

SUCCÈS DE LA REPRODUCTION ET TAUX DE SURVIE DU GOBEMOUCHE NOIR *FICEDULA HYPOLEUCA* DANS L'OUEST DE LA SUISSE, EN MARGE DE SON AIRE DE RÉPARTITION

PIERRE-ALAIN RAVUSSIN, DANIEL ARRIGO, MICHAEL SCHAUB & ALEXANDRE ROULIN



P.-A. Ravussin

Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* mâle. Baulmes VD, 5 juin 2006.

En Suisse romande, le Gobemouche noir atteint la limite ouest de son aire de répartition centre européenne et, dans le nord du canton de Vaud, il n'est présent, en tant que nicheur, que depuis la deuxième moitié du XX^e s. Les populations installées à Baulmes et sur la rive nord du lac de Neuchâtel font l'objet de suivis à long terme, dont les résultats mettent en évidence l'importance relative du succès de reproduction, du taux de survie et du taux d'immigration dans leur maintien.

Le Gobemouche noir a connu une phase d'expansion remarquable dans le nord du canton de Vaud entre les années 1965 et 1985. Avant 1965, il était absent de cette région en tant qu'espèce nicheuse. Poursuivant une expansion vers l'ouest, il s'est d'abord installé près de Grandson VD en 1967 (SERMET 1968), puis dans la région de Baulmes VD à partir de 1974 (RAVUSSIN & NEET 1995). La mise en place de réseaux de niochirs dans ces

secteurs a incontestablement favorisé l'établissement durable de populations. Toutefois, cette condition sans doute nécessaire pour son installation n'est pas suffisante, comme en témoigne l'absence d'établissement dans d'autres réseaux de niochirs posés de longue date dans des endroits distants d'à peine quelques dizaines de kilomètres, comme par exemple dans les régions de Cossonay VD ou de Lausanne VD. Ces secteurs sont pourtant régu-

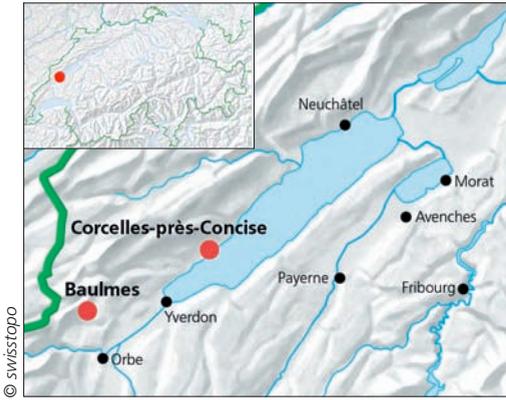


Fig. 1 – Localisation des deux populations étudiées.

lièrement visités par des oiseaux migrateurs, nombreux entre mi-avril et mi-mai. Des chanteurs s’y manifestent chaque année, mais la nidification reste l’exception.

Cette situation a changé depuis le début de la dernière décennie du XX^e s. L’expansion qui avait caractérisé l’espèce depuis plus d’une vingtaine d’années semble s’être alors interrompue et le suivi de certaines populations montre que les effectifs de nicheurs sont au mieux restés stables, mais, plus souvent, ont chuté de manière parfois importante (RAVUSSIN & NEET 1995; SCHMID *et al.* 1998; J. Trüb, comm. pers.).

Ce travail a pour but d’analyser les paramètres locaux de la nidification et de la survie de deux populations suivies de manière détaillée depuis de nombreuses années. Il s’agit de la population de Baulmes VD, en déclin marqué depuis la fin des années quatre-vingt et de celle établie dans les réseaux de nichoirs de la rive nord du lac de Neuchâtel, sur les communes d’Onnens VD, Corcelles-près-Concise VD et Bonvillars VD qui, elle, maintient plus ou moins ses effectifs. Le but de ce travail est d’analyser la dynamique et la survie de ces deux populations afin de mettre en évidence d’éventuelles différences. A Baulmes, la population nicheuse est isolée 15 km environ à l’WSW des populations les plus proches et les jeunes ont été bagués en nichoirs dès 1978. A partir de 1980, un programme d’étude et de baguage a été initié. Les nichoirs ont été visités de manière beaucoup plus systématique dans le but de déterminer les principaux paramètres de la nidification (date et grandeur de ponte, taux d’éclosion, succès d’élevage) avec le baguage

systématique de tous les jeunes, ainsi que de la plupart des adultes qui nourrissent. Un travail identique est effectué depuis 1988 pour la population suivie sur la rive nord du lac de Neuchâtel. Ces suivis à long terme, uniques en Suisse pour cette espèce en marge de son aire de répartition (GLUTZ VON BLOTZHEIM & BAUER 1993), se poursuivent encore à l’heure actuelle. L’analyse détaillée des paramètres de la nidification de ces deux populations devrait permettre de mettre en évidence quelques facteurs clés permettant d’en appréhender l’évolution.

D’un précédent travail (RAVUSSIN & NEET 1995), il ressortait que la population de Gobemouche noir de la région de Baulmes, à 650 m d’altitude au pied du Jura, avait une période de ponte relativement tardive par rapport à ce qui prévaut dans d’autres populations du centre de l’Europe. Cette date de ponte est étroitement corrélée à la grandeur de ponte, avec une diminution d’environ un œuf en deux semaines. Cela affecte négativement la productivité de cette population. Cette donnée est même fondamentale pour le Gobemouche noir qui, contrairement à la plupart des autres espèces de Passereaux, n’a qu’une seule ponte annuelle dont la grandeur est plutôt faible. Dans la région de Corcelles-près-Concise, la date de ponte pourrait être plus précoce étant donné que cette population est située à une altitude plus basse (430 m), ce qui pourrait contribuer à légèrement augmenter la grandeur de ponte. La population est moins isolée, proche d’autres populations établies plus à l’est. Des nidifications sporadiques ont d’ailleurs été constatées sur l’ensemble de la rive nord-est du lac de Neuchâtel.

Zone d’étude

Les deux populations sont localisées à l’ouest de la Suisse, dans le nord du canton de Vaud (fig. 1). Celle de Baulmes (46°47’N/6°32’E) occupe une surface d’environ 100 ha autour du village, à une altitude comprise entre 600 et 700 m environ. Le nombre de nichoirs installés sur cette surface a varié de 20 jusqu’en 1979 à plus d’une centaine dès 1986 (tabl. 1). Ils sont placés pour la plupart en lisière de forêt, le long de haies, dans des bosquets ou sur des arbres isolés bordant des prairies permanentes, ou encore dans des vergers à haute tige. Une vingtaine de nichoirs supplémentaires ont été installés et contrôlés entre 1984 et 1998 aux alen-



tours du village de Vuitebœuf VD, situé à 3 km au nord-est de Baulmes.

Sur la rive nord du lac de Neuchâtel, le réseau de nichoirs est installé dans des ripisylves et des parcs. Il occupe une surface d'environ 20 ha répartis sur 2,7 km de rive, sur les communes d'Onnens VD, de Bonvillars VD et de Corcelles-près-Concise VD (46°50'N/6°42'E), à une altitude de 430 m. Son suivi a débuté en 1986, pour quelques nichoirs d'Onnens, puis s'est étendu à Corcelles-près-Concise l'année suivante et est devenu exhaustif dès 1988. La différence d'altitude entre les deux sites d'étude implique une différence de température moyenne, mais aussi de précipitations. Ainsi, la température moyenne d'avril à octobre est de 3°C plus basse à Baulmes qu'à Corcelles, alors que les précipitations y sont supérieures de l'ordre de 20 % (PRIMAULT 1972). Les nichoirs sont présents à des densités bien plus élevées qu'à Baulmes, ce qui pourrait aussi expliquer en partie les différences de résultats.

Méthode de travail

La population de Baulmes est étudiée par P.-A. Ravussin, celle de Corcelles-près-Concise par D. Arrigo. Dès la fin du mois d'avril, chaque nichoir est inspecté au minimum une fois tous les 15 jours et ce jusqu'à la fin juin. Le contenu du nichoir est noté de manière systématique : espèce (les principales autres espèces occupant ces nichoirs sont les Mésanges charbonnière *Parus major*, bleue *P. caeruleus* et noire *P. ater*, la Sittelle torchepot *Sitta europaea* et le Moineau friquet *Passer montanus*), stade de construction du nid, nombre d'œufs en cours de ponte ou en incubation, nombre d'œufs éclos, nombre de jeunes bagués et envolés. Les femelles sont capturées sur les œufs après au moins 10 jours d'incubation, ou sur les jeunes fraîchement éclos. Les mâles (et les femelles qui n'auraient pas été capturées avant) sont capturés lors du nourrissage, alors que les jeunes ont entre 4 et 10 jours. Ces procédures de capture permettent d'éviter l'abandon du nid. Une planchette actionnée par l'observateur permet de fermer le trou de vol lorsque l'adulte est à l'intérieur. Les oiseaux adultes sont bagués ou contrôlés, mesurés (aile, 3^e rémige primaire), pesés.

La date de ponte du premier œuf est déterminée à partir du nombre d'œufs des pontes encore incomplètes, en tenant compte de la ponte d'un œuf chaque jour (LUNDBERG & ALATALO 1992). S'il n'a pas été possible de le faire lors de la ponte, la date du début de ponte est déduite à partir de l'âge des jeunes en tenant compte d'une durée d'incubation moyenne de 14 jours (RAVUSSIN & NEET 1995). La grandeur de ponte est définie lors de la tentative de capture de la femelle après au moins 10 jours d'incubation. Le nombre de jeunes éclos est déterminé lors de l'installation du piège pour la capture du mâle, puis vérifié en présence des œufs non éclos lors du baguage des jeunes, qui est réalisé lorsqu'ils sont âgés d'une dizaine de jours. Le succès ou l'échec de la nidification est déduit de l'observation du nid après l'envol des jeunes. La mesure du poids, au demi-gramme près, et celle de la longueur de la troisième rémige primaire, au millimètre près, a été réalisée chaque jour, de l'éclosion à l'envol, lors de la saison de nidification 1981 ; 35 jeunes issus de 6 nichées du secteur de Baulmes ont ainsi été utilisés comme indicateurs de l'âge de l'oisillon. Les données graphiques ont paru dans un précédent article (RAVUSSIN & NEET 1995). Durant les 7 premiers jours, le gain de poids est de l'ordre de 1,8 g par jour. A cinq jours, les plumes du dos du néoptyle apparaissent. Les yeux s'ouvrent vers le 6^e jour. La croissance de la plume (3^e rémige primaire) devient perceptible dès le 4^e jour et se prolonge jusqu'à l'envol. Aux rémiges primaires et secondaires, les étendards apparaissent au 9^e jour. Pour les six nichées suivies en 1981, la durée de séjour au nid a varié de 14 à 17 jours. L'envol a pu être suivi en quelques occasions : les jeunes quittent le nid les uns après les autres, encouragés par les cris des parents qu'ils rejoignent sur un arbre voisin. L'observation précise du développement des jeunes et les données biométriques collectées permettent donc de définir précisément l'âge de la nichée.

Analyses statistiques

A partir des données de capture de chaque individu (un vecteur pour chaque individu a une longueur égale aux nombres des années et



P.-A. Ravussin

Une femelle Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* apporte une chenille à ses jeunes. Baulmes VD, 5 juin 2006.

avec des éléments 1 et 0, indiquant si l'individu a été capturé lors d'une année (1) ou pas (0)), nous avons estimé les taux de survie locaux, avec des modèles de Cormack-Jolly-Seber (LEBRETON *et al.* 1992). Le taux de survie local est défini comme la probabilité qu'un individu bagué a survécu une année et n'a pas quitté la population. Il intègre donc une combinaison de la survie et de la fidélité au site d'étude. L'avantage de ces modèles est qu'ils considèrent la probabilité qu'a un individu marqué, vivant et présent, d'être capturé (probabilité de recapture). Ces calculs ont été effectués avec le logiciel MARK (WHITE & BURNHAM 1999). Les autres tests statistiques ont été effectués avec le programme JMP. Les tests sont bilatéraux et le seuil de signification est fixé à 0,05.

Résultats

Taux d'éclosion

L'analyse du devenir des œufs pondus montre les résultats suivants : à Baulmes, sur 2163 œufs provenant de 396 pontes déposées entre 1978 et 2004, 1815 (83,9%) ont éclos. Le pourcentage d'éclosion varie annuellement de 62,7% à 100% (tabl. 1). Pour 167 œufs, il s'agit d'une absence totale d'éclosion de la

poncte, probablement suite à la disparition de la femelle. Si l'on exclut ces derniers cas de notre analyse, le taux d'échecs à l'éclosion passe de 16,1% à 9,2%. A Corcelles-près-Concise, le taux d'éclosion est légèrement moindre puisque 2296 œufs ont été pondus en 407 pontes et seuls 1833 (79,8%) ont éclos.

Élevage des jeunes

Les affûts réalisés pour la capture des adultes ont souvent été mis à profit pour déterminer la fréquence de nourrissage. Dans les premiers jours, la femelle passe de longues périodes à réchauffer ses jeunes entre les phases de nourrissage. Par la suite, le taux de nourrissage augmente et leur durée diminue. Le principal facteur de variation dans l'intensité globale du nourrissage dépend de la participation du mâle à cette activité. Celle-ci peut être analogue, voire supérieure à celle de la femelle chez les mâles monogynes. En cas de polygynie, la contribution du mâle à l'élevage des jeunes est moindre. Elle peut même être nulle dans certains cas et c'est sans doute un des facteurs essentiels dans l'explication du succès à l'envol de la nichée et de la survie des jeunes (HUK & WINKEL 2006).



Tabl. 1 – Résultats de la nidification du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* à Baulmes VD, entre 1978 et 2004. Nichoirs disp. = disponibles ou réellement contrôlés. Nids = nids ayant eu au moins un œuf. Œufs = nombre total d'œufs pondus. Env. = nombre de jeunes envolés. % occup. = taux d'occupation des nichoirs par le Gobemouche noir.

Année	Nichoirs disp.	Nids	Œufs	Eclos	% Eclos	Envolés	Env./ nid tenté	Env./ nid réussi	% occup
1978	21	4	23	18	78,3	18	4,50	6,00	19,05
1979	20	8	41	34	82,9	28	3,50	5,60	40,00
1980	34	17	71	59	83,1	41	2,41	4,56	50,00
1981	51	21	118	74	62,7	65	3,10	5,00	41,18
1982	69	13	73	68	93,2	67	5,15	5,58	18,84
1983	73	20	107	85	79,4	75	3,75	4,69	27,40
1984	86	26	141	119	84,4	102	3,92	6,38	30,23
1985	102	22	139	106	76,3	72	3,27	4,80	21,57
1986	117	27	144	108	75,0	85	3,15	4,72	23,08
1987	130	22	121	101	83,5	83	3,77	5,53	16,92
1988	127	24	134	107	79,9	75	3,13	5,00	18,90
1989	127	22	122	103	84,4	72	3,27	4,80	17,32
1990	128	19	103	95	92,2	72	3,79	4,24	14,84
1991	130	17	83	79	95,2	50	2,94	4,17	13,08
1992	126	12	62	46	74,2	43	3,58	4,78	9,52
1993	120	12	65	51	78,5	37	3,08	4,11	10,00
1994	103	12	60	60	100,0	45	3,75	5,00	11,65
1995	93	14	84	79	94,0	70	5,00	5,00	15,05
1996	89	11	59	50	84,7	41	3,73	5,13	12,36
1997	92	12	72	64	88,9	46	3,83	5,11	13,04
1998	92	11	51	48	94,1	39	3,55	4,88	11,96
1999	83	8	46	46	100,0	39	4,88	5,57	9,64
2000	85	10	61	61	100,0	56	5,60	5,60	11,76
2001	89	12	63	56	88,9	35	2,92	3,17	13,48
2002	86	7	42	32	76,2	31	4,43	4,43	8,14
2003	92	6	34	26	76,5	20	3,33	5,00	6,52
2004	96	7	44	40	90,9	39	5,57	5,57	7,29
Total	2461	396	2163	1815		1446			
Moyenne	91,15	14,67	80,11	67,22	83,91	53,56	3,81	4,98	18,25

Tabl. 2 – Résultats de la nidification du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* à Corcelles-près-Concise VD, entre 1989 et 2004.

Année	Nichoirs disp.	Nids	Œufs	Eclos	% Eclos	Envolés	Env./ nid tenté	Env./ nid réussi	% occup
1989	138	18	100	86	86,0	62	3,44	4,76	13,04
1990	138	24	140	120	85,7	87	3,63	4,35	17,39
1991	138	23	132	108	81,8	94	4,09	4,47	16,67
1992	138	26	148	123	83,1	103	3,96	4,68	18,84
1993	146	33	191	167	87,4	137	4,15	5,07	22,60
1994	145	33	178	126	70,8	101	3,06	4,04	22,76
1995	145	28	168	147	87,5	124	4,43	4,96	19,31
1996	148	24	149	109	73,2	84	3,50	4,66	16,22
1997	150	22	133	114	85,7	100	4,55	5,00	14,67
1998	147	26	149	121	81,2	109	4,19	4,54	17,69
1999	147	25	131	87	66,4	81	3,24	4,05	17,01
2000	147	23	144	115	79,9	112	4,87	5,60	15,65
2001	151	28	151	116	76,8	96	3,43	4,57	18,54
2002	151	29	135	106	78,5	82	2,83	4,31	19,21
2003	151	21	108	98	90,7	91	4,33	5,35	13,91
2004	144	24	139	90	64,7	75	3,13	4,68	16,67
Total	2324	407	2296	1833		1538			
Moyenne	145,25	25,44	143,50	114,56	79,97	96,13	3,80	4,69	17,51



P.-A. Ravussin

Une femelle Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* lors du nourrissage. Baulmes VD, 5 juin 2006.

Succès de la reproduction

L'analyse des données disponibles montre que globalement, 2984 jeunes Gobemouches noirs se sont envolés de nos nichoirs entre 1978 et 2004. A Baulmes, 1446 jeunes ont été élevés entre 1978 et 2004, alors que la population de Corcelles-près-Concise a permis l'émancipation de 1538 juvéniles, de 1989 à 2004. Le nombre moyen de jeunes envolés par nid tenté et par nid réussi est donné dans les tableaux 1 et 2. Les variations annuelles sont relativement marquées. Parmi les multiples facteurs susceptibles d'influencer ces paramètres, les conditions atmosphériques régnant durant cette période, ainsi que la prédation, sont sans doute les plus importants. C'est surtout la prédation qui explique les différences marquées entre le nombre de jeunes élevés par nidification tentée et par nichée réussie. Celle-ci peut tout aussi bien se réaliser directement sur les jeunes au nid que sur la femelle au nid (couvant ou réchauffant ses jeunes) ou en chasse, sa disparition aboutissant très généralement à la mort de tous les jeunes de la nichée. Parmi les prédateurs identifiés dont la prédation s'est manifestée au nid, mentionnons par ordre d'importance décroissante, le Loir gris *Glis glis*, le Chat domestique *Felis*

familiaris et la Belette *Mustela nivalis*. L'Epervier d'Europe *Accipiter nisus* a pu être observé capturant des adultes nourrissant. La disparition du mâle occasionne parfois, quant à elle, une réduction du succès d'élevage mais très rarement l'échec complet, c'est-à-dire aucun jeune à l'envol. Les affûts réalisés pour capturer les adultes ne permettent souvent pas de déterminer, en cas d'absence de nourrissage du mâle, si ce dernier a disparu par prédation ou s'il s'agit d'un oiseau polygyne ne nourrissant qu'une seule nichée. Lors de printemps froids et pluvieux, le ravitaillement de la nichée devient problématique. Ce phénomène est accentué chez les couples dont le mâle est polygyne, en raison de sa plus faible contribution au nourrissage (ALATALO *et al.* 1990).

La comparaison du nombre de jeunes envolés (2984) par rapport au nombre d'œufs pondus (4459) aboutit à un taux d'envol de 66,92 %. A Baulmes, le succès d'envol est de 66,85 % (1446 juvéniles envolés sur 2163 œufs pondus et sur 1815 œufs éclos), alors qu'à Corcelles-près-Concise, on obtient 66,99 % (1538 jeunes envolés sur 2296 œufs pondus et 1833 œufs éclos). Il n'existe donc pratiquement aucune différence entre ces deux populations quant à la réussite de la nidi-

fication. Le calcul de la date moyenne de ponte du premier œuf aboutit à « 12,38 » mai pour les années 1989 à 2005 à Corcelles-près-Concise, alors qu'il est de « 14,46 » mai pour les mêmes années à Baulmes. Ces deux jours d'avance (test de t apparié où l'on compare la date moyenne de ponte annuelle des deux populations, $t = 2.87$, $dl = 16$ années, $P = 0.01$), entraînent une grandeur de ponte légèrement augmentée (5,64 contre 5,46). Cette dernière différence n'est toutefois pas significative (test de t apparié, $t = 1.54$, $dl = 16$ années, $P = 0.14$).

Estimation des taux de survie locaux

Dans le cas de la population de Baulmes, 1428 jeunes bagués au nid se sont envolés entre 1979 et 2004 (la cohorte 1978 n'est pas prise en compte car il n'y a pas eu de contrôles d'adultes en 1979). Cent dix neuf d'entre eux (8,33 %, 57 mâles et 62 femelles) ont fait l'objet d'un ou de plusieurs contrôles les années suivantes. Dans la région de Corcelles-près-Concise, où la population ne manifeste qu'une faible diminution d'effectif, le taux de reprise global portant sur 1538 oiseaux nés entre 1986 et 2004 est de 12,9 %. Les taux de survie locaux et les taux de recapture peuvent être différents en fonction des classes d'âge, des sexes, ou encore entre les deux sites d'étude ainsi qu'entre les années. Avec une sélection de différents modèles nous avons testé ces diverses hypothèses. Il en ressort que les taux de survie locaux, ainsi que le taux de recapture, varient entre les classes d'âge, les sexes et les sites d'études, mais pas significativement entre les années.

Les taux de survie sont plus élevés pour les adultes (52,45 %) que pour les jeunes (17,80 %), et souvent plus élevés pour les mâles (36,88 %) que pour les femelles (33,38 %), quoique cette différence soit moins prononcée. De plus, la survie des Gobemouches de Corcelles est supérieure (39,55 %) à celle qui prévaut à Baulmes (30,70 %). Le taux de recapture est particulièrement faible pour les jeunes mâles (17,30 %) comparativement aux autres classes d'oiseaux (62,17 %). Deux raisons expliquent ce phénomène. D'une part

Tabl. 3 – Estimations des taux de survie locaux et des taux de recapture en fonction de l'âge, du sexe et de la zone d'étude. Les données entre parenthèses correspondent à l'erreur standard.

	Taux de survie local	Taux de recapture
Baulmes		
Jeunes mâles	14,0 % (2,1 %)	23,4 % (5,0 %)
Jeunes femelles	11,5 % (1,6 %)	73,2 % (4,7 %)
Mâles adultes	51,0 % (3,1 %)	51,0 % (3,1 %)
Femelles adultes	46,3 % (3,0 %)	72,5 % (5,2 %)
Corcelles		
Jeunes mâles	27,7 % (3,6 %)	11,2 % (2,5 %)
Jeunes femelles	18,0 % (1,9 %)	52,3 % (5,5 %)
Mâles adultes	54,8 % (3,3 %)	51,5 % (4,7 %)
Femelles adultes	57,7 % (2,9 %)	72,5 % (4,1 %)

les jeunes mâles d'un an parviennent bien moins souvent que les adultes à nicher, phénomène déjà mis en évidence par STERNBERG (1989), qui avait calculé pour sa population que 38 % des mâles d'un an étaient capables de nicher alors que, pour les femelles d'un an, ce pourcentage atteignait 51 %. D'autre part, nous ne capturons les mâles que lors du nourrissage des jeunes. En d'autres termes, les mâles, dont la nichée a échoué avant, nous échappent et l'échec est peut-être plus courant chez les couples inexpérimentés.

Si l'on met en relation le nombre de jeunes envolés lors de l'année x et le pourcentage d'occupation des nichoirs par le Gobemouche noir l'année $x+1$, une corrélation hautement significative apparaît pour les années 1981 à 2003 à Baulmes (corrélation de Pearson: $r=0.72$, $n=23$ années, $P<0.001$). Cette corrélation n'existe plus si l'on incorpore les cohortes 1978 à 1980 ($r=-0.02$, $n=26$ années, $P=0.91$) car l'augmentation très importante de la population de Gobemouches noirs, et donc du taux d'occupation des nichoirs par cette espèce, était alors essentiellement due à une immigration très élevée. Pour Corcelles-près-Concise, la relation est également significative ($r=0.54$, $n=15$ années, $P<0.05$) pour les cohortes 1989 à 2003 (fig. 2).

Une partie des jeunes nés dans notre région d'étude survit mais nous échappe en nichant par la suite ailleurs. Des données de reprises de jeunes nés à Baulmes ont été obtenues à trois reprises à Corcelles-près-Concise VD, à 15 km

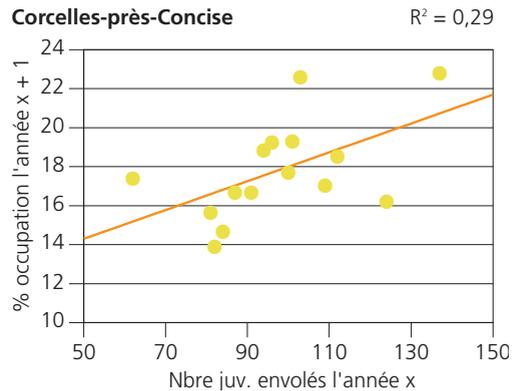
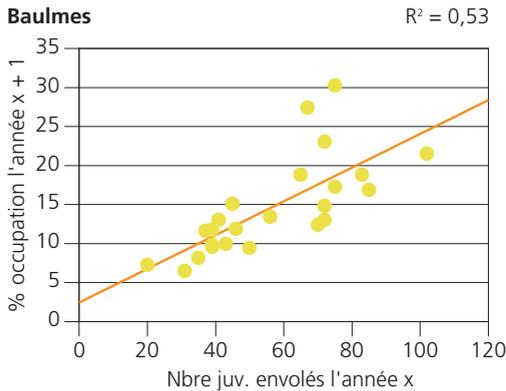


Fig. 2 – Relation entre le nombre annuel de jeunes envolés et le taux d’occupation des nichoirs par le Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* l’année suivante : à gauche, situation pour la population de Baulmes entre 1981 et 2003 ; à droite, situation de la population de Corcelles-près-Concise pour les cohortes 1989 à 2003.

ENE et en une occasion à Bercher VD, à 18 km ESE. Pour la population de Corcelles-près-Concise, la plupart des reprises ou des contrôles concerne les environs immédiats en particulier sur la commune de Grandson VD, où il existe quelques séries de nichoirs et où le baguage a été assuré par Daniel Trolliet, Michel et Sylvain Antoniazza et Christophe Le Nédic. En tout, 27 oiseaux ont fait l’objet d’un ou plusieurs contrôles entre ces différents secteurs et un seul est venu s’établir comme nicheur à Baulmes. Il convient de relever que les possibilités de dispersion sont grandes et les chances de reprise ténues. On pourrait considérer que le taux d’émigration est faible, compte tenu de la répartition ponctuelle restreinte et bien connue de l’espèce dans l’ouest de la Suisse, mais les calculs montrent que pour maintenir les populations stables, le taux de survie des jeunes devrait être de 0,28 à Baulmes et de 0,22 à Corcelles-près-Concise. Le taux de survie local à Baulmes étant de 0,12, cela implique une fidélité au site de 0,43. En d’autres termes, plus de la moitié des jeunes ne reviennent pas alors qu’ils ont survécu. Pour Corcelles-près-Concise, la fidélité au site est de 0,81, donc il n’y en a qu’environ 20 % qui ne reviennent pas sur leur site de naissance.

Discussion

Taux d’éclosion

Les échecs au niveau des pontes sont

annuellement assez variables, le pourcentage d’éclosion variant d’un peu plus de 60 % à 100 %. De plus, ces variations ne sont pas similaires entre les deux populations, une « bonne année » dans un des sites ne l’étant pas forcément dans l’autre (corrélation du nombre de jeunes envolés par nid tenté pour les populations de Corcelles-près-Concise et Baulmes de 1989 à 2004 : $r = -0.001$, $n = 16$ années, $P = 0.99$). Malgré cela, le taux d’échec à l’éclosion semble relativement élevé, tant à Baulmes (env. 16 %) qu’à Corcelles-près-Concise (env. 20 %). La comparaison de ces données avec celles d’autres régions d’Europe fait ressortir le caractère particulier de nos deux populations. La plupart des données à disposition mentionnent des taux d’échecs à l’éclosion bien plus faibles : 7 % (en considérant tous les œufs pondus) à Uppsala au centre de la Suède, ce qui correspond à 5 % en excluant les pontes où aucun œuf n’a éclos (LUNDBERG & ALATALO 1992) ou même 4,5 % légèrement plus au nord (JOHANSSON 1977), 5,8 % au sud-ouest de la Finlande (VON HAARTMANN 1951), 5 % à Trondheim en Norvège (SLAGSVOLD 1986). Des taux d’échecs comparables à ceux qui prévalent en Suisse romande ne sont que rarement documentés : 21,8 % près de Berlin (CURIO 1959) ou encore 19,1 % en Laponie finlandaise (JÄRVINEN 1980). Dans ce dernier site, une corrélation avec la température minimale de l’air, dans les 15 jours suivant la ponte du dernier œuf (c’est-à-dire durant l’incubation), est manifeste, confirmant ainsi le rôle joué par

les conditions climatiques extrêmes de cette région durant l'incubation. Les taux d'échecs les plus élevés correspondent aux printemps les plus froids, caractérisés par des chutes de neige tardives. Une telle explication est bien sûr hors de propos quant à la cause de ce faible taux d'éclosion pour les populations de l'ouest de la Suisse où, aux altitudes considérées, il ne neige jamais durant la saison de reproduction du Gobemouche noir.

Succès de la reproduction

Avec environ 3,8 jeunes envolés par nid tenté, tant à Baulmes qu'à Corcelles-près-Concise, le succès de la reproduction observé est une nouvelle fois bien inférieur à celui obtenu chez d'autres populations d'Europe où, estimé sur les mêmes bases, il est fréquemment supérieur à 5 (p. ex. 5,21 à Uppsala, 5,56 à Tärn sjö, 5,55 à Skåne pour la Suède; LUNDBERG & ALATALO 1992). Les seules valeurs inférieures à 4, et donc comparables aux nôtres, proviennent de l'extrême nord du continent: Kilpisjärvi à 69°N en Finlande, où le succès est de 61,8%, ce qui correspond à 3,43 jeunes envolés par nid tenté (JÄRVINEN 1989), ou encore de milieux montagnards, comme dans le Harz en Allemagne, à plus de 1000 m d'altitude, où cette valeur n'est que de 52 % avec 2,94 jeunes envolés par nid tenté (ZANG 1975).

Ainsi donc, l'analyse de tous les paramètres de la reproduction montre que nos deux populations en marge de leur aire de répartition se caractérisent par une réussite très limitée. La date de ponte est relativement tardive, ce qui implique une faible grandeur de ponte (RAVUSSIN & NEET 1995), mais également le taux d'éclosion et le succès d'élevage sont plutôt faibles. Comment, dans ces conditions, ces populations parviennent-elles à se maintenir ?

Taux de survie

A partir de données basées sur une étude à long terme menée en Basse Saxe, STERNBERG (1989) estimait qu'environ 22 % des jeunes envolés devaient se reproduire dans la population les années suivantes pour que l'effectif de cette population soit maintenu stable. Cette étude confirmait des recherches analogues

conduites par VON HAARTMANN (1949) et par CURIO (1959), dont les conclusions indiquent qu'avec un taux annuel de survie des adultes de l'ordre de 40 à 50 %, la survie des jeunes devrait être comprise entre 23 et 29 % pour que la population se maintienne. Les taux de survie des jeunes nés dans la population de Baulmes (11,5 % pour les femelles et 14 % pour les mâles) sont donc inférieurs à ceux indispensables au maintien de ces populations, alors que les taux de survie des jeunes nés à Corcelles-près-Concise (18 % pour les femelles et 27,7 % pour les mâles) semblent nettement plus proches du minimum apte à assurer le maintien de la population. Il convient toutefois de relever que, dans les populations étudiées en Europe, ce taux ne dépasse jamais 13,8 % – étant même toujours compris entre 0 et 2 % dans les populations scandinaves –, l'effectif des populations étant maintenu par l'immigration (LUNDBERG & ALATALO 1992). Avec des valeurs de l'ordre de 11 à 14 %, la population de Baulmes ne pourra se maintenir qu'avec un taux d'immigration supérieur à ce qui a prévalu dans les années 1990, alors que le problème se pose en termes nettement différents pour celle de Corcelles-près-Concise, dont les valeurs de survie comprises entre 18 et 27,7 %, correspondent aux valeurs les plus élevées trouvées parmi les populations européennes (LUNDBERG & ALATALO 1992). Les taux de survie des adultes sont également plus élevés à Corcelles-près-Concise qu'à Baulmes, mais leur valeur relative est de toute manière très élevée par rapport à ce que l'on trouve dans les autres populations européennes (LUNDBERG & ALATALO 1992; SANZ 2001). A l'origine de ce phénomène, il faut sans doute y voir comme cause principale le fait que notre travail porte sur des petites populations isolées entre elles et isolées de l'aire principale de répartition de l'espèce en Europe centrale.

Conclusion

Ces deux populations ont donc de nombreux paramètres de reproduction (taux d'éclosion et d'envol) pratiquement identiques, mais d'autres montrent des différences peu importantes (date et grandeur de ponte) ou au contraire marquées (taux de survie). Pour main-



L. Willenegger

Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*, 17 avril 2003.

tenir les deux populations stables, il faut une certaine immigration, qui doit être plus élevée à Baulmes qu'à Corcelles-près-Concise. Cette meilleure survie des juvéniles – et dans une moindre mesure des adultes – nés au bord du lac de Neuchâtel, à une altitude inférieure et probablement dans des milieux plus productifs, semble donc être le facteur expliquant l'évolution différente de ces deux populations. On sait en effet que le Gobemouche noir, qui n'a qu'une seule ponte annuelle et dont la grandeur de ponte est relativement limitée, doit ajuster au mieux sa date de ponte de manière à optimiser son succès de reproduction. Parmi les paramètres dont dépend la survie, le poids des jeunes à l'envol est une donnée fondamentale (LUNDBERG & ALATALO 1992). Vu sa date d'arrivée dans nos régions, l'optimum pour nourrir les jeunes est peut-être mieux lié au débourrage des feuilles et au développement des populations de chenilles des ripisylves du bord du lac de Neuchâtel que des hêtraies ou des chênaies du pied du Jura. Une mesure standardisée et précise du poids des jeunes juste avant l'envol au printemps 2007 devrait nous permettre de vérifier en partie cette hypothèse.

Remerciements – Ces études ont été effectuées dans le cadre de programmes personnels de baguage agréés par la Station ornithologique suisse, que nous remercions de sa précieuse

collaboration. Nos remerciements s'adressent également à Roger Cerf, Gaston Potterat, René Joseph et au Cercle Ornithologique et de Sciences Naturelles d'Yverdon pour leur aide dans la confection des nichoirs, ainsi qu'à la commission de rédaction de *Nos Oiseaux* pour la relecture critique du manuscrit.

Résumé – Succès de la reproduction et taux de survie du Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* dans l'ouest de la Suisse, en marge de son aire de répartition.

Ce travail présente le suivi de deux populations de Gobemouches noirs dans l'ouest de la Suisse, à Baulmes VD et à Corcelles-près-Concise VD, en limite de l'aire de nidification de l'espèce. La population de Baulmes, isolée à 650 m. d'altitude est étudiée depuis 1980. Son installation date des années 1970 et elle a connu une phase d'expansion jusqu'au milieu des années 1980, avant de diminuer de manière constante, perdant près des deux tiers de son effectif les quinze années suivantes. Celle de Corcelles-près-Concise, dont l'installation date des années 1960, à 430 m. d'altitude, conserve des effectifs beaucoup plus stables. A Corcelles-près-Concise, la ponte est plus précoce de 2 jours et légèrement plus importante (5,64 contre 5,46, différence toutefois non significative). Les taux d'éclosion et le succès d'élevage sont pratiquement identiques. Le taux de survie local d'une année à l'autre,

estimé avec des méthodes de capture-recapture, est plus élevé pour les adultes que pour les jeunes, et plus élevé à Corcelles qu'à Baulmes (Corcelles-près-Concise: jeunes mâles: 27,7%, jeunes femelles: 18%, mâles adultes: 54,8%, femelles adultes: 57,7%; Baulmes: jeunes mâles: 14%, jeunes femelles: 11,5%, mâles adultes: 51%, femelles adultes: 46,3%). La diminution de la population de Baulmes peut donc s'expliquer par un taux d'émigration élevé, ou par un taux de survie relativement faible, ou encore par une trop faible immigration d'individus pouvant compenser cette faible survie. Le maintien d'une population stable implique donc que l'immigration doit être plus importante à Baulmes qu'à Corcelles. Ces populations, d'installation récente, ont bénéficié d'une immigration importante lors de leurs premières années, mais se maintiennent aujourd'hui essentiellement grâce à leur productivité propre.

Zusammenfassung – Bruterfolg und Überlebensraten des Trauerschnäppers *Ficedula hypoleuca* in der Westschweiz, am Rand seines Verbreitungsgebietes.

Wir untersuchten zwei Trauerschnäpperpopulationen in der Westschweiz in Baulmes VD (650 m. ü. M.) und in Corcelles-près-Concise VD (430 m. ü. M.), am Rand des Verbreitungsgebietes der Art. Trauerschnäpper begannen in den 70^{er} Jahren in Baulmes zu brüten. Der Bestand nahm bis in die Mitte der 80^{er} Jahre zu, seither sank er bis auf einen Drittel der maximalen Grösse. Die Population bei Corcelles etablierte sich schon in den 60^{er} Jahren und ist seither stabil. Die Eiablage erfolgt in Corcelles 2 Tage früher als in Baulmes und die Gelegegrösse ist leicht, aber nicht statistisch signifikant, grösser (5,64 v. 5,46 Eier). Schlüpf- und Ausflugerfolg sind in beiden Population ähnlich. Die jährlichen Überlebensraten wurden mit Fang-Wiederfang Methoden geschätzt. Sie waren bei Altvögeln höher als bei Jungvögeln, und auch höher in Corcelles als in Baulmes (Corcelles-près-Concise: junge Männchen: 27,7%, junge Weibchen: 18%, adulte Männchen: 54,8%, adulte Weibchen: 57,7%; Baulmes: junge Männchen: 14%, junge Weibchen: 11,5%, adulte Männchen: 51%, adulte Weibchen: 46,3%). Der Bestandsrückgang in Baulmes lässt sich entweder durch eine hohe Emigrationsrate, die niedrigere Überlebensrate

oder einer niedrigen Immigrationsrate erklären. Weil es zwischen den beiden Populationen signifikante Unterschiede in den Überlebensraten, nicht aber im Bruterfolg gab, muss die Immigration in Baulmes höher sein muss als in Corcelles, damit der Bestand stabil bleiben kann. Der anfängliche Bestandsanstieg war wegen einer anfänglich hohen Immigrationsrate möglich, nun sind die Populationen auf einen hohen Bruterfolg angewiesen um stabil bleiben zu können.

Summary – Reproductive success and return rate of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in western Switzerland, at an edge of its distribution range.

We studied two populations of Pied Flycatchers in western Switzerland in Baulmes VD (650 m a. s. l.) and in Corcelles-près-Concise VD (430 m a. s. l.), at the limit of the distributional range of the species. Flycatchers started to breed in the seventies in Baulmes, and their number increased until the middle of the eighties when population size decreased to reach one third of the maximal population size. The population in Corcelles-près-Concise established in the sixties, and since then its size is stable. Flycatchers lay their eggs on average two days earlier in Corcelles-près-Concise than in Baulmes, and clutches are slightly larger (5.64 vs. 5.46), although not significantly. Hatching and fledging successes are similar in the two populations. Survival prospects from one year to the next, estimated using capture-recapture methods, was higher in adults than in juveniles, and in birds born in Corcelles than in Baulmes (Corcelles-près-Concise: young males: 27.7%, young females: 18%, adult males: 54.8%, adult females: 57.7%; Baulmes: young males: 14%, young females: 11.5%, adult males: 51%, adult females: 46.3%). We suggest that the decline in population size in Baulmes is due to a high emigration rate, a low survival rate and by a low immigration rate. The maintenance of a stable population in Baulmes thus implies that immigration should be more important in Baulmes than in Corcelles. In conclusion, these recently established populations benefited from a high rate of immigrations in the early years, and thus their current stability now requires a high reproductive success.

Bibliographie

- ALATALO, R. V. , A. CARLSON & A. LUNDBERG (1990): Polygyny and breeding success of Pied Flycatchers nesting in natural cavities. In: BLONDEL, J., A. GOSLER, J.-D. LEBRETON & R. MCCLEERY (eds): *Population biology in passerines birds. An integrated approach* : 323-330. Springer, Berlin.
- CURIO, E. (1959): Beiträge zur Populationsökologie des Trauerschnäppers (*Ficedula h. hypoleuca* Pallas). *Zoologische Jahrbücher* 87: 185-230.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 13/II*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- HUK, T., & W. WINKEL (2006): Polygyny and its fitness consequences for primary and secondary female pied flycatchers. *Proc. R. Soc. B* 273: 1681-1688.
- JÄRVINEN, A. (1980): Population dynamics in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* at subarctic Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Ornis Fennica* 57: 17-25.
- JÄRVINEN, A. (1989): Clutch-size variation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis* 131: 572-577.
- JOHANSSON, H. (1977): Kullstorlek och häckningsframgång hos några holkhäckande småfågelarter i nordvästra Uppland 1975-1977. *Fauna och Flora* 72: 257-264.
- LEBRETON, J.-D., K. P. BURNHAM, J. CLOBERT, & D. R. ANDERSON (1992): Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62: 67-118.
- LUNDBERG, A. & R. V. ALATALO (1992): *The Pied Flycatcher*. T. & A.D. Poyser. London.
- PRIMAULT, B. (1972): *Etude mésoclimatique du canton de Vaud*. Cahiers de l'aménagement régional 14. Office cantonal vaudois de l'urbanisme. Lausanne.
- RAVUSSIN, P.-A. & C. NEET (1995): Facteurs affectant la ponte d'une population de Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) dans l'ouest de la Suisse. *Nos Oiseaux* 43: 163-178.
- SANZ, J. J. (2001): Latitudinal variation in female local return rate in the philopatric Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *The Auk* 118: 539-543.
- SCHMID, H., R. LUDER, B. NAEF-DAENZER, R. GRAF & N. ZBINDEN (1998): *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Liechtenstein en 1993-1996*. Station ornithologique suisse. Sempach.
- SERMET, E. (1968): A propos de deux nids de Gobemouches noirs près d'Yverdon. *Nos Oiseaux* 29: 306-308.
- SLAGSVOLD, T. (1986): Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 55: 1115-1134
- STERNBERG, H. (1989): *Pied Flycatcher*. In: NEWTON, I. (ed.): *Lifetime reproduction in birds*: 56-74. Academic Press, London.
- VON HAARTMANN, L. (1949): Der Trauerfliegenschnäpper. I. Ortstreue und Rassenbildung. *Acta Zoologica Fennica* 56: 1-104.
- VON HAARTMANN, L. (1951): Der Trauerfliegenschnäpper. II. Populationsprobleme. *Acta Zoologica Fennica* 67: 1-60.
- WHITE, G. C. & K. P. BURNHAM (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 suppl.: 120-139.
- ZANG, H. (1975): Populationsstudien am Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) im Bergwald des Harzes also einem suboptimalen Habitat. *Vogelwelt* 96: 161-184.

Pierre-Alain RAVUSSIN, Rue du Theu, CH-1446 Baulmes; courriel: Pierre-Alain.Ravussin@nosoiseaux.ch
(adresse de correspondance)

Daniel ARRIGO, Hofmattenstrasse 4, CH-2560 Nidau

Dr Michael SCHAUB, Station ornithologique Suisse, 6402 Sempach et Conservation Biology, Université de
Berne, Baltzerstrasse 6, CH-3012 Berne; courriel: michael.schaub@vogelwarte.ch

Alexandre ROULIN, Department of Ecology & Evolution, Biophore, University of Lausanne, CH-1015 Lausanne;
courriel: alexandre.roulin@unil.ch