur avec moins de 1 % de pouillots véloces ibériques.

Tout secteur ne répondant pas à cette définition sera appelé secteur de sympatrie.

Au chapitre précédent, nous avons délimité les zones de sympatrie et d'allopatrie. Nous avons aussi posé la problématique relative à des secteurs isolés dans une zone d'une autre nature quant à l'allopatrie ou la sympatrie. Nous reprenons en cartographie quantitative ces notions telles qu'elles ont été définies en cartographie qualitative.

Dans un premier temps, nous évaluerons la *zone de sympatrie centrale* (ou *zone de contact « vraie »*) et la zone de sympatrie périphérique assurant la transition avec la zone d'allopatrie. Dans un deuxième temps, nous analyserons des transects afin de comprendre comment la forme ibérique laisse la place à la race nominale, en fonction de lieux géographiques alignés selon une certaine orientation.

Nous évaluerons la largeur de la zone de sympatrie et situerons les couples, homogames et hétérogames, dans chacune des trois zones. S'il y a des couples hétérogames dans la zone de sympatrie, celle-ci sera une zone d'hybridation pouvant être, au vu des observations, soit une zone d'intergradation, soit une zone d'introggression avec présence locale ou non d'hybrides.

La largeur de cette zone, son aspect, la quantité et le type d'hétérogamie, la répartition des « races » et des couples de divers assortiments nous donneront une bonne base de discussion sur le statut de *brehmii*.

### 1. DÉTERMINATION DE LA ZONE DE CONTACT 50 %-50 %

Dans un premier temps, on inclut dans la zone d'allopatrie d'une forme tous les secteurs de la zone de sympatrie qualitative contenant plus de 99 % de cette forme. Dans notre cas, il n'y en a pas. Zone de sympatrie qualitative et zone de sympatrie réelle sont confondues.

Il est intéressant de déterminer la zone où les pouillots véloce européens et ibériques se rencontrent en nombre égal, car il s'agit là du « front » réel entre les aires de répartition. On la déterminera statistiquement par l'ensemble des secteurs où l'hypothèse  $H_0 : p_1 = p_2 = 0,5$  est retenue plutôt que l'hypothèse  $H_1 : p_1 \neq 0,5$  ou  $p_2 \neq 0,5$  ;  $p_1$  et  $p_2$  représentant les proportions théoriques de *P. c. collybita* et de *P. c. brehmii* parmi les oiseaux de « races » pures.

Les secteurs rejetés par un test binominal au seuil 5 % feront par définition partie de la zone de sympatrie périphérique ; les autres feront partie de la zone de sympatrie centrale par défaut.

Le résultat de l'analyse est présenté sous la forme d'une carte (Fig. 6C).

Un bon nombre de secteurs sont retenus comme des secteurs de sympatrie par défaut, à cause de leur effectif trop faible: Il s'agit souvent de secteurs bien prospectés mais où la densité des pouillots véloce est faible.

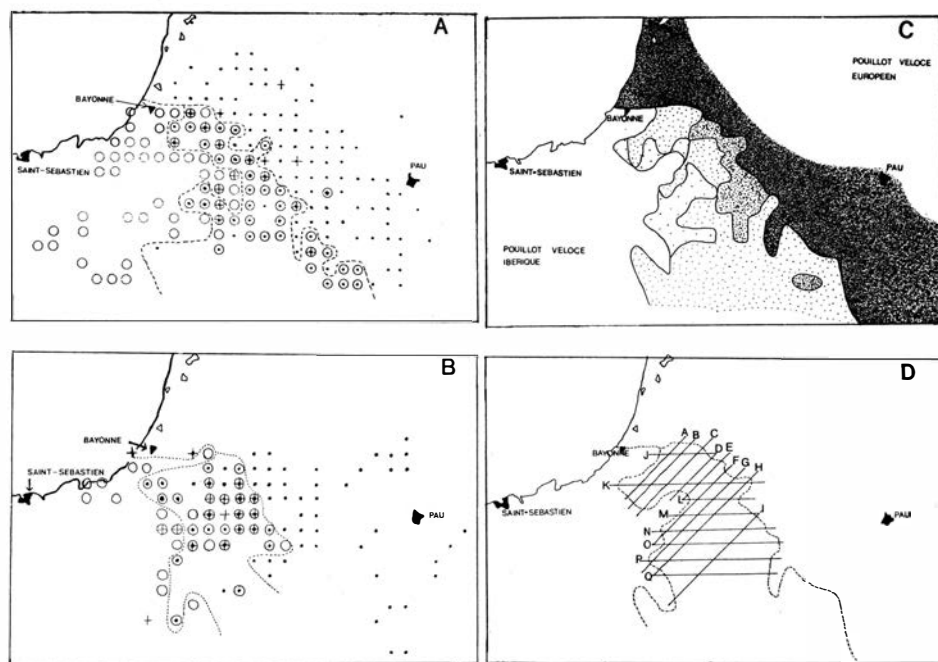


Figure 6.

A et B : Fin de l'analyse cartographique qualitative. Comparaison des années 1984 (A) et 1985 (B).  
 C : Analyse cartographique quantitative. La surface blanche représente la zone d'allopatrie de *brehmii*, la surface très foncée (qui en fait doit couvrir le reste de la carte en direction du Nord et de l'Est), celle de *collybita*. Les zones de sympatrie sont représentées par les trames suivantes.

- Zone de sympatrie à *brehmii* dominant
- Zone de sympatrie 50%-50%
- Zone de sympatrie à *collybita* dominant

D : Zone d'étude et T.S.T. (Tronçon de transect coupant la zone de sympatrie augmenté à chaque extrémité du secteur d'allopatrie adjacent. Les T.S.T. sont qualifiés d'une lettre (A à Q). Sur chacun d'eux, on a étudié la progression des deux formes et des « Mischsänger » d'une zone d'allopatrie à l'autre (cf. Fig. 7).

## 2. TRANSECTS : PASSAGE D'UNE ZONE D'ALLOPATRIE À L'AUTRE

Au préalable, nous sommes obligés de tenir un raisonnement théorique mathématique avant d'aborder le problème biologique que constitue le profil du transect, et ses conséquences sur le statut taxinomique de *brehmii*, but du présent paragraphe.

### 2.1. Indicateur de la variation clinale : le transect

A cause de l'hétérogénéité du milieu, nous n'avons pu déterminer les transects sur le terrain, mais seulement *a posteriori* à partir de la trame des secteurs. En raison du caractère curvilinéaire de la zone de contact, deux directions permettent de construire les transects d'une zone d'allopatrie à l'autre : du Sud-Ouest au Nord-Est et d'Ouest en Est. Les transects sélectionnés sont ceux qui sont les plus proches des perpendiculaires aux tangentes des limites de la zone de sympatrie.

Le but étant de tester l'existence d'une intergradation, deux types de variations sont envisageables en sympatrie :

1. L'évolution de la composition « raciale » des secteurs.
2. La présence ou non d'une cline des vocalisations.

Nous ne nous intéressons dans le présent article qu'au premier point ; le second sera abordé ultérieurement dans l'étude approfondie des chants et des cris.

L'analyse qui suit constitue un cadre méthodologique pour ce type d'étude. Nous appellerons tronçon sympatrique d'un transect (T.S.T.) le segment d'un transect traversant la zone de sympatrie, augmenté des deux secteurs du transect (un de chaque côté) appartenant encore à la zone d'allopatrie, mais contigus à la zone de sympatrie (Fig. 6D).

Soit  $n$  le nombre de secteurs composant le T.S.T. Le secteur 1 sera le dernier secteur d'allopatrie ibérique et le secteur  $n$  le premier secteur d'allopatrie européenne. Si  $n$  est impair, on appellera

secteur central le secteur  $\frac{n+1}{2}$ . Si au contraire  $n$  est pair, on définira les deux secteurs centraux

comme les secteurs  $\frac{n}{2}$  et  $\frac{n+2}{2}$ .

En général, il y a intergradation d'une forme à l'autre lorsque dans la zone de sympatrie, on observe conjointement une progression « régulière » de 0 % à 100 % d'une forme, de 100 % à 0 % de l'autre forme et la présence d'« hybrides » dont les proportions sont théoriquement prévisibles par la génétique des populations.

Ces valeurs déterminées, on fera correspondre à chaque secteur  $k$  d'un T.S.T. le vecteur  $(p(k), q(k), r(k))$  où  $p(k)$  est la proportion de *collybita*,  $q(k)$  celle de *brehmii* et  $r(k)$  celle des « Mischlinge ».

Il s'agit maintenant de trouver un modèle qui, sous l'hypothèse de l'intergradation entre *brehmii* et *collybita* nous donnera, pour le secteur d'un T.S.T. donné, les proportions théoriques de nos deux formes et de leur croisement.

C'est à partir d'un modèle que l'on pourra ou non rejeter l'hypothèse d'une intergradation entre *brehmii* et *collybita*, en comparant les valeurs théoriques du modèle avec les valeurs observées dans la nature.

### 2.2. Hypothèses du modèle. Justification et discussion

Tout modèle mathématique est construit sur des hypothèses vraisemblables dont certaines ont une grande probabilité et d'autres l'avantage de rendre le modèle simple. Il est affiné en testant les hypothèses ; si celles-ci sont fausses ou pèchent par simplisme, on les remplace par d'autres plus réalistes ; mais le modèle devient alors plus complexe.

Quinze hypothèses seront posées. La plupart sont indispensables pour que notre modèle soit vérifié ; d'autres, naturelles, ne gênent pas la bonne marche du modèle et sont souvent vérifiées pour d'autres espèces proches de celle étudiée.

- a) Hypothèses qui — réunies — définissent une progression de la composition raciale explicable par une absence totale d'isolement sexuel.

Ce sont ces hypothèses que l'on testera à l'aide du modèle. Plus on s'éloigne de ces conditions, plus on est amené à rejeter la conspécificité.

$H_1$  : *panmixie*. Les couples se forment au hasard entre les formes en présence. Il n'y a pas choix du partenaire sexuel en fonction de son appartenance à une forme ou à une autre. En bref, si les pourcentages respectifs des formes *collybita*, *brehmii* et « Mischsänger » sont p, q et r, les fréquences des couples européen-européen, ibérique-ibérique, européen-ibérique, hybride-hybride, hybrique-européen et hybride-ibérique sont respectivement, par secteur :  $p^2$ ,  $q^2$ ,  $2pq$ ,  $r^2$ ,  $2pr$  et  $2qr$ .

$H_2$  : Tout couple, homogame ou hétérogame, a la même production de jeunes (c'est à dire que les couples mixtes ou dont un des partenaires est un hybride ne donnent pas moins de jeunes que les couples homogames, en moyenne).

$H_3$  : Taux de survie annuel identique chez les jeunes de formes pures et chez les hybrides.

$H_4$  : Taux de reproducteurs identique chez les hybrides et les formes pures.

b) Hypothèses qui se vérifient chez un bon nombre d'oiseaux passériformes quand une espèce est démographiquement saine et très commune.

$H_5$  : La population est de grande taille (condition très proche de l'effectif infini).

$H_6$  : Il y a autant de mâles que de femelles (sex-ratio = 1).

$H_7$  : Les jeunes de l'année  $\alpha$  sont aptes à se reproduire l'année  $\alpha + 1$ .

$H_8$  : Le taux annuel de survie des jeunes est inférieur à celui des adultes (Lack, 1946 ; Lebreton, 1981a).

c) Hypothèses justifiées par le maintien d'un statu-quo spatial entre *brehmii* et *collybita*, conséquence directe de la stabilité globale de l'abondance relative de chaque race.

$H_9$  : taux de survie moyen annuel identique chez les pouillots véloces européens, ibériques et « Mischsänger », constant d'une génération sur l'autre.

$H_{10}$  : pourcentage de reproducteurs identique quelque soit le sexe, quelque soit la forme à laquelle il appartient.

d) Hypothèses provisoires admises pour l'instant parce que ce sont les hypothèses les plus simples, mais qui seront soumises à d'éventuelles corrections lors d'études ultérieures (principe de parcimonie).

$H_{11}$  : Les « Mischsänger » sont les hybrides, le chant de proclamation territoriale et les cris, critères de détermination, étant innés.

$H_{12}$  : Les jeunes reviennent nicher près de leur lieu de naissance.

$H_{13}$  : Le pourcentage des oiseaux qui se reproduisent est constant d'une année à l'autre.

e) Hypothèse sur le mode de transmission de la part génétique du caractère « vocalisation ».

$H_{14}$  : A l'origine. ( $\alpha = -1$ ), les pouillots européens et ibériques étaient isolés entre eux. Ils rentrent en contact en  $\alpha = 0$  où p et q représentent respectivement les proportions de *brehmii* et de *collybita*.

$H_{15}$  : La transmission de la part génétique des vocalisations fonctionne comme la transmission d'un gène.

Nous poserons cette hypothèse dans un premier temps ; puis nous construirons des scénarios où ce caractère est déterminé par un système génique à plusieurs loci.

Avant d'attaquer le modèle lui-même, il est bon de voir si les quinze hypothèses sont plus ou moins vérifiées pour d'autres espèces, d'après les données de la bibliographie. Quoiqu'il soit dangereux d'extrapoler, des résultats sur des oiseaux apparentés peuvent nous conforter dans des opinions jusqu'à ce que des recherches ultérieures nous apportent les preuves nécessaires.

Nous nous limiterons aux hypothèses de 5 à 15, les quatre premières étant testées par le modèle lui-même.

La condition  $H_5$  est parfaitement remplie, le pouillot véloces étant une espèce très commune.  $H_6$  est plus que vraisemblable car souvent vérifiée dans les populations naturelles démographiquement saines ; elle n'est pas obligatoire pour faire fonctionner le modèle.

L'hypothèse  $H_9$  est une hypothèse complexe qui peut se décomposer en hypothèses plus simples.

—  $H_9'$  : taux de survie identique chez les pouillots véloces adultes quelque soit leur morphe,

—  $H_9''$  : taux de survie identique chez les pouillots véloces nés dans la saison étudiée quel que soit leur morphe,

—  $H_9'''$  taux de survie constant d'une année sur l'autre.

Apparemment, ce sont les hypothèses  $H_9''$  et  $H_9'''$  qui sont les plus critiquables. En effet, chez un bon nombre d'espèces où les soins apportés aux jeunes sont déterminants pour leur survie, le taux de survie d'un jeune peut dépendre de l'âge de la mère, comme c'est le cas chez la Mésange charbonnière *Parus major* (Perrins et Moss, 1974) et l'Oie Néné des Iles Hawaiï *Branta sandwicensis* (Kear, 1973). Ceci peut entraîner des variations du taux de survie d'une année sur l'autre, au gré de la composition en âge d'une population qui peut varier d'une année à l'autre.

Mais dans l'ensemble, si l'on considère d'une part, comme le suggère Charlesworth (1980, p. 5), les jeunes à partir d'un stade où, étant moins dépendants des parents, ils sont moins sensibles aux incidences du vieillissement maternel, et si, d'autre part, on considère la tendance du phénomène étudié (les différences dans la composition en âge étant considérées comme des fluctuations autour de cette tendance), on peut alors considérer que l'hypothèse  $H_9$  est *grosso modo* vérifiée, y compris chez les jeunes.

A propos des hypothèses  $H_9$  et  $H_{10}$ , des fluctuations importantes peuvent certes avoir lieu d'une année sur l'autre quant aux proportions relatives des trois formes — les taux de survie des jeunes et des adultes pouvant varier en fonction des risques propres à des comportements migratoires qui diffèrent d'une forme à l'autre. Mais si la surface de prospection est suffisamment importante et si on observe la tendance à long terme, on est en droit d'admettre l'hypothèse qu'il y a bien un équilibre démographique entre *collybita* et *brehmii*. Si l'une des deux hypothèses était durablement infirmée, il en résulterait une extension dramatique d'une forme au détriment de l'autre. Or, depuis les observations de Mayaud, vieilles de 40 ans (donc 40 saisons de reproduction), la stabilité spatiale semble bien s'être maintenue.

Une étude électrophorétique confirmera ou infirmera, totalement ou partiellement,  $H_{11}$ . Nous avons vu sur le terrain que des couples hétérogames produisaient des « hybrides » ; la question est de savoir si ces « hybrides » ont un chant intermédiaire et si tout chanteur intermédiaire est un « hybride ».

D'autre part, pour tester  $H_{12}$ , il faut effectuer une campagne de baguage massive de jeunes au nid et effectuer de recaptures pendant un certain nombre d'années. Cette hypothèse, qui revient à rendre négligeable l'effet dispersif de la migration sur la dynamique d'installation des cantons dans la zone de sympatrie, a été fortement critiquée par J. D. Lebreton (*in litt.*), qui nous a écrit que cette assertion n'est pas vérifiée en général. Notre collègue a parfaitement raison si l'on considère comme proximité du lieu de naissance la station du nid et les environs directs — moins d'1 km. Nous appelons « un cantonnement en vue de se reproduire proche du lieu de naissance », un site se trouvant dans un rayon d'environ 5 km de l'endroit où l'oiseau testé est né. Nous pouvons citer une étude sur le Gobe-mouche noir (*Ficedula hypoleuca*) où une telle fidélité a été mise en évidence avec une dispersion à moins de 5 km du lieu de naissance de 87 % (Berndt et Sternberg, 1969). Pour employer la terminologie de Endler (1977), cette dispersion est leptokurtique, avec 87 % de philopatrie et 13 % de flux génique.

### 2.3. Posons le modèle

Sous les hypothèses exposées au § 2.2, nous avons une population structurée en deux classes d'âge, itéripare, avec cycles de reproduction chevauchants. S'il n'y a ni sélection, ni mutation, ni migration, d'après Charlesworth (1980), le modèle qui décrit le mieux cette situation est un processus qui tend asymptotiquement à l'équilibre d'Hardy-Weinberg.

Soit 1, 2, ..., n les numéros des secteurs d'un T.S.T. donné, avec 1 le dernier secteur d'allopatrie ibérique et n le premier secteur d'allopatrie européenne.

Soit  $p(k)$ ,  $q(k)$  et  $r(k)$  respectivement les proportions des pouillots véloces européens, ibériques et à chants intermédiaires au secteur n° k du T.S.T. Nous avons à l'équilibre le modèle (I) :

$$p(k) = (1 - r(k)) \frac{k - 1}{n - 1} \quad (1)$$

$$q(k) = (1 - r(k)) \frac{n - k}{n - 1} \quad (2)$$

$$r(k) = 2 \sqrt{p(k) \cdot q(k)} \quad (3)$$

Ce modèle est un système de 3 équations à trois inconnues, dont la solution unique (II) est :

$$A = (k - 1)/(n - 1)$$

- Si  $A \neq 1/2$ ,

$$p = (A - 2A \sqrt{A - A^2}) / (1 - 2A)^2; \quad q = [(1 - A)/A] p \quad \text{et} \quad r = 1 - p - q$$

- Si  $A = 1/2$ ,

$$p = q = 0,25; \quad r = 0,5$$

L'interprétation de  $A$  est simple. Il s'agit, au secteur  $k$  d'un T.S.T. de longueur  $n$ , de la proportion des pouillots véloces européens parmi les oiseaux de forme pure. Nous avons montré, par une démonstration personnelle à partir de nos hypothèses, des « pseudogénotypes fonctionnels » (11) et de raisonnements à base de dynamique et de génétique de population élémentaire que les formules I et II sont valables, même pour une espèce migratrice. Nous avons aussi démontré certaines propriétés des courbes théoriques des T.S.T. (cf. annexes A et B).

## 2.4. Discussion sur le modèle

Il est remarquable de constater que ce modèle soit invariant. En effet, à l'équilibre, sous les hypothèses du paragraphe 2.4.2., la donnée du vecteur  $(p_e, q_e, r_e)$  — solution unique — ne dépend ni du nombre moyen de jeunes, ni des taux de survie, ni du pourcentage d'adultes reproducteurs, ni de la proportion de *collybita* et de *brehmii* à la génération de contact ( $\alpha = 0$ ). Le calcul des pourcentages théoriques de pouillots véloces européens, ibériques et chanteurs mixtes dans un secteur d'un T.S.T. donné n'utilise que le numéro de ce secteur et la longueur de ce T.S.T. Ces valeurs ont été obtenues pour tous les T.S.T. où nous avons des données, au moyen d'un programme que nous avons mis au point.

Pour une bonne compréhension du modèle, nous avons fait une étude des fonctions  $p()$ ,  $q()$  et  $r()$  et interprété leur courbe pour un T.S.T. donné.

Nous avons démontré les propriétés suivantes (cf. annexe C) :

I.  $p(k) = q(n - k)$ , symétrie de la courbe des proportions de *collybita* et celle de *brehmii* par rapport à la perpendiculaire à l'axe des abscisses passant par le secteur central ou la moyenne des secteurs centraux selon la parité de  $n$ . En corollaire, par construction,  $r()$  est une fonction paire par rapport à cette perpendiculaire.

II.  $p(k)$  est une fonction croissante,  $q(k)$  est une fonction décroissante.

III. Quand  $n$ , le nombre d'un secteur d'un T.S.T. est impair, alors le secteur central comporte 25 % de pouillots véloces européens, 25 % de pouillots véloces ibériques, et 50 % d'hybrides.

Quand  $n$ , le nombre d'un secteur d'un T.S.T. est pair, alors les moyennes des proportions de *collybita*, *brehmii* et *collybita*  $\times$  *brehmii* sur les secteurs centraux sont respectivement 25 %, 25 % et 50 % (12).

## 2.5. Résultats

Nous avons calculé les pourcentages théoriques par secteur de *collybita*, *brehmii* et « Mischsänger » à l'aide d'un programme informatique que nous avons mis au point.

Nous représentons un T.S.T. par une série de trois graphiques désignées par une même lettre (Fig. 7). Celui du haut représente la progression de *collybita*, celui du bas celle de *brehmii* et celui du milieu celle des oiseaux aux vocalisations intermédiaires. En abscisse, nous portons les numéros de secteur, et en ordonnées les fréquences. Les histogrammes représentent les fréquences observées par secteur, et les courbes celles attendues par le modèle.

(11) Nous appelons pseudogène simple toute structure qui se transmet à sa descendance comme un allèle simple. Nous avons supposé ( $H_{1,5}$ ) que c'est le cas du chant ou du cri chez le pouillot vélocé. Si par exemple, le père chante européen (pseudogène eur) et la mère ibérique (pseudogène ib), l'hybride aura le pseudogénotype eur//ib.

(12) Ces résultats sont en parfaite concordance avec les proportions de corneilles noires, mantelées et hybrides sibériennes trouvées par Seebohm (1878) sur un transect qui coupe intégralement la zone de sympatrie.

Déjà, une analyse purement descriptive des graphiques indiquerait une différence nette entre la courbe théorique et l'histogramme des valeurs observées, ce qui conforte l'opinion que les observations ne sont pas bien ajustées au modèle.

Pour les pouillots véloces de la race nominale, nous constatons qu'en zone de sympatrie, la majorité des valeurs observées (66 % d'entre elles) sont représentées par des points au-dessus de la courbe théorique, alors que dans les deux extrémités des T.S.T., valeurs observées et valeurs théoriques sont confondues (91 % des situations). En ce qui concerne les pouillots véloces aux vocalisations intermédiaires, tous les rectangles d'histogrammes représentant les pourcentages observés en sympatrie sont très en dessous de la courbe des pourcentages théoriques ; alors que ceux qui représentent les pourcentages observés en allopatrie sont confondues avec la courbe théorique et l'axe des X (secteurs) dans 76 % des cas. Enfin, chez *brehmii*, 77 % des pourcentages observés en sympatrie sont représentés par des points au-dessus de la courbe des pourcentages calculés, alors que 88 fois sur 100, pourcentages théoriques et observés sur un secteur d'allopatrie sont égaux.

Nous voyons que pour les deux formes et pour les « hybrides », si on représente les pourcentages observés par des nuages de points, les courbes théoriques ne séparent pas ces nuages en deux parties égales. Au contraire, la majorité des points des nuages sont au-dessus d'elles pour les formes pures, et en dessous pour les « Mischsänger ».

En outre, dans les trois catégories de pouillots véloces, par T.S.T., les écarts entre valeurs théoriques et valeurs observées sont en moyenne très importants. Si on utilise, comme descripteur de cet écart, l'écart des moindres carrés pondéré par les valeurs théoriques (13), on obtient le tableau I.

Deux choses doivent être testées : la validation du modèle et l'acceptation du modèle au vu des observations.

### 2.5.1. Validation du modèle

Le modèle idéal, qui décrirait l'évolution dans l'espace du pourcentage des pouillots véloces européens, ibériques et « hybrides » en fonction des secteurs, devrait décrire l'installation de ces oiseaux dans leur territoire de nidification

TABLEAU I  
*Ecart par rapport au modèle des valeurs observées.*

	Européen	Ibérique	Mischsänger
Extrémités allopatriques des T.S.T.	0,16	0,07	0,14
Secteurs sympatriques des T.S.T.	0,19	0,27	0,43

(13)  $\varepsilon = \frac{1}{n} \sqrt{\sum \frac{[O_i - C_i]^2}{C_i}}$ . L'écart  $\varepsilon$  maximal entre un nuage de points et la courbe théorique étant de 1,  $\varepsilon = 0,27$  par exemple s'interprète comme un écart de 27 % de l'écart maximum possible.

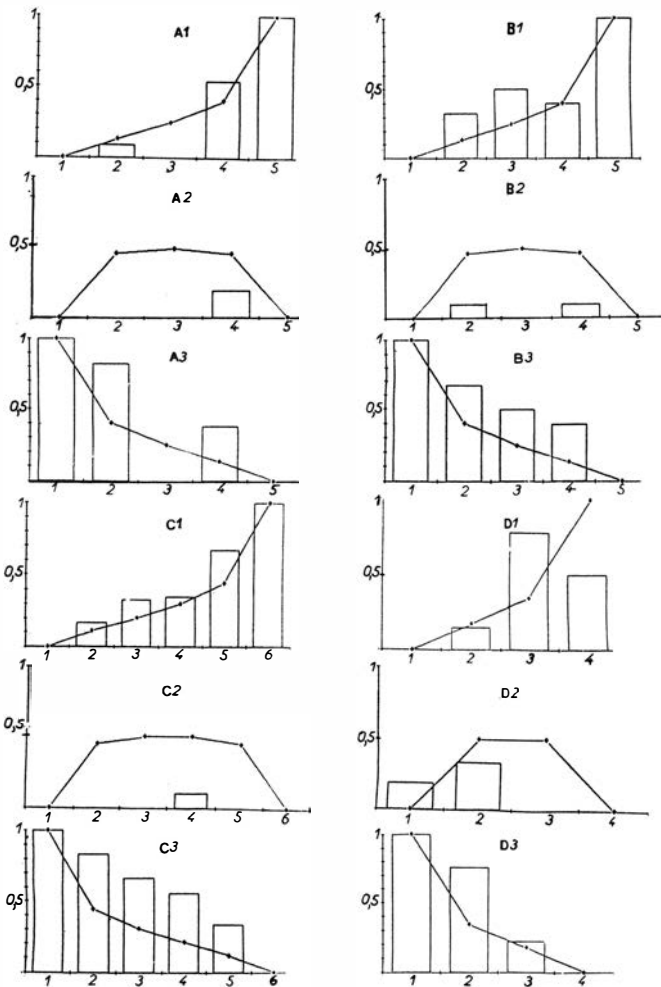


Figure 7. — Pour chacun des T.S.T. de A à Q présenté à la figure 6D, représentation de la variation des proportions de *collybita* (courbe dont la lettre est suivie du chiffre 1), « Mischsänger » (courbe dont la lettre est suivie du chiffre 2) et de *brehmii* (courbe dont la lettre est suivie du chiffre 3) en fonction du numéro de secteur : 1 représentant le dernier secteur d'allopatrie ibérique et le chiffre le plus grand étant celui du premier secteur d'allopatrie européen. Les courbes désignées par la même lettre décrivent le même T.S.T. Les histogrammes représentent les valeurs observées et la courbe continue les valeurs théoriques attendues par le modèle sous l'hypothèse d'intergradation et d'absence de sélection.

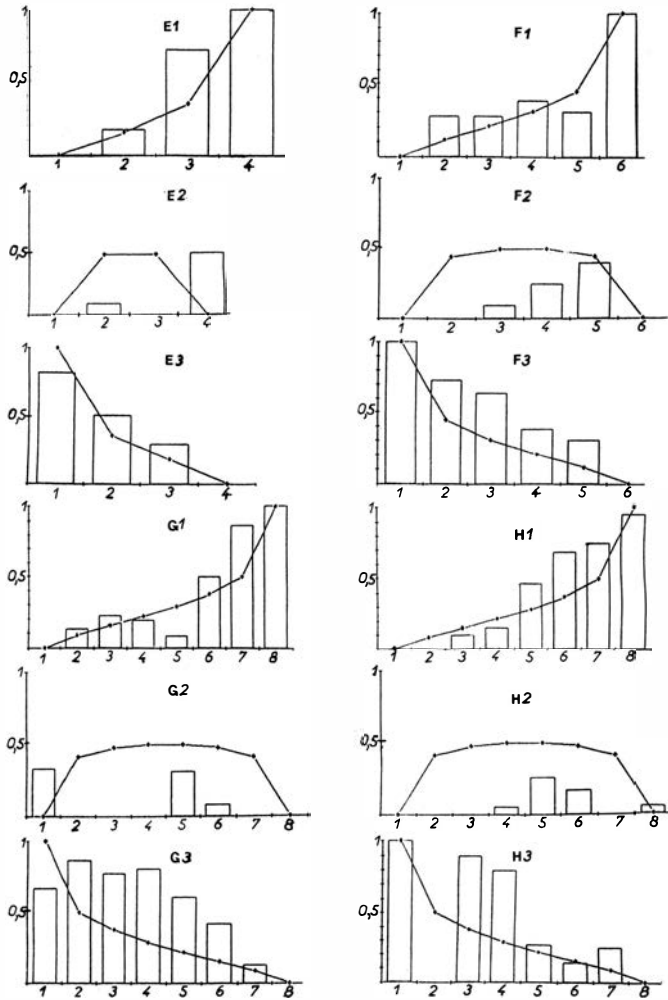


Figure 7(2)

sur un plan ou du moins une partie d'un plan — l'aire où toutes ces formes cohabitent. Si un pouillot véloce migrateur se trouve en un point quelconque de la zone de sympatrie, il est très vraisemblable qu'à un niveau local les orientations de son futur déplacement soient équiprobables, à condition que ces orientations mènent de la zone d'allopatrie de *brehmii* à celle de *collybita*; nous allons admettre cette hypothèse.

Notre modèle a pour support un segment de droite, le T.S.T. qui constitue une coupe de cette portion de plan. Pour qu'il soit un descripteur proche du modèle idéal décrit plus haut, l'écart au modèle des T.S.T. observés ne doit pas dépendre de l'orientation du transect en question. Que le modèle soit accepté ou rejeté, cet écart ne doit pas être différent pour les T.S.T. orientés du sud-

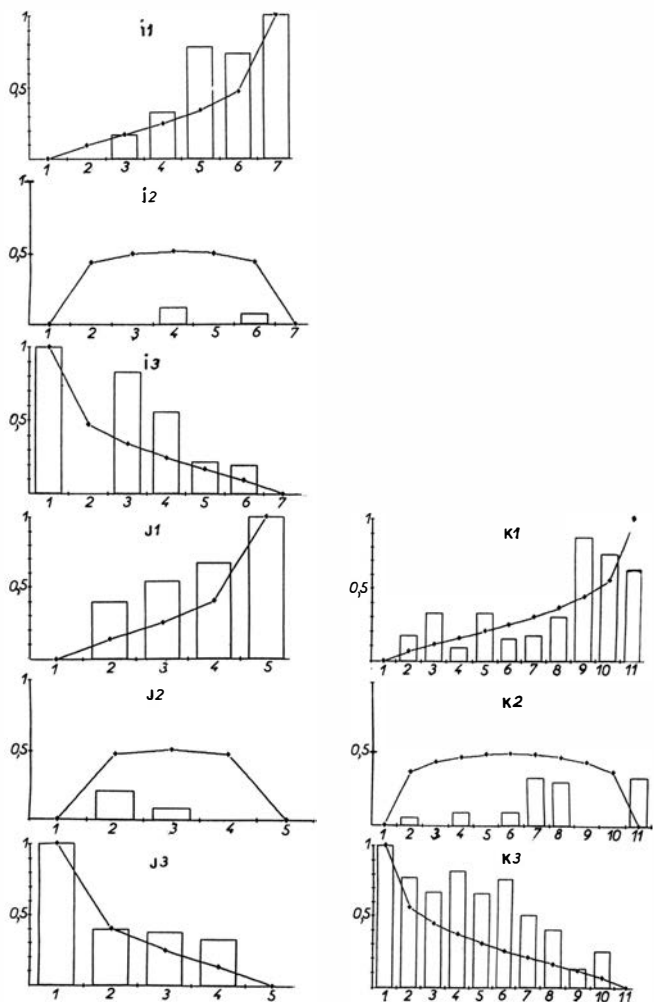


Figure 7(3)

ouest au nord-est et pour ceux dirigés d'ouest en est. Si l'on met en évidence une différence, le modèle est biaisé et ne peut être utilisé car il n'est pas alors le reflet de l'équiprobabilité des orientations d'un Pouillot vélocé migrateur en un point quelconque de la zone de sympatrie.

Comme indicateur d'écart au modèle, nous avons choisi pour un T.S.T.  $x$  et une forme de Pouillot vélocé donnée, la variable  $T_i(x) = \text{Sup } |O(k) - C(k)|$  où  $O(k)$  et  $C(k)$  représentent respectivement les proportions observées et théoriques du  $k^{\text{ème}}$  secteur du T.S.T.  $x$  et  $i$  l'orientation du T.S.T. ( $i = 1$  pour l'orientation SW-NE ;  $i = 2$  pour l'orientation W-E). En utilisant un test de rang de Mann-Whitney, on ne trouve pas de différence significative entre l'écart  $T$  des transects SW-NE et celui des transects W-E.

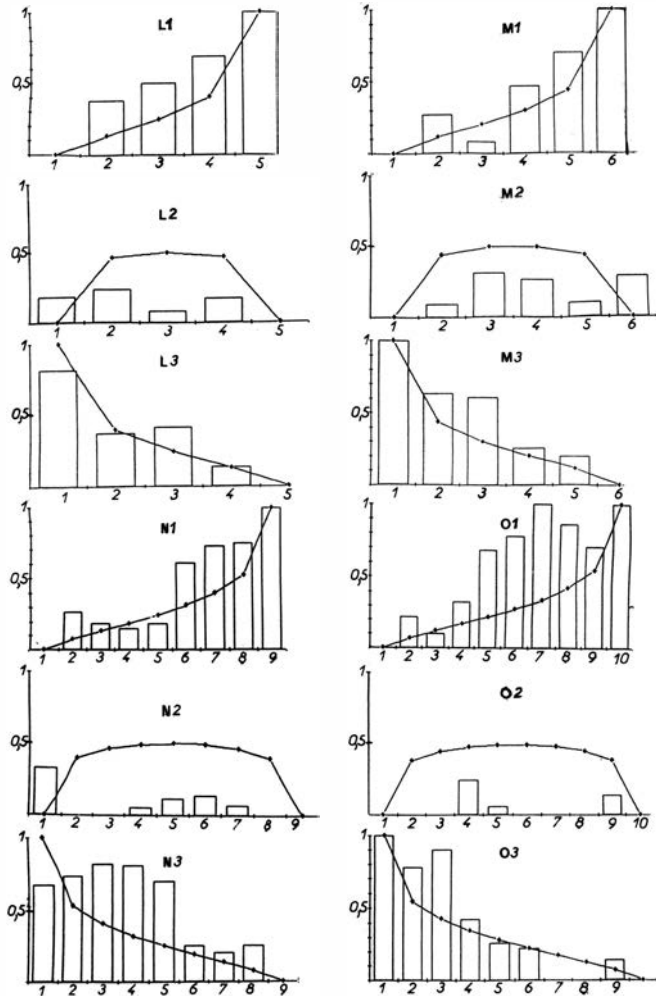


Figure 7(4)

Nous pouvons admettre que le modèle n'est pas biaisé, et peut par conséquent être testé.

### 2.5.2. Le modèle décrit-il les proportions des formes par secteur le long d'un transect ?

En bref, doit-on accepter ou rejeter le modèle au vu des valeurs observées ? Il faut le tester en comparant les valeurs théoriques et les valeurs observées. D'après un test de rang positif de Wilcoxon (*Wilcoxon Signed Ranks Test*) appliqué à nos résultats, sur 39 séries de valeurs testées, 9 étaient rejetées ; ce qui donne 23 % de chance de nous tromper en acceptant le modèle.

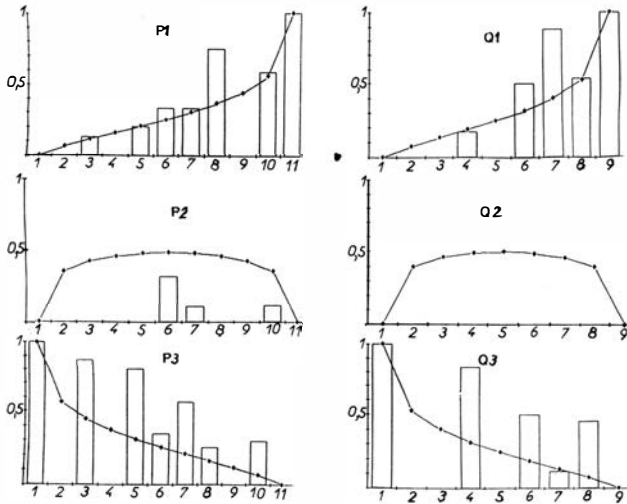


Figure 7(5)

Au vu de ce résultat, *on ne peut pas accepter le modèle comme descripteur de l'évolution de la composition raciale le long d'un T.S.T.*

Nous allons maintenant localiser la différence significative entre le modèle et les valeurs observées, c.-à-d. déterminer la ou les catégories de pouillot au niveau de laquelle (desquelles) cette différence a été mise en évidence.

### 2.5.3. Localisation de l'écart entre le modèle et les valeurs observées

Pour qu'un modèle soit accepté comme un « bon descripteur », il faut qu'il soit bien ajusté, et que l'écart des observations par rapport au modèle soit faible. Il suffit que l'un des deux points soit infirmé pour rejeter le modèle.

Nous l'avons testé pour les trois formes confondues au § 2.5.2., et avons été amenés à le rejeter. Testons le maintenant pour chacune des trois formes. Considérons le pourcentage  $p$  de points au-dessus de la courbe théorique d'un T.S.T. S'il est trop différent du  $1/2$ , on met en évidence un mauvais ajustement du modèle. En effectuant un test  $\epsilon$  de comparaison entre  $p$  et  $0,5$  pour chacune des formes, on ne peut pas conclure à une différence significative ni pour *collybita* ni pour *brehmii*. En revanche, pour *Mischsänger*, par un test de Friedman (condition de la normalité de  $p$  non requise), on met en évidence que  $p$  est hautement significativement distinct de  $1/2$  ( $p < 0,0001$ ).

Les hypothèses testées par le modèle étant celles du premier groupe d'hypothèses (cf. p. 391), c.-à-d. celles qui décrivent une situation d'absence d'isolement reproductif, on est amené à rejeter l'hypothèse de l'absence de barrière éthologique. Un isolement reproductif est mis en évidence au niveau des « *Mischsänger* ».

Sous la réserve que les hypothèses 4 à 16 soit vérifiées, *on rejette l'hypothèse d'une absence totale de mécanisme d'isolement reproductif.*

#### 2.5.4. Largeur de la zone d'hybridation

Nous avons trouvé dans la zone de sympatrie 116 couples, dont 24 étaient hétérogames et 19 composés d'au moins un pouillot véloce aux vocalisations intermédiaires. Ayant effectué 23 observations de production de jeunes en 1985 parmi les couples de la zone de contact, nous avons constaté que la plupart des couples non homogames vus produisaient des jeunes apparemment viables et en bonne santé. Nous pouvons réellement parler ici d'une zone d'hybridation. Notre problème actuel est d'évaluer sa largeur.

On peut utiliser comme estimateurs de cette valeur la moyenne  $T$  des longueurs des T.S.T. et un intervalle  $I_c$  de confiance [ $\text{Inf } T(x)$ ,  $\text{Sup } T(x)$ ] où  $x$  est un T.S.T. et  $\text{Inf } T(x)$  ( $\text{Sup } T(x)$ ) est la largeur inférieure (resp. supérieure) des T.S.T. observés.

Cette analyse peut être faite aussi bien dans la zone de contact que dans la zone 50 %-50 %. Nous obtenons pour la zone de contact  $T = 25$  km et  $I_c = [10$  km ; 45 km] ; et pour la zone 50 %-50 %  $T = 9$  km et  $I_c = [0$  km ; 20 km].

Nous voyons que la largeur la plus étroite de la zone de sympatrie, de 10 km, correspond à un transect orienté du sud-ouest au nord-est entre les communes de Saint-Esteben et Arraute-Charrite. A ce niveau, une zone peuplée de *brehmii* ou de « Mischsänger », sans la moindre trace de pouillots véloces européens, est située à l'ouest et au sud d'une ligne passant par les localités de Hélette, Saint-Esteben, Bonloc et Mendionde. Cette aire pénètre dans la zone de sympatrie. En suivant le transect, dès qu'on traverse la rivière Bidouze, on entre dans une zone exclusivement peuplée de pouillots véloces européens. Il est frappant que dans ce véritable goulot d'étranglement, on passe de façon abrupte d'une zone peuplée très majoritairement de *brehmii* à une zone principalement habitée par *collybita*, sans trouver de zone où les deux formes s'équilibrent. La limite se situe à l'ouest des villages d'Amorots et Orègue, au nord-est de Méharin, et franchement à l'est de Saint-Martin d'Arberoue et d'Isturits. Ce phénomène s'observe ailleurs dans notre zone d'étude.

On passe de façon abrupte d'une zone principalement ibérique à une zone principalement européenne en suivant un transect d'ouest en est, de Lantabat à Pagolle, la limite correspondant en gros au col d'Ipharlatzé et aux communes d'Ostabat et de Larceveau.

Le front 50 %-50 % est très étroit (env. 7 km) entre les localités de Béhorléguy (Vallée de la Béhobie où *brehmii* domine) et le Col d'Osquich (où *collybita* est majoritaire). Ce transect est orienté du sud-ouest au nord-est.

Dans toute la partie de la zone d'étude où la densité des pouillots véloces est forte (au nord d'une ligne passant par la forêt des Arbailles et de Béhorléguy), la zone 50 %-50 % a l'aspect de surfaces de 15 à 20 km de large en moyenne, séparées entre elles par des resserrements pouvant atteindre la dimension du point.

Dans l'ensemble, on peut dire que la zone d'hybridation est vraiment très étroite, surtout si on la compare avec la largeur des zones d'allopatie (plusieurs centaines de km pour *brehmii*, plusieurs milliers pour *collybita*).

#### 2.5.5. Causes de l'isolement reproductif. Conséquence sur le plan de la divergence.

Deux types d'isollements reproductifs ont été mis en évidence : précopulatoires et postcopulatoires (Mayr, 1948 et 1974, p. 65). Nous rappelons au lec-

teur les catégories de mécanismes d'isolement que Mayr a distinguées (Tableau II).

Nous projetons d'effectuer dans un avenir proche une typologie des divergences entre deux formes, où ces deux types de mécanismes d'isolement interviennent. Nous pouvons déjà dire que ni le point 1.a, ni le point 1.c ne se vérifient dans la présente étude. En effet, *collybita* et *brehmii* se rencontrent et s'accouplent avec succès : ils produisent des jeunes apparemment viables. C'est le point 1.b qui est peut-être partiellement vérifié ; l'étude de l'isolement reproductif précopulatoire se limite ici à l'étude du degré d'homogamie positive (14). De même, pour les mécanismes postcopulatoires, seuls nous intéressent les points 2.c et 2.d. Notre analyse reviendra donc à croiser deux groupes de facteurs : le premier, correspondant aux mécanismes précopulatoires, ne comprend que le facteur « panmixie » (15) ; le deuxième, rassemblant toutes les manifestations de l'isolement reproductif postcopulatoire que nous avons retenues, comprenant les facteurs « viabilité des jeunes » et « fécondité des jeunes ».

Comme nous n'avons pas encore suffisamment de données sur les mécanismes d'isolement postcopulatoire, nous n'analyserons dans cet article que le premier groupe.

#### 2.5.6. Le test de la panmixie

Sous la panmixie, si  $p$ ,  $q$  et  $r$  sont les fréquences respectives de *collybita*, *brehmii* et « Mischsänger », alors nous aurons comme proportions des différents couples celles données dans le tableau III.

Ceci est vérifié, car sous la panmixie, les événements « appartenance d'un partenaire sexuel à une forme » sont des événements indépendants en probabilités.

TABLEAU II

*Catégories de mécanismes d'isolement reproductif, d'après Mayr (1974).*

- 
1. Mécanismes empêchant les croisements interspécifiques (mécanismes précopulatoires) :
    - a) Les conjoints potentiels ne se rencontrent pas (isolement saisonnier ou d'habitat).
    - b) Les conjoints potentiels se rencontrent mais ne copulent pas (isolement éthologiques).
    - c) La copulation se produit mais il n'y a pas de transfert du sperme (isolement mécanique).
  2. Mécanismes réduisant le plein succès des croisements interspécifiques (mécanismes postcopulatoires) :
    - a) Le transfert du sperme se produit mais l'œuf n'est pas fécondé (mortalité gamétique).
    - b) L'œuf est fécondé mais le zygote meurt (mortalité des zygotes).
    - c) Le zygote produit un hybride F1 de viabilité réduite (inviabilité des hybrides).
    - d) Le zygote hybride F1 est pleinement viable mais partiellement ou complètement stérile, ou produit des F2 déficients (Stérilité des hybrides).
- 

(14) Rappelons que l'homogamie est la situation où le croisement s'opère entre individus de même entité, l'hétérogamie le cas où le croisement s'effectue entre individus d'entités opposées. On peut appeler l'homogamie homogamie positive, et l'hétérogamie homogamie négative.

(15) Rappelons que la panmixie est l'accouplement au hasard d'individus pouvant génétiquement se croiser entre eux ; cela indépendamment du devenir des jeunes ; ce qui revient à la situation où le choix du partenaire sexuel est indépendant du facteur forme.

TABLEAU III  
*Fréquence des divers types de couples sous panmixie.*

Eu-Eu $p^2$	Eu♂-Ib♀ pq	Eu♀-Ib♂ pq	Ib-Ib $q^2$	Mi♂-Eu♀ pr	Mi♀-Eu♂ pr	Mi♂-Ib♀ qr	Mi♀-Ib♂ qr	Mi-Mi $r^2$
----------------	---------------	---------------	----------------	---------------	---------------	---------------	---------------	----------------

TABLEAU IV  
*Cas de figures possibles d'existence ou non de panmixie en période courte et en période longue.*

Période longue (Equilibre du modèle)		Période courte	PAS DE PANMIXIE	PANMIXIE
			Homogamie	Hétérogamie
PAS DE PANMIXIE	Homogamie	Cas I	Cas II	Cas III
PANMIXIE	Hétérogamie	Cas IV	Cas V	Cas VI
PANMIXIE		Cas VII	Cas VIII	Cas IX

Nous allons tester la panmixie d'une part sur toute la zone de panmixie, d'autre part sur la zone de sympatrie 50 %-50 % (cf. Fig. 6C).

Nous effectuerons l'analyse sur une période courte (les quatre dernières années) et sur une période longue (période où le modèle est en équilibre).

En effet, on peut avoir les cas de figure présentés par le tableau IV.

### 3. ZONE DE SYMPATRIE GÉNÉRALE

#### 3.1. Entre 1982 et 1985

A partir des fréquences observées respectives de *collybita*, *brehmii* et de « Mischsänger » (0,342 ; 0,562 et 0,095), nous avons déduit sous panmixie les pourcentages théoriques de chaque type de couple. Les effectifs observés, les pourcentages observés et les pourcentages théoriques des divers types de couples sont présentés respectivement en colonne 1, 2 et 3 du tableau V. Si on regroupe les couples où un conjoint est un « Mischsänger » en une classe, nous présentons les effectifs observés et les effectifs calculés ( $116 \times \%$  théorique, 116 étant le nombre de couples observés) des diverses classes de couples en colonne 1 et 2 du tableau VI. Par un  $\chi^2$  à 5 degrés de liberté ( $= 40,22 > 11,07$ ), nous concluons que la différence entre les pourcentages observés et théoriques est hautement significative ( $p < 0,001$ ).

TABLEAU V

*Effectifs, pourcentages observés et pourcentages théoriques des différents types de couples dans la zone de sympatrie totale.*

Types de couples	1 Effectifs observés	2 Pourcentages observés	3 Pourcentages calculés (1982-1985)	4 Pourcentages théoriques (modèle)
Eur-Eur	32	28	12	9,8
Eur♂-Ib♀	3	2,5	19	7,2
Eur♀-Ib♂	21	18	19	7,2
Ib-Ib	41	35	32	5,3
Misc-Misc	3	2,5	1	20,8
Misc♂-Eur♀	7	6	3	14,3
Misc♀-Eur♂	2	2	3	14,3
Misc♂-Ib♀	6	5	5,5	10,5
Misc♀-Ib♂	1	1	5,5	10,5

TABLEAU VI

*Comparaison des effectifs observés et théoriques, avec cumul des couples où l'un des partenaires est un « Mischsänger », dans la zone de sympatrie totale.*

Types de couple	1 Effectifs observés	2 Effectifs calculés (1982-1983)	3 Effectifs théoriques (modèle)
Eur-Eur	32	14	11,4
Eur♂-Ib♀	3	22	8,4
Eur♀-Ib♂	21	22	8,4
Ib-Ib	41	37	6,2
Couples avec « Mischsänger »	19	21	81,6

*Il n'y avait donc pas de panmixie pendant la période où nous avons observé les pouillots véloces.*

Les couples homogames sont nettement majoritaires puisque les couples *collybita-collybita* et *brehmii-brehmii* ensemble totalisent 63 %. Il est frappant que parmi les 24 couples hétérogames *collybita-brehmii*, nous en avons 21 (88 %) avec *brehmii* mâles et seulement 3 (12 %) avec *collybita* mâles. Un  $\chi^2$  avec correction de Yates à 1 degré de liberté nous montre une différence hautement significative ( $p < 0,001$ ). Parmi les hétérogames, l'homogamie est plus prononcée chez les mâles de *collybita* que chez les femelles de cette forme ou les mâles de *brehmii*.

D'autre part, les couples où un « Mischsänger » est l'un des partenaires sont très minoritaires (16,5 %, soit 1 fois sur 6).

### 3.2. Toute la phase d'équilibre prévue par le modèle

Le raisonnement est parfaitement symétrique. Les résultats sont présentés en colonnes 1, 2 et 4 du tableau V ; et en colonne 1 et 3 du tableau VI. Ici aussi, nous avons un rejet hautement significatif ( $p < 0,001$ ) de la panmixie.

Sous les hypothèses du modèle, en situation panmictique et vues les proportions attendues, nous devrions avoir une majorité écrasante de couples (plus de 70 %) où au moins un partenaire est un « *Mischsänger* » ; alors que dans les faits, nous n'en avons observé que 18 %.

Nous sommes dans la situation I du tableau IV. Dans l'ensemble de la zone de sympatrie prospectée, il n'y a pas de panmixie ; l'homogamie positive est dominante. Elle est mise en évidence à partir des observations et très significativement confirmée par la comparaison des observations avec le modèle.

Les situations panmictiques étudiées aux sous-paragraphe 1.1 et 1.2 sont très significativement différentes ( $\chi^2_{\text{calculé}} = 70,19 < 9,488$  ; degré de liberté = 4 ;  $p < 0,001$ ). Nous appellerons le premier type de panmixie étudié *panmixie nouvellement acquise* et le second *panmixie stable*. On remarque que d'après le modèle, si la panmixie était la règle générale dans toute la période de la phase d'équilibre, l'écrasante majorité des couples auraient au moins un conjoint « *Mischhänger* », alors que dans une situation où la panmixie est un événement récent ou occasionnel dans une population où les formes pures sont majoritaires (90 %), ce sont les couples hétérogames qui dominent nettement avec 38 %, suivi des couples homogames ibériques-ibériques (32 %), et... très loin derrière, les couples avec au moins un « *Mischsänger* » (18 %) et les couples européens-européens (12 %).

Dans le premier cas, il y a une très grande variabilité entre les effectifs théoriques des divers types de couples (effectifs très importants de couples avec « *Mischsänger* » ; effectifs faibles de couples où seuls des formes pures sont impliquées). Dans le second, cette variabilité est beaucoup plus faible. Nous envisageons une étude où l'on simulera le devenir des effectifs de chaque type de couples au cours des générations successives, à partir des données observées entre 1982 et 1985. Cette étude nous permettra d'évaluer le temps nécessaire pour qu'une panmixie nouvellement acquise puisse éventuellement évoluer vers le type de panmixie prévu par le modèle.

## 4. ZONE DE SYMPATRIE « VRAIE » (OU 50 %-50 %)

### 4.1. Test de la panmixie 1982-1985

Les fréquences respectives observées de *collybita*, *brehmii* et « *Mischsänger* » sont 0,445 ; 0,46 et 0,091. Les effectifs observés et théoriques 1982-1985, en 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> colonne du tableau VIII, nous empêchent de rejeter l'hypothèse de panmixie ( $\chi^2_{\text{calculé}} = 6,98 < 11,07$  ; d.d.l. = 5). L'effectif des couples dans cette zone étant un peu faible (24), nous nous proposons de réeffectuer le test quand nous aurons plus de données. En effectuant une analyse purement descriptive à partir du tableau, on aperçoit néanmoins une tendance à avoir autant de couples homogames que de couples hétérogames Ib mâle-Eur femelle, parmi les couples homogames un succès à la reproduction relativement moindre chez *collybita*, et beaucoup moins de couples Eur mâle-Ib femelle ou de couples avec au moins un « *Mischsänger* ».

TABLEAU VII

*Effectifs, pourcentages observés et pourcentages théoriques des différents types de couples dans la zone 50 %-50 %.*

Types de couples	1 Effectifs observés	2 Pourcentages observés	3 Pourcentages théoriques (1982-1985)	4 Pourcentages théoriques (modèle)
Eur-Eur	3	12,5	20	9
Eur♂-Ib♀	1	4	20,5	7
Eur♀-Ib♂	6	25	20,5	7
Ib-Ib	8	33,5	21	5,5
Misc-Misc	2	12,5	1	21
Misc♂-Eur♀	2	12,5	4	13,5
Misc♀-Eur♂	1	2	4	13,5
Misc♂-Ib♀	1	5	4	11
Misc♀-Ib♂	0	1	4	11

TABLEAU VIII

*Comparaison des effectifs observés et théoriques avec cumul des couples où l'un des partenaires est un « Mischänger » dans la zone 50 %-50 %.*

Types de couple	1 Effectifs observés	2 Effectifs calculés	3 Effectifs théoriques
Eur-Eur	3	4,8	2,2
Eur♂-Ib♀	1	4,9	1,7
Eur♀-Ib♂	6	4,9	1,7
Ib-Ib	8	5,04	1,3
Couples avec « Mischänger »	6	3,84	16,5

#### 4.2. Test de la panmixie (fréquence des couples calculée à partir de % du modèle)

Les fréquences théoriques respectives de *collybita*, *brehmii* et « Mischänger » sont 0,296 ; 0,235 et 0,46. Les effectifs théoriques calculés à partir du modèle sont en troisième colonne du tableau VIII, et nous amènent à rejeter la panmixie ( $\chi^2_{\text{calculé}} = 44,2$  ;  $p < 0,01$ ). Donc, en zone 50 %-50 %, nous aurions donc une opinion plutôt favorable à l'absence de panmixie nouvellement acquise et une mise en évidence formelle d'absence de panmixie stable.

*En résumé*, nous avons effectué quatre analyses sur les types de couples recensés pour savoir s'il y avait ou non panmixie, dont deux dans la zone de sympatrie entière et deux dans la zone restreinte où il y a statistiquement autant de pouillots véloces européens que de pouillots véloces ibériques.

Trois analyses sur quatre nous poussent à rejeter la panmixie. Nous pouvons dire que :

1. Dans la zone de sympatrie entière, il y a une nette tendance à l'homogamie. Dans les couples hétérogames, on trouve beaucoup plus de couples ibérique mâle-européen femelle qu'euro-péen mâle-ibérique femelle.

2. Dans la zone 50%-50 %, l'homogamie et l'hétérogamie avec mâle ibérique dominant largement ; en outre, la forme *brehmii* semble mieux s'y reproduire que la race nominale.

On peut dire que par rapport à une situation panmictique, les couples avec « Mischsänger » sont sous-représentés.

## FACTEURS BIOCLIMATIQUES POUVANT EXPLIQUER LA SÉPARATION DANS L'ESPACE DES DEUX FORMES

Une analyse écologique de la répartition des formes *collybita* et *brehmii* est en cours de réalisation. Nous pouvons toutefois déjà confronter les cartes de répartition des pouillots à celles, climatiques, de la Météorologie nationale, ceci pour voir si des hypothèses de travail raisonnables ne peuvent être formulées sur une éventuelle corrélation entre certains types de microclimats et la présence d'une des formes ou des deux, dans la partie française de la zone étudiée. Nous sommes bien conscients que ce type d'étude nécessiterait d'analyser la relation entre distribution des oiseaux et paramètres climatiques sur toute l'aire de répartition de l'espèce, et notamment de prendre en compte la situation dans la Péninsule ibérique.

Nous avons donc confronté la répartition des oiseaux avec des cartes de différents paramètres climatiques : hauteur des précipitations, nombre de jours de pluie, températures moyennes, températures de divers mois de l'année, nombre de jours de gelée par an. On conçoit en effet que les oiseaux soient sensibles directement ou indirectement (par la végétation et les quantités et/ou types de proies) à ce type de facteurs.

Les isohyètes, qui se suivent d'habitude en ordre croissant des précipitations d'est en ouest, prennent un gradient nord à sud en s'approchant de la chaîne des Pyrénées. Les hauteurs de précipitation maximales correspondent à des régions d'altitude élevée.

Les isothermes d'été subissent deux influences : la continentalité qui les font croître de l'océan vers l'intérieur du pays ; l'altitude et indirectement l'effet de la montagne sur la pénéplaine environnante, facteurs les faisant décroître. Les isothermes d'hiver, parallèles à la côte atlantique dans les plaines côtières basques et landaises, sont parallèles à la chaîne des Pyrénées au fur et à mesure que l'on se rapproche de la montagne.

Les courbes des nombres de jours de pluie sont croissantes quand on s'approche de la montagne.

Quand on croise ces différentes courbes, on arrive à obtenir une image descriptive qui paraît pouvoir contribuer à une explication de la distribution des oiseaux (cf. Tableau IX). De ce tableau, on peut tirer les observations suivantes :

Les zones où les pouillots véloces ibériques dominent, et celle où ils sont exclusifs, sont situées dans une région où les températures hivernales sont en moyenne plus clémentes et la pluviométrie plus forte et mieux répartie dans le

TABLEAU IX

*Recoupement entre des facteurs climatiques croisés  
et la répartition des aires d'allopatrie et de sympatrie des deux formes.*

Pluviométrie Tempér. hivernales moyennes		Nombre moyen de jours de pluie/en Hauteur annuelle des précipitat.	plus de 170 jours				moins de 170 jours
			Plus de 2000mm	1500 à 2000mm	1200 à 1500mm	Moins de 1200mm	
Plus de 7°C		<i>brehmii</i> allopatrique ou très majorit.			sympa- trie	<i>collybita</i>  allopatrique	
Entre 5 et 7°C							
Entre 2 et 5°C					ou très majoritaires		
Moins de 2°C		Sympatrie					
		P. V. rares					

courant de l'année (plus grande hauteur de précipitation par an ; plus grand nombre de jours de pluie par an).

Tous les pouillots véloces ibériques sont au sud de l'isohyète 1 200 mm et au sud de la courbe 170 jours de pluie.

A l'ouest de l'isotherme d'hiver 7 °C, on passe directement de la zone d'allopatrie ibérique à la zone d'allopatrie européenne en traversant du sud au nord l'isohyète 1 200 mm. Toute la zone de sympatrie est à l'est de cet isotherme.

A l'est de l'isotherme d'hiver 5 °C, les pouillots véloces ibériques côtoient les pouillots véloces européens. Plus la température du sol d'une région est basse en hiver, plus sa pluviométrie doit être élevée pour qu'elle soit favorable à *brehmii* (Fig. 8).

La température moyenne annuelle en hiver étant fortement corrélée avec le nombre de jours de gelée par an et l'humidité ambiante étant une contrainte qui s'oppose à la congélation, l'hypothèse suivante nous semble raisonnable : *brehmii* préférerait un habitat qui ne supporte pas un trop grand nombre de jours de gelée par an et qui doit être constamment, ou du moins en hiver, très humide. Une humidité moindre serait compensée par une plus grande douceur du climat hivernal.

Ce milieu très pluvieux et tempéré en hiver (climat océanique à tonalité chaude) se retrouve, en dehors de la zone, sur toute la façade atlantique de la chaîne Cantabrique, de la Galice et du nord du Portugal jusqu'à la latitude de Coimbre environ. C'est dans toute cette zone que le plus grand nombre de pouillots véloces ibériques a été trouvé.

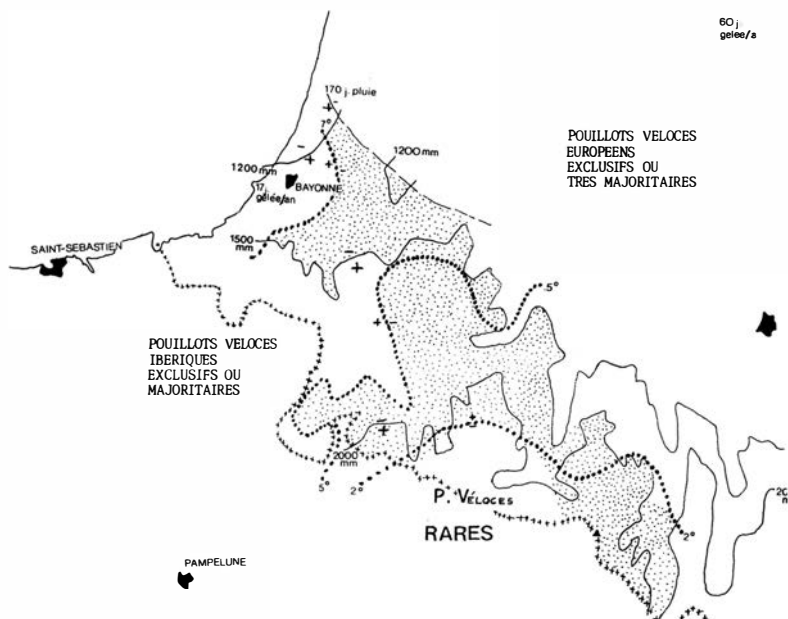


Figure 8. — Carte illustrant nos hypothèses bioclimatiques pouvant expliquer la répartition actuelle des Pouillots véloces ibériques et européens. La partie pointillée représente une zone qui coïncide de façon troublante avec la zone de sympatrie observée.

- +— représente les isohyètes (hauteur en mm de précipitation/an)
- + symbolise le nombre de jours de pluie par an
- ..... décrit les isothermes d'hiver

## CONCLUSIONS

Il est encore trop tôt pour décrire le fait évolutif observé chez les pouillots véloces de notre zone d'étude dans toute sa complexité, et de situer finement le statut taxinomique de *brehmii* par rapport à *collybita*. Mais nous pouvons déjà apporter une contribution à la compréhension du problème.

Nous avons tout d'abord établi une méthodologie, qui avant même l'étude des problèmes biologiques qui constituent la spéciation parapatrique, nous permettent de définir les zones d'allopatrie et de sympatrie de la façon la plus fine et la plus objective possible, et de les interpréter. L'interprétation est possible grâce à un modèle que nous avons mis au point et qui constitue un modèle explicatif de départ. Ce modèle devra être affiné à l'avenir, après qu'on aura testé les hypothèses. Outre que cette méthode nous donne une courbe théorique de base qui permet, en fonction de la significativité des écarts des proportions observées, de confirmer ou d'infirmer l'intergradation, elle nous force à considérer des points complexes de la biologie de l'animal, liés justement à la spéciation parapatrique.

On peut déjà affirmer que, sous les hypothèses du modèle, il n'y a pas d'intergradation entre *brehmii* et *collybita*, les « hybrides » possibles (les chan-

teurs intermédiaires ont été considérés par hypothèse comme tels, l'hybridation ayant été attestée par ailleurs dans une vingtaine de couples hétérogames) étant très minoritaires et les formes pures, dans leur ensemble, surreprésentés. Sous ces mêmes hypothèses, nous rejetons aussi la panmixie, aussi bien dans la zone de sympatrie dans son ensemble que dans la zone 50 %-50 %.

Indépendamment de ces hypothèses, nous avons mis en évidence une grande étroitesse de la zone d'hybridation et l'absence de panmixie entre 1983 et 1985.

Dans la zone de contact, une tendance prononcée à l'homogamie a été mise en évidence et, parmi les couples hétérogames, on voit plus souvent des mâles ibériques accouplés à des femelles européennes que le contraire. Dans la zone 50 %-50 %, on constate qu'il y aurait une prédominance des couples homogames et des couples hétérogames *brehmii* ♂-*collybita* ♀ sur les autres couples, et un taux de reproducteurs plus fort chez *brehmii* que chez *collybita*. Ceci montre que des mécanismes d'isolement précopulatoire ont été mis en place et qu'ils sont plus ou moins prononcés selon le sexe et la forme à laquelle appartient le pouillot véloce.

Il semblerait que *brehmii* vive dans des milieux climatiques doux en hiver et très humides pendant toute l'année (grande pluviométrie ; grand nombre de jours de pluie), où le nombre de jours de gel est en conséquence faible ; *collybita* le remplace dès qu'une des conditions soulignées ci-dessus n'est pas remplie.

Nous basant sur ces arguments, nous pouvons déjà conclure que la séparation entre les populations ibériques et la race nominale est plus poussée que le stade de la sous-espèce. Mais on ne peut pas encore conclure à quel stade se trouve la divergence.

## SUMMARY

The populations of Chiffchaff *Phylloscopus collybita brehmii* (Homeyer, 1871) which breed in a large part of the Iberian Peninsula, are a parapatric form of *Ph. c. collybita*. These birds are known to have songs and calls that are very different from the vocalizations of the nominal race living in central and western Europe. The objective of the present study is to find out whether or not reproductive isolating mechanisms exist between the two forms.

To better tackle this problem of parapatric speciation, we had first to devise a method to define as accurately and objectively as possible the areas of allopatry and sympatry, and we were led to propose a new mathematical model to interpret our field data. Although this model needs to be further refined, it already provides us with basic equations that allow us to accept or reject intergradation. It also leads us to consider a number of other traits of the biology of the species which might be influential in parapatric speciation.

One can already assert that, under our model's hypothesis, there is no intergradation between *brehmii* and *collybita*. The so called « hybrids » (i.e. birds which have songs and calls intermediate between the two forms) are actually scarcer, and the « pure » forms more numerous, than expected by the model. Under the same hypothesis, one can assert than panmictic mating does not take place, either in the sympatric zone or in the « fifty-fifty percent » zone.

A tendency to assortative mating was found in the contact zone. Most pairs were homogamic. Among heterogamic pairs, those made up of an Iberian male and an European female were more often observed than those made up of an European male and an Iberian female. In the « fifty-fifty percent » zone, most of the pairs are homogamic, or made up of an Iberian male and a European female, most of the breeding birds being *brehmii*. These observations support the view that some isolating mechanisms are already in operation before mating ; they may differ according to sex and form.

No postmating isolating mechanisms apparently exist ; most of the heterogamic pairs observed raised their chicks normally.

The climatic environment of *brehmii* is milder in winter, and moister all the year round (higher rainfall, larger number of rainy days, less frosts). *P. collybita* apparently replaces *brehmii* when one of these conditions is not fulfilled.

Although more observations are obviously needed, we can nevertheless conclude that the differences between *collybita* and *brehmii* are larger than those existing between most subspecies.

## REMERCIEMENTS

Je remercie M.C. Erard d'avoir guidé mes travaux avec patience et gentillesse, MM. J. Blondel, J. Cancela da Fonseca, J. Génarmont, G. Hémerly, J.D. Lebreton et P. Varró pour leurs abondants conseils, M. C. Chappuis pour ses utiles recommandations en bioacoustique, M. J.J. Petter et Mlle M. Payette pour leur précieux concours dans l'analyse sonographique des enregistrements, et la Fondation de la Vocation pour son soutien financier. Je ne saurais oublier mon amie F. Ploquin pour son soutien moral et affectueux, MM. F. Larigauderie, M. Lecomte, J.C. Vignes et Mlle L. Gory pour leur aide sur le terrain, Mlle J. Backström, MM. H. Dobbs et P.G. Oliver pour avoir revu le résumé anglais, mes parents et le laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum pour des prêts de Macintosh, et MM. G. Jarry et P. Nicolau-Guillaumet pour les échanges de vues et la possibilité de présenter au Colloque Ornithologique Francophone une partie de ces travaux.

## RÉFÉRENCES

- ANDERSON, B. (1971). — Man's influence on hybridization in two avian species in South Dakota. *Condor*, 73 : 342-347.
- BAKER M.C. et THOMPSON, D.C. (1985). — Song dialects of White-crowned sparrow : Historical process inferred from patterns of geographic variation. *Condor*, 87 : 123-141.
- BARTON, N.H. (1982). — The structure of the hybrid zone in *Uroderma bilobatum* (Chiroptera : Phyllostomatidae). *Evolution*, 36 : 863-866.
- BECKER, P.H., THIELCKE, G. et WÜSTENBERG (1980). — Die Tonhöhenverlauf ist entscheidend für das Gesangserkennen beim Mitteleuropäischen Zilpzalp. *J. Orn.*, 110 : 229-244.
- BERNDT, R. et STERNBERG, H. (1969). — Alters- und Geschlechtsunterschiede in der Dispersion des Trauerschnäppers (*Ficedula hypoleuca*). *J. Orn.*, 110 : 22-26.
- BERNIS, F. (1962). — Mas sobre *Phylloscopus collybita ibericus*. *Ardeola*, 8 : 286-287.
- BERNIS, F. (1945). — Datos sobre *Phylloscopus collybita brehmii*. *Bol. Soc. esp. de Hist. Nat.*, 43 : 339-348.
- BOWEN, W.W. (1968). — Variation and evolution of Gulf Coast populations of beech mice *Peromyscus polionotus*. *Bull. Florida Stat. Mus. Biol. Ser.*, 12 : 1-91.
- BRITTON, P.L. et BRITTON, H.A. (1978). — The Malindi Pipit *Anthus melindæ* in coastal Kenya. *Ibis*, 120 : 215-219.

- BURTON, T.C. et MARTIN, A.A. (1976). — Analysis of hybridization between Black-backed and White-backed Magpie in south-eastern Australia. *Emu*, 76 : 30-36.
- BUSH, G.L. (1975). — Modes of animal speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 6 : 339-364.
- CAPANNA, P.G. et CORTI, M. (1982). — Reproductive isolation between two chromosomal races of *Mus musculus* in Rhaetian Alps. *Mammalia*, 46 : 107-109.
- CHARLESWORTH, B. (1980). — *The evolution of age-structured populations*. Cambridge University Press, Cambridge (U.K.).
- CLANCEY, P.A. (1977). — Variation and the relationships of the brownheaded parrots of the Eastern African lowlands. *Bonn. Zool. Beitr.*, 28 : 279-291.
- CONNOR, P.G. (1983). — Taxonomy, distribution and evolution of golden plovers (*Pluvialis dominica* and *P. fulva*). *Auk*, 100 : 607-620.
- CONOVER, W.J. (1971). — *Practical Nonparametric Statistics*. J. Wiley & sons, New York.
- CORBIN, K.W. et SIBLEY, C.G. (1977). — Rapid evolution in the Orioles of the genus *Icterus*. *Condor*, 79 : 335-342.
- DILGER, W.C. (1956a). — Adaptive modifications and ecological isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Wilson Bull.*, 68 : 171-199.
- DILGER, W.C. (1956b). — Hostile behavior and reproductive isolating mechanisms in the thrush genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Auk*, 73 : 313-353.
- EMLEN, S.T., RISING, J.D. et THOMPSON, W.L. (1975). — A behavioral and morphological study of sympatry in the Indigo and Lazuli Buntings of the great plains. *Wilson Bull.*, 87 : 145-179.
- ENDLER, J.A. (1973). — Gene flow and population differentiation. *Science*, 179 : 243-250.
- ENDLER, J.A. (1977). — *Geographic variation, speciation and clines*. Princeton Univ. Press, N.J., U.S.A.
- FERRY, C. (1975). — Des fauveltes bilingues. *La Recherche*, 56 : 486-487.
- FERRY, C. (1977). — The mapping method applied to species problems. Interspecific territoriality of *Hippolais icterina* (Vieil.) and *Hippolais polyglotta*. *Polish evol. Stud.*, 3 : 145-146.
- FORD, E.B. (1954). — Problems in the evolution of geographical races. In *Evolution as a Process*, Huxley, J.S., Hardy, A.C. & Ford, E.B. (Eds), Londres. Allen & Unwin.
- FORD, J. (1979). — Subspeciation, hybridization and relationship in the Little shrike-thrush *Colluricincla megarrhyncha* of Australia and New-Guinea. *Emu*, 79 : 195-210.
- FORD, J. (1983). — Speciation in the Ground-thrush complex *Zoothera dauma* in Australia. *Emu*, 83 : 195-210.
- FORD, J. (1985). — Secondary contact between subspecies of the White-browed scrub-wren in Eastern-Australia. *Emu*, 85 : 92-96.
- HAFNER, J.C. (1982). — Genetic interaction at a contact zone of *Uroderma bilobatum* (Chiroptera : Phyllostomatidae). *Evolution*, 36 : 852-862.
- HARDY, J.W. et DICKERMAN, R.W. (1965). — Relationships between the forms of the Red-winged blackbird in Mexico. *Living Bird* (1) : 107-129.
- HARTERT, E. (1910-1932). — *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. Friedlander & Sonn. Berlin.
- HOMeyer, E.F.v. (1870-1871). — Über portugiesische Vögel. *Erinnerungsschrift an d. Vers. d. deutschen Ornithologen in Görlitz im Mai, Anlage C-S* : 46-48.
- HERSHKOVITZ, P. (1982). — Subspecies and geographic distribution of black mantle tamarins *Sanguinus nigricollis* Spix (Primates : Callitrichidae). *Proc. biol. Soc. Washington*.
- HOWELL, F.C. (1952). — Pleistocene glacial ecology and evolution of « classic Neanderthal man ». *Southwestern J. Anthropol.*, 8 : 337-410.
- HUXLEY, J.S. (1939). — Clines : an auxiliary method in taxonomy. *Bijdrag Dierk.*, 27 : 491.
- HUXLEY, J.S. (1942). — *Evolution : The modern synthesis*. Londres, Allen & Unwin.
- HUXLEY, J.S., HARDY, A.C. et FORD, E.B. (1954). — *Evolution as a process*. Londres, Allen & Unwin.
- JOHNSON, N.K. (1980). — Character variation and evolution of sibling species in the *Empidonax difficilis-flavescens* complex (Aves, Tyrannidae). *University Calif. Publ. Zool.*
- JOHNSON, N.K. et JOHNSON, C.B. (1985). — Sympatry, hybridization and mate preference in *Sphyrapicus ruber dagetti* and *S. nuchalis*. *Auk*, 102 : 871-897.
- JOHNSON, N.K. et ZINK, R.M. (1983). — Speciation in sapsuckers (*Sphyrapicus*). I. Genetic differentiation. *Auk*, 100 : 871-897.
- KEAR, J. (1973). — Effect on age-breeding in the Nene (*Branta sandwicensis*). *Ibis*, 115 : 473.
- KEAST, A. (1961). — Bird speciation on the Australian continent. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 123 : 305-495.
- LACK, D. (1946). — Do juvenile birds survive less well than adults ? *Brit. Birds*, 39 : 258-264.
- LEBRETON, J.D. (1981). — *Contribution à la dynamique des populations d'oiseaux. Modèles mathématiques en temps discret*. Thèse Univers. Claude Bernard, Lyon.

- LEBRETON, J.D. (1981a). — Les modèles déterministes en temps discret. In *Les modèles déterministes en biologie*, Miller & Lebreton (Ed.), Masson, Paris.
- LYNES, H. (1914). — Remarks on geographical distribution of Chiffchaff and Willow warbler. *Ibis*, 56 : 304-314.
- MASON, I.J., MCKEAN, J.L. et DUSZINSKI, M.L. (1984). — Geographical variation in the Pheasant coucal *Centropus phasianus* (Latham) and a description of a new subspecies in Timor. *Emu*, 84 : 1-15.
- MAYAUD, N. (1943). — L'avifaune des Landes. *L'Oiseau et R.F.O.*, 13 : 71-72.
- MAYR, E. (1942). — *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univers. Press New York.
- MAYR, E. (1948). — The bearings of the new systematics on genetical problems. *Adv. Genetics*, 2 : 205-237.
- MAYR, E. (1974). — *Populations, espèce et évolution*. Traduction de la 2<sup>e</sup> édition anglaise, 1969.
- MEISE, W. (1928). — Die Verbreitung der Aaskrähne (Formenkreis *Corvus corone*). *J. Orn.*, 76 : 1-203.
- MEISE, W. (1975). — Natürliche Bastardpopulationen und Speziation. Probleme bei Vögeln. *Abh. Vögel. Abh. Verh. Naturwiss. Hamburg*, 18/19 : 187-254.
- MUNTANER, J., FERRER, X. et MARTINEZ-VILLALTA, A. (1984). — *Atlas dels ocells nidificants de Catalunya i Andorra*. Ketres. Barcelone.
- NIETHAMMER, G. (1963). — Zur Kennzeichnung des Zilpzalps der iberischen Halbinsel. *J. Orn.*, 104 : 403-411.
- PERRINS, C.H. et MOSS, D. (1974). — Survival of young Great tit in relation to the age of female parents. *Ibis*, 116 : 220-224.
- PRIGOGINE, A. (1980). — Hybridization between the Paradise flycatcher *Terpsiphone rufiventer* and *T. bedfordi*. *Proc. Pan. African Congr.*, 4 : 17-21.
- PRIGOGINE, A. (1983). — Contacts secondaires entre les taxons appartenant à la sous-espèce *Dendropicos goertae. Gerfaut*, 73 : 9-83.
- RAITT, R.G. et HARDY, J.W. (1970). — Relationships between two partly sympatric species of thrushes (*Catharus*) in Mexico. *Auk*, 87 : 20-57.
- RISING, J.D. (1983a). — The great plains hybrid zones. *Current Orn.*, 1 : 131-157.
- RISING, J.D. (1983b). — The progress of Oriole hybridization in Kansas. *Auk*, 100 : 885-897.
- ROHWER, S.A. (1973). — Significance of sympatry to behavior of great plains meadowlarks. *Evolution*, 27 : 44-57.
- SALOMON, M. (1982). — *Cas possible de spéciation allopatrique : Le Pouillot vélocité ibérique *Phylloscopus collybita brehmii**. Mémoire de D.E.A., M.N.H.N. & Université Paris VII.
- SCHIFFERLI, L. et SCHIFFERLI, A. (1980). — Die Verbreitung des Haussperlings *Passer d. domesticus* und Italiensperling *P. d. italiae* im Tessin und im Misox. *Orn. Beobachter*, 77 : 21-26.
- SEEBOHM, H. (1878). — Contribution to the ornithology of Siberia. *Ibis*, IV, 2 : 328-331.
- SEELANDER, R.K. et GILLER, D.R. (1961). — Analysis of sympatry of Great-tailed and Boat-tailed grackles. *Condor*, 63 : 29-86.
- SHORT, L.L. (1969). — Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk*, 86 : 84-105.
- SIBLEY, G.C. (1957). — The evolutionary and taxonomic significance of sexual selection and hybridization in birds. *Condor*, 59 : 166-191.
- SIBLEY, G.C. et SHORT, L.L. Jr (1964). — Hybridization in the orioles of Great Plains. *Condor*, 62 : 130-150.
- STENHOUSE, J.H. (1921). — Bird notes from Southern-Spain. *Ibis*, 63 : 573-594.
- THIELCKE, G. et LINSENMAYER, K.E. (1963). — Zur geographischen Variation des Gesanges des Zilpzalps *Phylloscopus collybita* in Mittel- und Süd-West Europa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis *P. trochilus*. *J. Orn.*, 104 : 372-402.
- THIELCKE, G., WUSTENBERG, K. et BECKER, P.H. (1978). — Reaktion von Zilpzalp und Fitis (*Phylloscopus collybita*, *Phylloscopus trochilus*) auf verschiedene Gesangsformen des Zilpzalps. *J. Orn.*, 119 : 213-226.
- TICEHURST, C.B. et WHISTLER, H. (1928). — On the avifauna of Galicia. *Ibis*, 70 : 663-683.
- VAURIE, C. (1954). — *The Birds of the Palearctic Fauna*. Witherby, Londres.
- WITHERBY, H.F. (1928). — On the birds of central Spain, with some notes on those of South-East Spain. *Ibis*, 70 : 592-593.
- WOINARSKI, J.C.Z. (1984). — Interbreeding of the Spotted- and Yellow-rumped pardalotes *Pardalotus punctatus* and *P. xanthopygus*. *Emu*, 84 : 80-86.
- WOINARSKI, J.C.Z., DORWARD, D.F. et CULLEN, J.M. (1983). — Variation in the *Pardalotus striatus* complex in south-eastern Australia. *Emu*, 83 : 82-93.

## ANNEXE A Démonstration de la formule I du modèle

Soit  $x, y$  et  $z$  les effectifs respectifs des Pouillots véloces européens, ibériques et "Mischsänger" dans un secteur  $k$ .

$$p(k) = x/(x+y+z) \quad q(k) = y/(x+y+z) \quad r(k) = z/(x+y+z)$$

Considérons maintenant le sous-ensemble des Pouillots véloces de forme pures,  $A$  et  $B$  les fréquences respectives de *collybita* et de *brehmii* dans ce sous-ensemble. Sous l'hypothèse d'une diminution de *brehmii* et d'un accroissement de *collybita* qui soient linéaire le long d'un T.S.T.,  $A$  et  $B$  sont des fonctions affines de  $k$  à valeurs dans  $[0, 1]$ .

$$A(k) = x/(x+y) = (k-1)/(n-1) \quad B(k) = y/(x+y) = (n-k)/(n-1)$$

En remplaçant dans les formules de  $p(k), q(k)$  et  $r(k)$ :

$$p(k) = \frac{x/(x+y)}{(x+y+z)/(x+y)} = \frac{(k-1)/(n-1)}{1+z/(x+y)} \quad (1); \quad q(k) = \frac{(n-k)/(n-1)}{1+z/(x+y)} \quad (2);$$

$$r(k) = z/[(x+y) + z] \quad (3). \quad (1), (2) \text{ et } (3) \Rightarrow z = (x+y)[r(k)/(1-r(k))]$$

En remplaçant  $z$  dans  $p(k)$  et  $q(k)$ , on obtient les équations (1) et (2) du système I.

Au départ, début de la génération  $\alpha = 0$ , des populations génétiquement isolées se trouvent en contact ( $H_{15}$ : Hypothèse de THIELCKE & LINSENMAIR (1963)).

Nombre de Pouillots véloces mâles ou femelles:  $N \Rightarrow$  Nombre de Pouillots véloces:  $2N$  d'après  $H_5$ .

Proportion de Pouillots véloces européens:  $p$  ( $H_{14}$ )

Proportion de Pouillots véloces ibériques:  $q$

### Notation

$\alpha$  représente saison de reproduction.  $2N_\alpha$  est le nombre de Pouillots véloces et  $p_\alpha, q_\alpha, r_\alpha$  les proportions relatives des formes européennes, ibériques et hybrides au début de la reproduction  $\alpha$ . Donc  $p_0 = p, q_0 = q, r_0 = r$  et  $N_0 = N$ .

#### 1. Passage de $\alpha=0$ à $\alpha=1$

Les pourcentage des couples homogames européens, homogames ibériques et hétérogames sont donc, d'après l'hypothèse  $H_{16}$  respectivement:  $p^2, q^2$  et  $2pq$ . Soit  $R$  le pourcentage de Pouillots véloces qui se reproduisent. En vertu de  $H_{12}$  et  $H_{13}$ , il y a  $\nu NR$  couples.

D'après  $H_2$ , un Pouillot véloce, quelque soit sa "race", a en moyenne  $\nu$  jeunes. Donc, le nombre total de jeunes produits en  $\alpha = 0$  est:  $\nu NR$  dont

- .  $\text{vNRp}^2$  jeunes issus de couples homogames européens, donc de race européenne,
  - .  $\text{vNRq}^2$  jeunes issus de couples homogames ibériques, donc de "race" ibérique,
  - .  $2\text{vNRpq}$  jeunes issus de couples hétérogames, donc hybrides (ou "Mischsänger"),
- d'après  $H_9$ .

En vertu des hypothèses  $H_3, H_8, H_9$  et  $H_{10}$ , on peut poser  $\tau^{(0)}$  taux de survie annuel des adultes (Pouillots véloces nés avant la saison de reproduction en cours) et  $\tau^{(1)}$  taux de survie annuel des jeunes (Oiseaux nés pendant la saison de reproduction en cours);  $\tau^{(1)}$  ne dépend pas de  $\alpha$ ;  $\tau^{(0)} > \tau^{(1)}$ .

Le nombre de Pouillots véloces vivants au début de la saison  $\alpha = 1$  sera :

$$\text{vNR}\tau^{(1)} + 2\text{N}\tau^{(0)} = 2\text{N}_1, \text{ à condition que l'hypothèse } H_{11} \text{ soit remplie.}$$

Soit  $p_1, q_1,$  et  $r_1$  les proportions respectives de *collybita*, *brahmi* et intermédiaires au début de la génération  $\alpha = 1$  :

$$\left\{ \begin{array}{l} p_1 = \frac{\text{vp}^2\text{R}\tau^{(1)} + 2\text{p}\tau^{(0)}}{\text{vR}\tau^{(1)} + 2\tau^{(0)}} \\ q_1 = \frac{\text{vq}^2\text{R}\tau^{(1)} + 2\text{q}\tau^{(0)}}{\text{vR}\tau^{(1)} + 2\tau^{(0)}} \\ r_1 = \frac{2\text{vpqR}\tau^{(1)}}{\text{vR}\tau^{(1)} + 2\tau^{(0)}} \end{array} \right. \quad (1)$$

## 2. Passage de $\alpha = 1$ à $\alpha = 2$

Nous avons donc  $\text{NR}$  couples représentables sous forme de table (Tab. 10).

Nombre de jeunes par "race" au début de la génération  $\alpha = 2$ .

européens:  $\text{vN}_1\text{R}\tau^{(1)} (p_1 + (1/2)r_1)^2$

ibériques:  $\text{vN}_1\text{R}\tau^{(1)} (q_1 + (1/2)r_1)^2$

hybrides:  $\text{vN}_1\text{R}\tau^{(1)} ((1/2)r_1^2 + q_1r_1 + p_1r_1 + 2p_1q_1)$

TABLEAU X

Tableau des pseudo-génotypes ( $p1 = p_1$ , etc... ; les nombres dans les cases représentent les proportions conditionnelles en F1).

femelles mâles	p1 eur//eur	q1 ib//ib	r1 eur//ib
p1 eur//eur	eur//eur 1	eur//ib 1	eur//eur 1/2 eur//ib 1/2
p2 ib//ib	eur//ib 1	ib//ib 1	eur//ib 1/2 ib//ib 1/2
p3 eur//ib	eur//eur 1/2 eur//ib 1/2	eur//ib 1/2 ib//ib 1/2	eur//eur 1/4 eur//ib 1/2 ib//ib 1/4

Nombre total de Pouillots véloces européens vivants, au début de  $\alpha = 2$  :

$$2 N_2 = 2 N_1 \tau^{(0)} + v N_1 R \tau^{(1)}, \text{ dont } v N_1 R \tau^{(1)} (p_1 + (1/2)r_1)^2 + 2 N_1 \tau^{(0)} p_1$$

Pouillots véloces européens,  $v N_1 R \tau^{(1)} (q_1 + (1/2)r_1)^2 + 2 N_1 \tau^{(0)} q_1$  Pouillots véloces

ibériques, et  $v N_1 R \tau^{(1)} ((1/2)r_1^2 + q_1 r_1 + p_1 r_1 + 2p_1 q_1) + 2\tau^{(0)} r_1$  Pouillots véloces hybrides.

Les proportions  $p_2$ ,  $q_2$  et  $r_2$  au début de la saison de reproduction d'  $\alpha = 2$  sont donc:

$$\left\{ \begin{array}{l} p_2 = \frac{v R \tau^{(1)} [p_1 + (1/2)r_1]^2 + 2 \tau^{(0)} p_1}{v R \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)}} \\ q_2 = \frac{v R \tau^{(1)} [q_1 + (1/2)r_1]^2 + 2 \tau^{(0)} q_1}{v R \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)}} \\ r_2 = \frac{v N_1 R \tau^{(1)} [(1/2)r_1^2 + q_1 r_1 + p_1 r_1 + 2p_1 q_1] + 2\tau^{(0)} r_1}{v R \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)}} \end{array} \right. \quad (2)$$

Par récurrence, nous démontrons les relations suivantes:

$$\left\{ \begin{array}{l} p_m = \frac{VR \tau^{(1)} (p_{m-1} + 0,5 r_{m-1})^2 + 2 \tau^{(0)} p_{m-1}}{VR \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)}} \\ q_m = \frac{VR \tau^{(1)} (q_{m-1} + 0,5 r_{m-1})^2 + 2 \tau^{(0)} q_{m-1}}{VR \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)}} \\ r_m = \frac{VR \tau^{(1)} (0,5 r_{m-1}^2 + q_{m-1} r_{m-1} + p_{m-1} r_{m-1} + 2 p_{m-1} q_{m-1}) + 2 \tau^{(0)} r_{m-1}}{VR \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)}} \end{array} \right. \quad (3)$$

Maintenant, on cherche à trouver la proportion de Pouillots véloces hybrides à la m<sup>ème</sup> génération en fonction de  $\tau(0)$ ,  $\tau(1)$ ,  $v$ ,  $p$  et  $q$ .

Soit  $K = VR \tau^{(1)} / (VR \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)})$  et  $L = 2 \tau^{(0)} / (VR \tau^{(1)} + 2 \tau^{(0)})$

En remplaçant dans le résultat 2 les expressions en  $V$  et  $\tau$  adéquate par  $K$  et  $L$ , et en utilisant le résultat 1, on démontre aisément que :

$$p_2 = K p^2 + L p_1; \quad q_2 = K q^2 + L q_1 \quad \text{et} \quad r_2 = 2Kpq + L r_1 \quad (4)$$

D'après le résultat (3), pour  $m > 2$ ,  $p_m = K(p_{m-1} + (1/2)r_{m-1}) + L p_{m-1}$ ;

$$q_m = K(q_{m-1} + (1/2)r_{m-1}) + L q_{m-1} \quad \text{et} \quad r_m = 1 - p_m - q_m$$

En retranchant  $p_m$  et  $q_m$  par induction, et en utilisant le résultat (4),  $p_m - q_m = 2p - 1$  (5).

D'après le résultat 3, après qu'on y ait substitué  $K$  et  $L$ , on vérifie facilement que  $p_m - L p_{m-1} = K p^2$

$$\left\{ \begin{array}{l} p_m = K p^2 + L p_{m-1} \\ L p_{m-1} = K p^2 + L^2 p_{m-2} \\ \dots \\ L^{m-2} p_2 = K p^2 + L^{m-1} p_1 \\ L^{m-1} p_1 = K p^2 + L p \end{array} \right.$$

On obtient  $p_m = L^m p + (1 + L^2 + L^3 + \dots + L^{m-1}) K p^2 = L^m p q + p^2$

Comme  $L < 1$ ,  $p_m \xrightarrow{m \rightarrow \infty} p^2$

Dans ce modèle, pour un secteur donné, le processus tend vers un équilibre stable caractérisé par les proportions relatives des Pouillots véloces ( $p_e, q_e, r_e$ )

$$p_e = \lim_{m \rightarrow \infty} p_m; \text{ d'où } p_e = p^2 \quad (6). \text{ On a donc: } \begin{cases} p_m = L^{m+1}pq + p^2 \\ q_m = L^{m+1}pq + q^2 \\ r_m = 1 - p_m - q_m \end{cases} \quad (7) \quad \& \quad \begin{cases} p_e = p^2 \\ q_e = q^2 \\ r_e = 1 - p_e - q_e \end{cases} \quad (8)$$

On montre de façon triviale que :  $r_m = 2pq(1 - L^{m+1})$ , et donc :

$$r_m = 2pq \{ 1 - [ 2\tau^{(0)} / (\sqrt{Rt^{(1)} + 2t^{(0)}}) ]^{m+1} \} \quad (9)$$

Résultat intéressant uniquement si p et m sont connus, ce qui dans notre problème n'est pas le cas.

Par contre, quand le nombre de générations est grand ( $m \rightarrow \infty$ ), nous avons un scénario proche du nôtre (cas de populations autrefois géographiquement isolées- d'après THIELCKE(1963) pendant la dernière glaciation- et qui se sont retrouvées depuis la fin de cette époque en contact).

$$\lim_{m \rightarrow \infty} r_m = 2pq = 2\sqrt{p_e q_e}$$

D'où le résultat, qui nous donnera la proportion des hybrides d'un secteur où  $p_e$  est la proportion de collybita,  $q_e$  la proportion de brehmi; sous la condition d'absence totale d'isolement reproductif. On retrouve la relation d'HARDY-WEINBERG :  $r_e = 2\sqrt{p_e q_e}$

#### ANNEXE B Résolution du système d'équation I

$p = (1-r)[(k-1)/(n-1)]$ ;  $q = (1-r)[(n-k)/(n-1)]$  &  $r = 2\sqrt{pq}$  (1),  $r^2 = 4pq$  a pour solution non trivialement négative  $r = -2p + 2\sqrt{p}$ ; par un raisonnement d'analyse très élémentaire, du dernier résultat découle:

Proposition:  $0 \leq r \leq 1/2$  et donc bien une proportion.

La proportion maximale d'hybrides possible dans un secteur est 1/2; dans cette situation, les proportions des Pouillots véloces européens et ibériques sont égales et valent 1/4; on retrouve les proportions d'HARDY-WEINBERG

D'après (1),  $p = (1 + 2p - 2\sqrt{p})[(k-1)/(n-1)]$

$s^2 = (1 + 2s^2 - 2s)A$ , si on pose  $[(k-1)/(n-1)] = A$ . De là, on tire:  $(1-2A)s^2 + 2As - A = 0$ .

2 cas sont possibles:  $A = 1/2$  ou  $A \neq 1/2$

1.  $A = 1/2$ , alors  $s = 1/2$  et  $p = 1/4$ ,  $r = 1/2$  et  $q = 1/4$ .

2.  $A \neq 1/2$ , alors  $\Delta' = A^2 + (1-2A)A = -A^2 + A$

On démontre très facilement que  $q = [(1-A)/A] p$   
 D'où la solution unique  $(p, q, r)$  du résultat II p. 35.

-----

**ANNEXE C** Démonstration des propriétés des courbes théoriques des T.S.T.

Propriété 1.  $p(k) = q(n-k)$

Avant de démontrer cette égalité, posons  $p(A) = p(k)$  et  $q(A) = q(k)$ .

$p: A \rightarrow p(k)$  est la fonction qui, à 1 proportion de *collybite*  $A = (k-1)/(n-1)$  parmi les formes pures fait correspondre la proportion de *collybite* parmi tous les Pouillots du secteur k.

De même,  $q: A \rightarrow q(k)$  fait correspondre à la proportion  $(k-1)/(n-1)$  d'européens parmi les formes pures fait correspondre la proportion de *brahmi*  $q(A)=q(k)$  parmi toutes les formes du secteur k.

Lemme:  $q(B) = p(A)$

Démonstration:  $q(B) = \{[(1-B)]/B\} \{B/(1-2B)^2\} \{1-2\sqrt{B-B^2}\} =$   
 $[A/(1-2+2A)^2] \{1-2\sqrt{1-A-(1-A)^2}\} = [A/(1-2A)^2] \{1-2\sqrt{A-A^2}\}$   
 $= p(A)$  lemme démontré

D'où,  $p(k) = q(n-k)$ ; en effet,  $q(n-k) = q(B) = p(A) = p(k)$  q.e.d.

Propriété 2.  $p(k)$  est une fonction croissante;  $q(k)$  une fonction décroissante.

Nous allons démontrer deux propositions qui, réunis, prouvent la propriété 2.

Lemme: L'extension de la fonction  $p(\cdot)$  sur R est continue.

Démonstration:

Par définition,  $p(k) = p(A)$

Soit  $p_\theta(x)$  extension de  $p(k)$  dans R et  $A_\theta(x)$  extension de  $A(k)$  dans R.

$$A_\theta(x) = (x - 1) / (n - 1)$$

$A_\theta$  et  $p$  sont des fonctions à valeurs dans  $[0, 1]$ .  $A_\theta$  est continue, définie dans R ;

et  $p$  est continue, définie dans  $R - \{1/2\}$ . Donc,  $p_\theta$  est continue dans  $[0, 1] - \{1/2\}$ .

Lemme:  $p_\theta$  est une fonction continue dans  $[0, 1]$ .

$p_\theta(A_\theta)$  peut s'écrire:  $p_\theta(A_\theta) = [A_\theta / (1-2A_\theta)^2] \{1-2\sqrt{A_\theta-A_\theta^2}\}$  si  $A_\theta \neq 1/2$ ,

et  $p_\theta(A_\theta) = 1/4$  si  $A_\theta = 1/2$ .

Pour la simplification de l'exposé, appelons  $A_0$  par abus de langage  $A$ . Soit  $p_1$  la restriction de  $p$  à  $\mathbb{R} - \{1/2\}$ . Il faut et il suffit que  $\lim_{A \rightarrow 1/2} p_1 = p(1/2) = 1/4$  pour démontrer le lemme.

Soit  $z = A - (1/2)$ . On prouve aisément que  $p(A) = \{ [z + (1/2)] / 4z^2 \} (1 - 2\sqrt{A - A^2})$

$A - A^2 = 1/4 - z^2$ ; d'où:  $p_1(A) = \{ [z + (1/2)] / 4z^2 \} (1 - 2\sqrt{1/4 - z^2})$

$\sqrt{1/4 - z^2}$  est une fonction du type  $\sqrt{a - z^2}$ .

$h(z) = \sqrt{a - z^2} = h(0) + [h'(0)/(1!)]z + [h''(0)/(2!)]z^2 + o(z^3)$

(Il s'agit du développement d'une fonction d'après la formule de Mac-Laurin.)

$h'(0) = -2z/[2(a - z^2)^{-1/2}]$  en  $0 = 0$ , et  $h''(0) = -(a - z^2)^{-1/2}$  en  $0 = -1/\sqrt{a}$

Donc,  $\sqrt{a - z^2} \sim \sqrt{a} - (1/2\sqrt{a})z$  au voisinage de  $z=0$ .

Si  $a=1/4$ ,  $h(z) = \sqrt{1/4 - z^2} \sim 1/2 - z^2$

D'où,  $p_1(A) = \{ [z + (1/2)] / 4z^2 \} [1 - 2(\frac{1}{2} - z^2)] = \frac{z}{2} + \frac{1}{4}$

Donc,  $\lim_{z \rightarrow 0} p_1(A) = \lim_{A \rightarrow 1/2} p_1(A) = z/2 + 1/4 = p(1/2)$  q.e.d.

Lemme: La fonction  $p$  est bijective.

En effet, on démontre aisément -par un raisonnement d'algèbre élémentaire- que  $\text{Noy}(p) = \{0\}$  et  $\text{Im}(p) = [0, 1]$ .

De ces trois lemmes, on tire -également par un théorème classique de l'analyse- la propriété II.

La propriété III se démontre de la façon suivante:

Si  $n$  est impair,  $k = \frac{n+1}{2}$  est le secteur central:  $p(\frac{n+1}{2}) = p(A=1/2) = 1/4$ .

De même,  $q(\frac{n+1}{2}) = q(A=1/2) = 1/4$ .

Si  $n$  est impair,  $A(n/2) = \frac{(n-2)/2}{n-1} = A_1$

$A(\frac{(n+2)/2}{2}) = \frac{[(n+2)/2]-1}{n-1} = \frac{n/2}{n-1} = \frac{1}{2} \frac{n}{n-1} = A_2$

Soit  $A$  la moyenne de  $A_1$  et de  $A_2$ .

$$A = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} \frac{n-2+n}{n-1} \right) = \frac{1}{2} \frac{1}{2} \frac{2(n-1)}{n-1} = \frac{1}{2}$$

D'où,  $p(A) = q(A) = 1/4$ . Nous avons vu qu'au voisinage de  $A=1/2$  ( $z=0$ ),

$$p(A) \sim (z/2) + (1/4) = (1/2) [A - (1/2)] + 1/4 = (1/2) A$$

Au voisinage de  $A=1/2$ ,  $p$  est une forme linéaire.

Quand les secteurs centraux ont un  $A$  proche de  $1/2$ ,

$$p\left(\frac{A_1+A_2}{2}\right) = \frac{1}{2} p(A_1) + \frac{1}{2} p(A_2)$$

' q.e.d.