



HAL
open science

Le pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.), espèce modèle pour l'étude de la fragmentation des paysages forestiers du Sud-Ouest de la France

Jean Joachim, Jacques Lauga

► To cite this version:

Jean Joachim, Jacques Lauga. Le pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.), espèce modèle pour l'étude de la fragmentation des paysages forestiers du Sud-Ouest de la France. La forêt paysanne dans l'espace rural : Biodiversité, paysages, produits, 29, INRA, 268 p., 1996, Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement, 2-7380-0684-1. hal-02840537

HAL Id: hal-02840537

<https://hal.inrae.fr/hal-02840537>

Submitted on 7 Jun 2020

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.

Le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs* L.), esp ce mod le pour l' tude de la fragmentation des paysages forestiers du sud-ouest de la France

Jean JOACHIM*
Jacques LAUGA

*INRA-IRGM, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan Cedex.

R sum 

Les dialectes locaux, d crits depuis longtemps chez le pinson des arbres, sont le reflet de l'isolement plus ou moins grand de certains groupes d'individus. La visualisation du fractionnement en sous-unit s de population des pinsons vivant dans un secteur g ographique donn  peut donc  tre approch e par une cartographie dialectale r gionale. Un mod le d'occurrence du pinson a servi de base   l' chantillonnage du Grand Sud-Ouest fran ais, vaste r gion de 150 000 km². Un secteur central de 4 000 km², fortement d bois , a fait l'objet d'un  chantillonnage plus serr . Un regroupement en classes par des m thodes de classification hi rarchique, suivi d'une analyse discriminante quadratique sur les chants num ris s, ont permis une diff renciation dialectale assez pr cise dans les deux secteurs. Noyaux principaux et secondaires, avec leurs affinit s, sont ainsi cartographi s. Un dialecte peut  tre utilis  comme marqueur, en vue d'un suivi de population.

Mots Cl s : pinson, acoustique, dialectes, m tapolulations, fragmentation.

Abstract

*The chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) as a model species in studying fragmentation of forested landscapes in southwestern France. Numerous local dialects are described for the chaffinch. They result from cultural evolution in more or less isolated populations. Thus, mapping of the different dialects recorded in a given area more or less reflects the fragmentation of its population. A computer generated model of chaffinch occurrence, based on forest cover, guided our sampling of a large region (150 000 km²) in southwestern France. Hierarchical clustering and quadratic discriminant analysis on digitized songs allowed to discriminate between the regional dialects. Main and secondary dialect nucleuses could thus be mapped. As a result, dialect appears to be a useful indicator in population monitoring.*

Keywords: *chaffinch, acoustics, dialects, metapopulations, fragmentation.*

1. Introduction, probl mes abord s

La d j  vieille th orie de l' quilibre dynamique (McArthur & Wilson, 1967) postula que le nombre d'esp ces pr sentes dans les  les se situe   l'intersection des courbes d'immigration et d'extinction. Le flux d'immigration serait plus faible sur une  le lointaine que sur une  le proche d'un continent source, et le taux d'extinc-

tion plus important sur une petite  le que sur une grande. Cette th orie suscita de nombreuses recherches factuelles et exp rimentales (Diamond, 1975 ; Diamond & May, 1976 ; Higgs, 1981 ; McCoy, 1982 ; Murphy & Wilcox, 1986 ; Simberloff, 1969, 1976 ; Simberloff & Wilson, 1969, 1970), mais fut par la suite fortement critiqu e (Gilbert, 1980 ; Blondel, 1986 ; Lahti, 1986). En effet, ce mod le ne peut pr dire exactement le param tre qu'il cherche   optimiser selon les potentialit s du milieu et les diverses

contraintes biologiques et éthologiques : le nombre d'espèces présent à un moment donné sur un territoire donné.

Cette théorie a cependant servi de base à divers auteurs qui ont abordé les problèmes issus de la généralisation moderne du morcellement des habitats, avec ses conséquences sur les communautés et les populations (Ambuel & Temple, 1983 ; Harris, 1984 ; Helle, 1984 ; Lynch & Whigham, 1984 ; Génard et Lescourret, 1985 ; Freemark & Merriam, 1986 ; Lauga & Joachim, 1992). Dans une approche voisine, une quantification des effets de bord, le rôle des lisières, des "écotones" (Arnold, 1983 ; Gates & Gysel, 1978 ; Frochet, 1979, 1981 ; Roger & Kroodsma, 1982 ; Terborgh, 1985 ; Lovejoy *et al.*, 1986) a mis en évidence par la suite l'importance des corridors entre taches d'habitats (Décamps *et al.*, 1987 ; Bennett, 1990 ; Dmowski & Kozakiewicz, 1990 ; Saunders & de Ribeira, 1991) et introduit la notion de connectivité.

Tout élément de connexion prend en effet une importance très grande, entre les taches de biotopes fragmentés, en limitant leur isolement. Ainsi, une augmentation de la connectivité entre biotopes isolés doit diminuer la fréquence des extinctions locales, c'est la conclusion de quelques expérimentations menées, notamment sur des rongeurs (Merriam, 1984 ; Fahrig & Merriam, 1985). Quelques caractères favorisant les connexions entre les habitats morcelés ont alors été quantifiés (Osborne, 1984, pour les oiseaux ; Henein & Merriam, 1990, pour les micro mammifères, etc.), amenant par là de nouvelles idées pour la conservation des espèces, mais aussi le nouveau concept de "métapopulation" qu'avait annoncé Gill (1978), et déjà brossé dans ses modèles mathématiques par Levins (1969, 1970).

Cette théorie des métapopulations considère les extinctions locales comme une périclé, une composante naturelle de la dynamique démographique régionale d'une espèce. Une méta-population est l'ensemble des sous-populations interconnectées d'un même voisinage, dont certaines peuvent être en déclin, voire s'éteindre localement, tandis que d'autres, démographiquement excédentaires, réalimentent les premières.

Un tel type de fonctionnement démographique peut être difficile à suivre en nature (Gilpin & Hanski, 1991). En effet, marquer une sous-population (ou suivre un de ses caractères propres, ce qui revient au même) et aussi marquer des individus, afin de pouvoir les identifier, est toujours délicat à mener à bien, surtout quand on désire suivre de nombreuses sous-populations ainsi que de nombreux individus. Les études ayant pour but de tels suivis ont en général traité des données concernant un nombre relativement restreint d'animaux et de populations (Blondel *et al.*, 1992 ; Sjöngren, 1991). La méthode reine pour des suivis populationnels est actuellement sans conteste celle des analyses génétiques, promues par Sibley et Ahlquist (1986), qui ont révolutionné la systématique biologique par leurs hybridations d'ADN (Soulé & Simberloff, 1986). Divers développements ont ensuite amélioré les techniques, notamment avec les analyses de l'ADN mitochondrial et les microsatellites (Slatkin, 1981, 1985, 1987 ; Vrijenhoek, 1985 ; Lambrechts & Dias, 1993 ; Mack *et al.*, 1986 ; Taberlet et Bouvet, 1990, 1992 ; Taberlet *et al.*, 1992 ; Cameron, 1993 ; Nelson, 1993 ; Tsuruga *et al.*, 1994).

1.1 Problèmes

Tous les êtres vivants doivent s'adapter au morcellement moderne et généralisé des biotopes. De nombreux travaux récents tentent d'analyser et de modéliser les répercussions de la fragmentation des paysages sur les communautés.

Ce morcellement sépare aussi des sous-populations au sein d'une même espèce. Certaines de ces sous-populations, trop isolées et regroupant un petit nombre d'individus sont en déclin, voire s'éteignent, tandis que les grands noyaux de population se maintiennent de façon plus ou moins pérenne. Un stade intermédiaire peut être défini lorsque plusieurs petits noyaux de population interconnectés sont démographiquement viables à moyen ou long terme par le jeu des colonisation-extinction dans les fragments de biotope favorables disponibles. On parle alors d'une "métapopulation".

Les études portant sur les populations (et sous-populations) sont encore relativement peu nombreuses. C'est en grande partie dû au fait qu'il est délicat de caractériser une sous-population dans son ensemble. Le moyen le plus couramment utilisé est l'étude des constantes génétiques de la population. Une alternative, ou tout au moins une approche différente sur certains problèmes, pourrait être envisagée.

1.2. Hypothèses

Les nombreuses particularités locales dans le chant de certaines espèces d'oiseaux sont-elles liées à l'existence de sous-populations ?

Dans l'affirmative, peut-on utiliser ces "dialectes" pour diriger un suivi populationnel, afin de tester en nature les divers modèles proposés dans la littérature ?

C'est le pinson des arbres qui a été choisi comme modèle afin de tester ces hypothèses (Joachim, 1995). Ceci pour de multiples raisons :

Les "dialectes" dans le chant du pinson des arbres sont connus depuis longtemps (Marler, 1952 ; Metzmacher et Mairy, 1972 ; Nottebohm, 1968 ; Plunkett, 1987). Ces dialectes se développent toujours grâce à la conjonction de trois phénomènes :

- l'apprentissage du chant par les jeunes mâles à l'écoute de l'ambiance sonore locale (Marler & Peters, 1982 ; Slater & Ince, 1982 ; Thielcke & Krome, 1989)
- la "cristallisation" de ce chant qui restera fixé à vie chez l'individu après la période d'apprentissage (Lister, 1941 ; Marler, 1956a ; Marler & Peters, 1982)
- la philopatrie des pinsons, espèce en grande partie migratrice, mais dont la plupart des individus viennent se reproduire de préférence à proximité de l'endroit où ils sont nés (Marler, 1956b).

Ces dialectes sont le reflet de l'isolement plus ou moins grand et/ou plus ou moins

ancien de groupes d'individus (Jenkins, 1978 ; Thielcke, 1972). En admettant que sur un secteur donné, l'on puisse visualiser la fragmentation de l'habitat de l'espèce, que cette fragmentation soit caractérisée par des isolats marqués, et qu'en outre des dialectes différents se développent sur ces isolats tandis que le chant demeure identique dans de vastes zones uniformément peuplées, alors un dialecte pourrait servir de traceur populationnel. Visualiser le fractionnement en sous-unités de population de l'ensemble des pinsons vivant sur un secteur géographique donné serait donc possible par la cartographie des zones dialectales, le dialecte servant de marqueur pour chaque unité de population.

Les solutions proposées pour vérifier cette hypothèse (dialecte = marqueur de sous-population) ainsi que les résultats préliminaires sont présentés ici.

2. Matériel et méthodes

2.1. Le secteur d'étude : le Grand Sud-Ouest de la France

Une étude précédente a montré quelle était la localisation du pinson dans les grandes forêts d'un secteur du midi toulousain (Lauga & Joachim, 1992). En fait, le pinson présente une répartition en mosaïque dans une grande partie du sud de la France et évite en général la zone méditerranéenne (Joachim *in* Yeatman-Berthelot, 1994). Il se trouve en effet dans ces régions en marge de répartition et, comme dans toutes les situations de ce type, ne colonise que les milieux les plus favorables à l'espèce : les zones forestières. Sa répartition en taches est donc maximale dans le Grand Sud-Ouest de la France, vaste région de plus de 450 km de long et de 350 km de large, au couvert forestier fortement fragmenté, que l'on se propose d'étudier ici (figure 1).

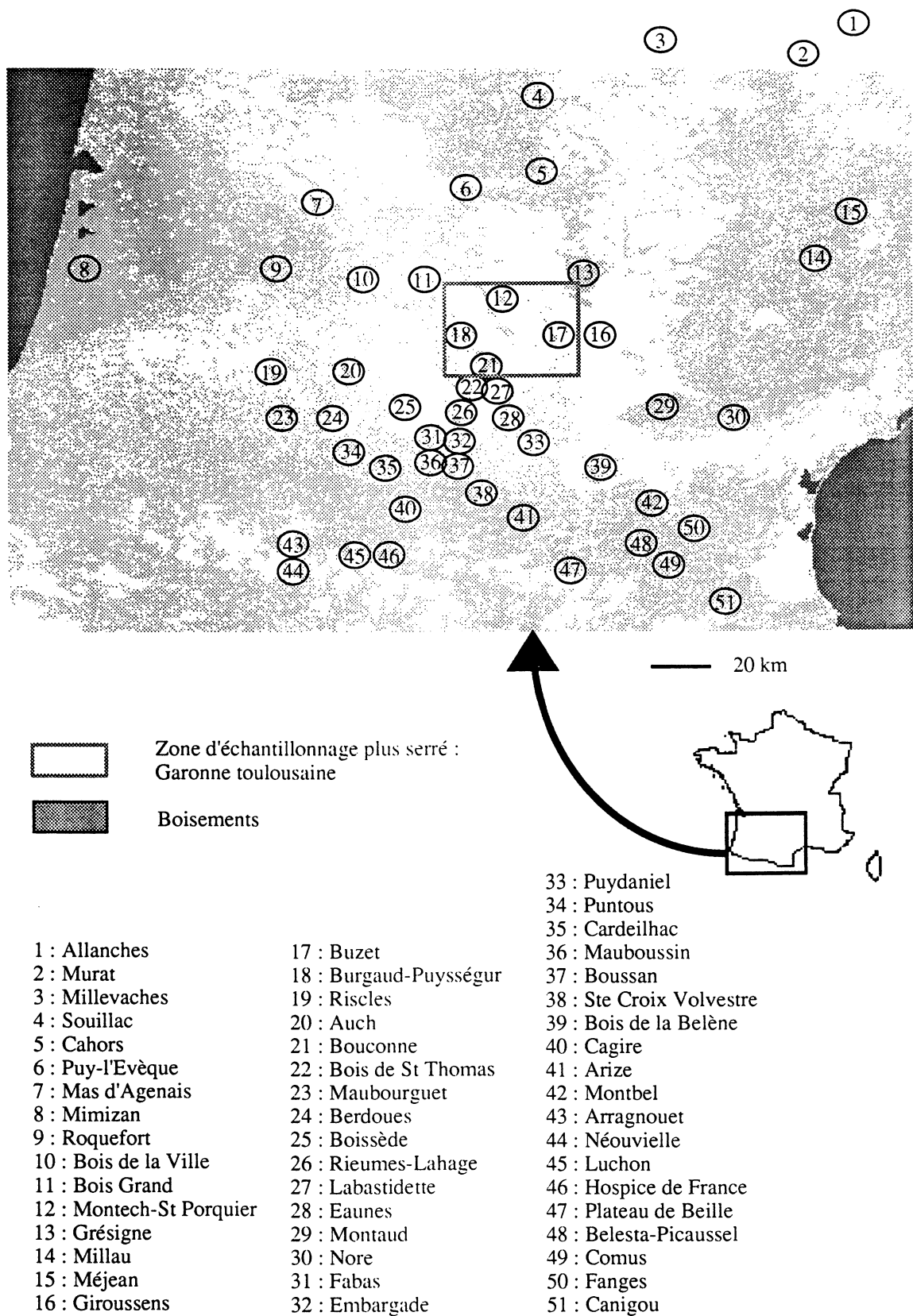


Figure 1 : Forêts échantillonnées dans le Grand Sud-Ouest de la France

Les prédictions d'un modèle d'incidence du pinson ont dirigé l'échantillonnage sur le terrain.

2.2. Un modèle d'incidence du pinson : traitements d'images et indices de fréquence

On a utilisé dans un précédent travail (Lauga & Joachim, 1992) des méthodes de traitement d'image afin de modéliser la probabilité d'occurrence (ou incidence) de différentes espèces forestières, dont le pinson, dans les boisements du secteur toulousain de la Garonne. On rappellera ici brièvement la méthodologie utilisée.

Chaque élément de l'image satellitaire (ou pixel) est d'abord traité sur ses différents canaux de mesure afin de vérifier s'il correspond ou non à une zone forestière. Le résultat de ce premier traitement fait apparaître une image binaire où chaque pixel est classé en "forêt" ou "non forêt". Un regroupement des pixels sur une maille de 120 mètres de côté permet ensuite d'établir une grille où le taux de couverture forestière est facilement calculable. Un lissage des valeurs de chaque élément de la grille par celles des éléments qui l'entourent permet d'obtenir en définitive une image régularisée de la couverture forestière par pas de 120 mètres. Cette image est appelée dans ce qui suit "carte du potentiel sylvatique" de la région considérée.

La mise en relation de ce potentiel sylvatique avec des points d'écoute (n=450) E.F.P. (Echantillonnages Fréquentiels Progressifs, Blondel, 1975) effectués dans des zones à potentiel varié, permet de cartographier assez précisément la probabilité d'occurrence (ou incidence) de plusieurs espèces forestières dans le secteur étudié, et plus particulièrement le Pinson. Plusieurs vérifications sur le terrain, dans des secteurs à potentiel sylvatique varié et dans lesquels aucune donnée avifaunistique n'avait été relevée, ont montré la bonne tenue des prévisions du modèle.

La généralisation au Grand Sud-Ouest d'un tel modèle a été rendue possible grâce à la numérisation d'une vue de cette région (Landsat, GDTA Toulouse, 1985) et

à la banque de données existantes de points d'écoute (n=900) dispersés dans le secteur. Le pixel grossier de 560 m x 560 m rend le calcul du potentiel sylvatique ainsi que les prévisions du modèle d'occurrence du pinson un peu moins fiables que sur le secteur plus restreint de la Garonne toulousaine (où la maille était de 120 m x 120 m), mais les résultats ont cependant été jugés globalement satisfaisants, et largement suffisants pour diriger l'échantillonnage (les échantillonnages-tests sur l'occurrence du pinson étant toujours proches des prévisions du modèle).

2.3. L'échantillonnage

Tous les blocs de mailles de la carte des potentiels sylvatiques où la probabilité d'occurrence du pinson était supérieure ou égale à 0,5, et qui présentaient en outre un certain degré d'isolement, ont été jugés *a priori* favorables à l'émergence possible d'un dialecte et ont été sondés. Ce seuil de 0,5 a été fixé arbitrairement, en se guidant sur les densités induites par cette fréquence d'occurrence. Ce choix c'est après coup révélé judicieux car tous les dialectes différenciés trouvés sur le terrain étaient sur des zones où le pinson atteignait ou dépassait une fréquence d'occurrence de 0,7. Les grands secteurs apparemment homogènes comme le Quercy, la Montagne Noire, le piémont pyrénéen ou le massif des Landes (figure 1) ont été sondés en plusieurs endroits pour mettre en évidence d'éventuelles variations dialectales.

Dans le secteur central de la zone un échantillonnage plus serré a été mené : il a pris en compte les boisements de faible superficie de toute la zone, quelle que soit l'incidence du pinson (figure 4). Au total, 52 foyers dialectaux présumés ont été visités en cinq années (figure 1).

Les enregistrements du chant territorial des mâles cantonnés ont été effectués à l'aide d'un réflecteur parabolique de 60 cm de diamètre et d'un micro directionnel. Dans chaque forêt échantillonnée, au moins 15 à 20 pinsons différents ont été enregistrés, chacun pendant une vingtaine de minutes de chant effectif, afin de

balayer l'ensemble du répertoire de l'individu, généralement composé de plusieurs phrases (Slater, 1981, 1983). De 1988 à 1992, 859 pinsons régionaux, possédant un répertoire individuel de 2,1 phrases (extrêmes : 1 à 6), ont ainsi été enregistrés. Le répertoire de chaque individu a été extrait "à l'oreille" des bandes brutes de terrain pour constituer la banque de données de base. Il était en effet impossible de numériser l'ensemble de la banque de données (plus de 300 heures de chants!), si quelques finesses peuvent échapper à l'auditeur, une oreille exercée est un très bon intégrateur comme l'ont montrés quelques tests. Chaque phrase de cette banque de données a été ensuite numérisée (à 22 khz) et les sonogrammes ont été tirés (n=1800).

2.4. Traitement préliminaire des données

Chaque phrase numérisée est traitée afin de calculer un spectre de fréquences. Ce

spectre précise pour 32 bandes de fréquences, uniformément réparties de 0 à 11 khz la puissance émise durant le chant. Une normalisation du total à la valeur fixe de 1000 permet de comparer les chants à puissance totale supposée identique. Chaque phrase est finalement définie par 32 variables (meilleur compromis entre précision spectrale et complexité des calculs) qui précisent la puissance émise dans chacune des bandes de fréquence.

Le tableau de données (n=1800 lignes, p=32 variables et q=52 foyers présumés) est ensuite traité par analyse en composantes principales, classification hiérarchique et analyse factorielle discriminante.

Dans quelques cas apparaissent des "synonymes spectraux" : deux phrases différentes présentent des profils spectraux très voisins, mais leur rythme d'émission au cours du temps est différent. L'examen des sonogrammes (figure 2) permet le plus souvent de lever l'ambiguïté.

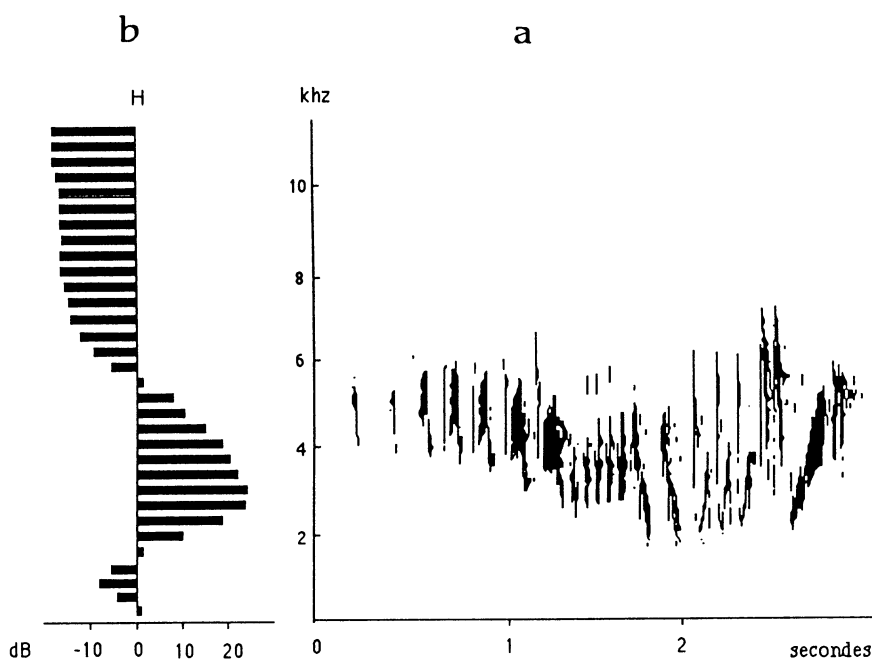


Figure 2 : Sonogramme (a), les fréquences figurent en ordonnées, et spectre de puissance (b) d'une phrase de pinson. Trente deux harmoniques (H) sont calculés et exprimés sur une échelle logarithmique (dB). L'essentiel de la puissance est concentré entre les harmoniques 5 et 16.

3. Résultats

3.1. Familles dialectales et foyers dialectaux

L'analyse en composantes principales du tableau regroupant les 1800 phrases x 32 variables permet d'obtenir un premier classement.

La projection sur le premier plan factoriel du barycentre des points de chacun des 52 foyers dialectaux présumés, donne une première idée de leur proximité spectrale. Cette première approche est cependant entachée des synonymies spectrales citées plus haut qui empêchent de séparer des phrases très voisines, bien que provenant de régions différentes. Seule la lecture des sonogrammes permet de lever ces ambiguïtés. Un regroupement en 200 classes d'individus voisins, obtenu par des méthodes d'agrégation et de classification hiérarchique, a facilité la lecture des 1800 sonogrammes.

Au niveau du Grand Sud-Ouest, quatorze foyers dialectaux apparaissent au total sur l'ensemble de la zone étudiée (figure 3). Cet ensemble peut à son tour être regroupé en trois "super dialectes" fondamentalement différents :

- *Le groupe du Massif Central.* Il regroupe le Quercy, le plateau de Millevaches, le Cantal et les Cévennes.

- *Le groupe pyrénéen.* Ce complexe très varié, semble avoir donné naissance au noyau de la plaine garonnaise autour de Toulouse.

- *Le groupe des Landes.* Au niveau de la Garonne toulousaine, six foyers se différencient (figure 4). Ici aussi, deux super dialectes se distinguent :

- *Le groupe de la plaine toulousaine.* Il regroupe les dialectes des forêts de Bouconne, de Montech et de Buzet.

- *Le groupe des forêts de Grésigne-Sivens.* Deux foyers marginaux se rencontrent aussi dans cette zone : le foyer du Bois-Grand qui présente des affinités avec le dialecte landais et le foyer de Giroussens montrant quelques affinités avec le dialecte de la Montagne Noire.

3.2. Identification des dialectes observés dans les petites formations

Dans la région toulousaine, les boisements de superficie faible ou moyenne peuvent ou non abriter des pinsons, leur occupation une année ou l'autre paraissant aléatoire. Comme ces bois sont incapables d'héberger une population permanente leur peuplement est nécessairement formé d'immigrants. L'identification du dialecte des mâles permet de retrouver leur foyer d'origine (Joachim, 1995).

Neuf formations de superficie moyenne ont été suivies durant cinq années consécutives dans le secteur central de la zone d'étude (Garonne toulousaine) et pour lesquelles un total de 134 phrases a été analysé. L'affectation de chaque phrase à son dialecte d'origine est réalisée par une analyse discriminante quadratique (voir tableau).

Dans certains cas (Labastidette) un seul foyer (Bouconne) contribue au peuplement de la formation.

Dans d'autres cas (Boissède) deux foyers distincts (Bouconne, Montech) contribuent de manière équitable au peuplement.

Ainsi les formations de superficie moyenne situées au voisinage d'un foyer dialectal sont régulièrement peuplées d'une année sur l'autre par des individus de même provenance (exemples : forêt de grand Selve -h-, bois de Vacquiers -i-, bois de Launac -o- (figure 4)). Au contraire les formations de plus faible superficie, parfois éloignées des foyers principaux sont peuplées d'une manière beaucoup plus irrégulière. Dans certains cas elles n'abritent aucun pinson, dans d'autres elles sont peuplées par des individus d'origines différentes d'une année à l'autre (exemples : bois d'Aussonne -q-, bois de la Ramée -t-, (figure 4)).

Le suivi sur 5 à 7 années de 77 bosquets ou territoires (colonisation, détermination d'origine géographique probable, extinction) situés dans divers secteurs à potentiel sylvatique varié fera l'objet d'une prochaine publication.

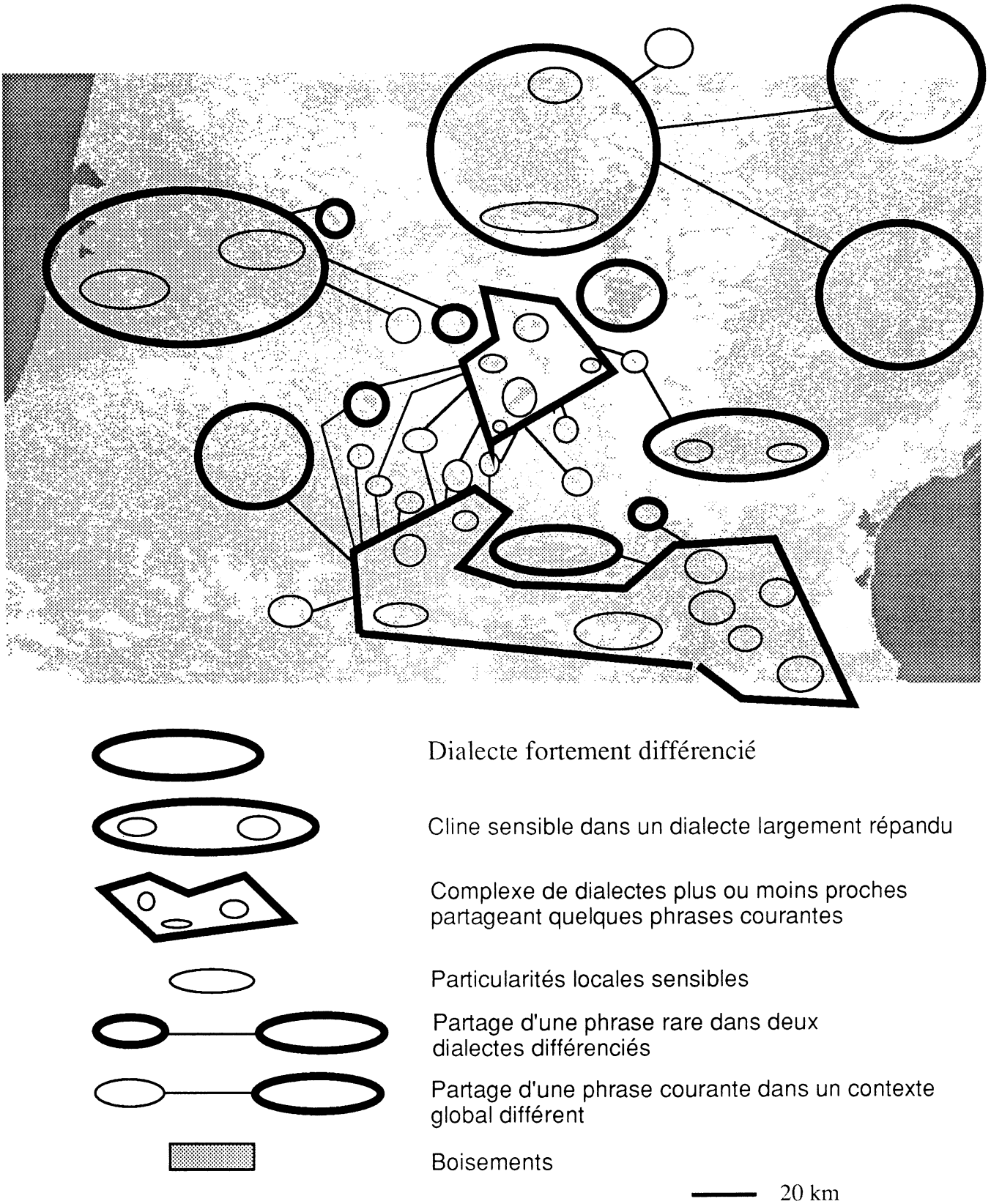


Figure 3 : Foyers dialectaux du pinson des arbres dans le Grand Sud-Ouest de la France.

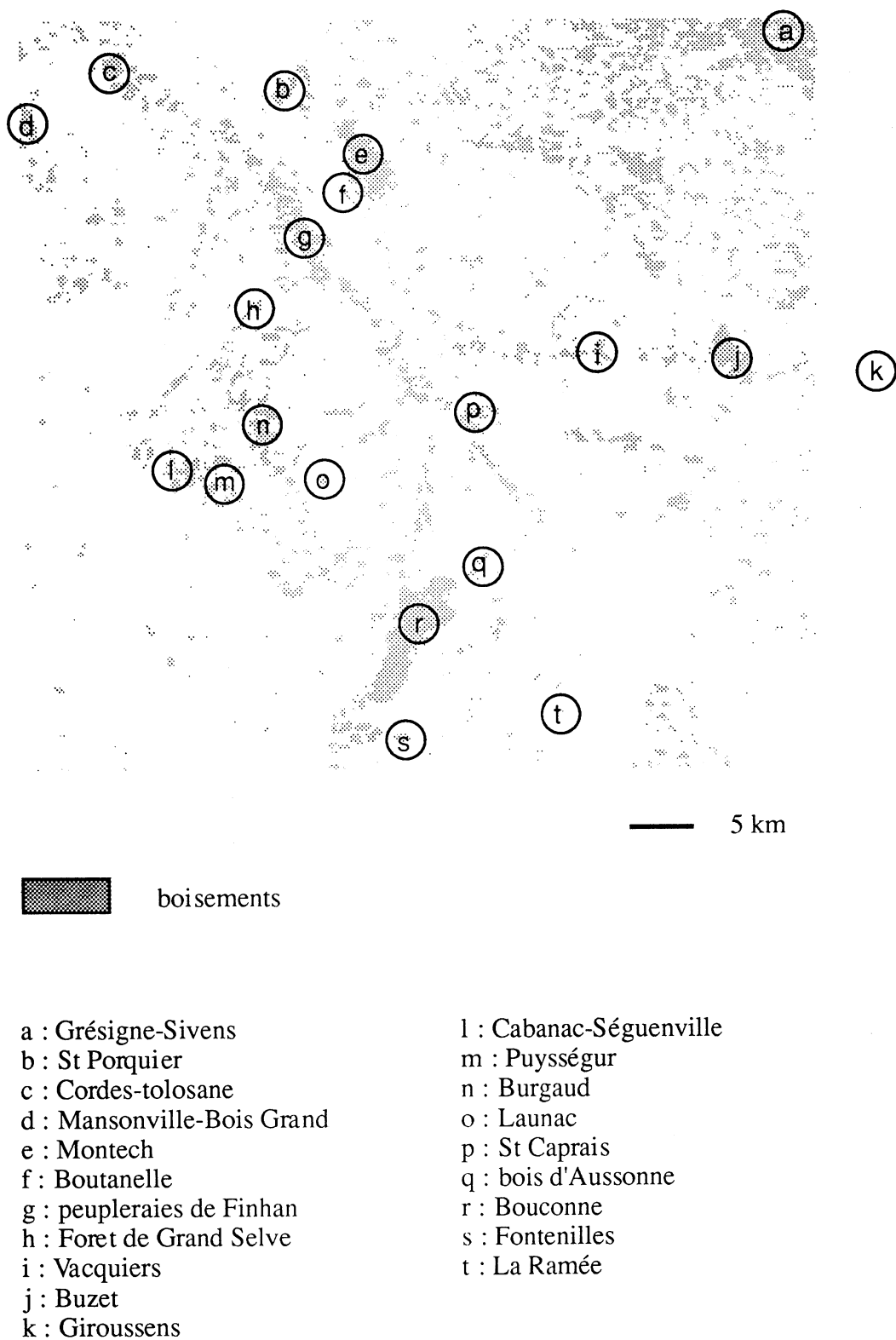


Figure 4 : Forêts et boisements de plus de 20 ha échantillonnés dans le secteur de la Garonne toulousaine

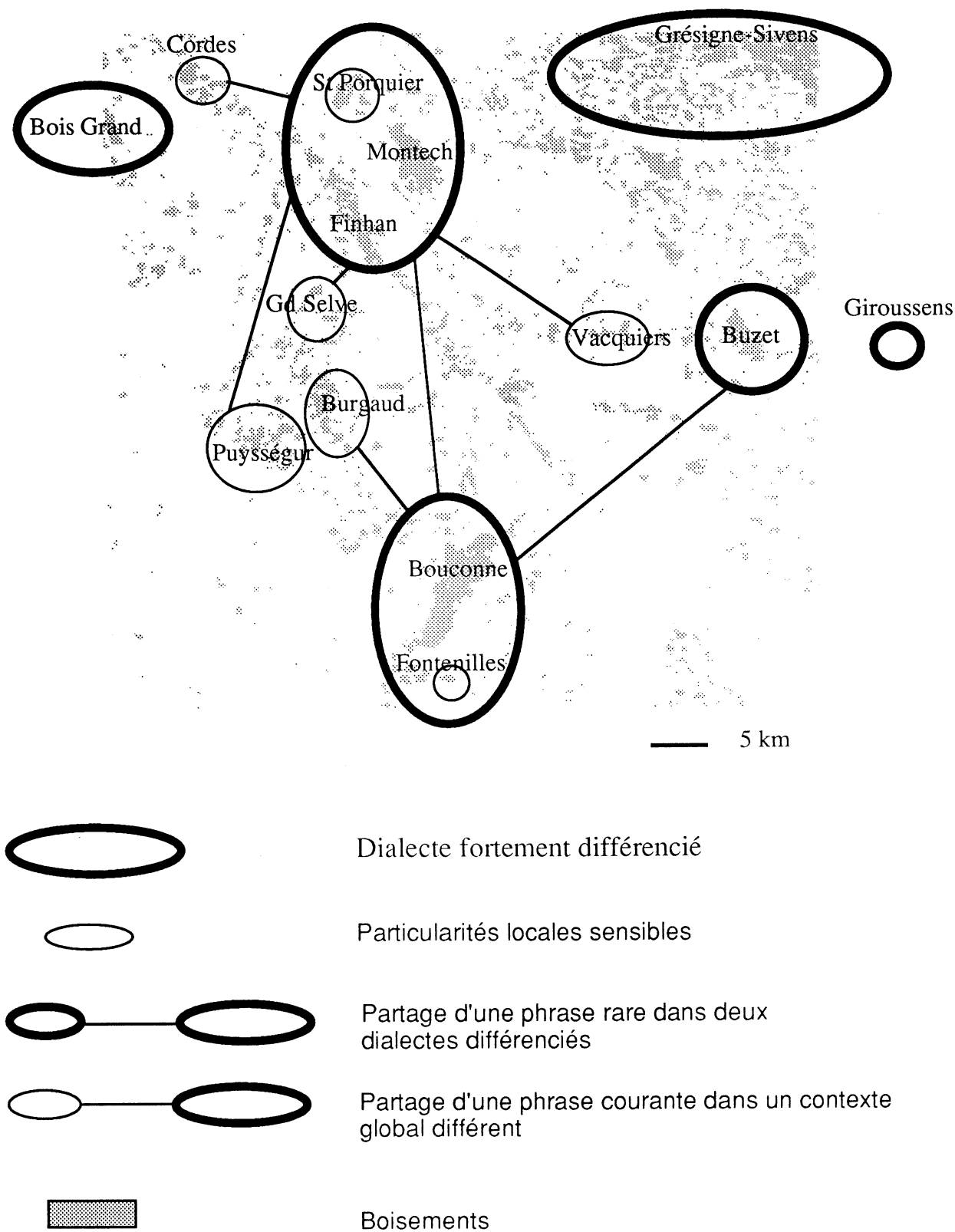


Figure 5 : Foyers et sous-foyers dialectaux dans le secteur de la Garonne toulousaine.

Foyers probables de provenance des individus (voir fig. 5)

Boisements (voir fig. 1 et 4)	Grésigne	Montech	Burgaud	Buzet	Bouconne	St Porquier	Total
Cordes (c)		2	1				3
Boissède (25)		4			5		9
Eaunes (28)		2	7		4		13
Fontenilles (s)		2	7		5		14
Labastidette (27)	1		1		7		9
Mansonville (d)		2	1		5		8
Puydaniel (33)	2	5	9	1	9		26
Rieumes (26)		8	10	1	18		37
St Thomas (22)	1	3			11		15
Total	4	28	36	2	64		134

Tableau : Exemple d'identification dialectale issue de la fonction discriminante quadratique : Identification des dialectes rencontrés durant 2 à 5 années dans des boisements de moyenne et faible superficie (secteur de la Garonne toulousaine). Chaque boisement est suivi d'une indication entre parenthèses qui précise son emplacement dans les figures 1 (nombre) et 4 (lettre). Les foyers de rattachement possibles figurent en colonnes. Les principaux foyers de rattachement sont identifiés par les chiffres gras.

4. Conclusion

Malgré quelques imprécisions (synonymie spectrale), la numérisation des chants de pinson suivie d'une analyse de spectre sur 32 harmoniques, autorise des analyses quantitatives à la fois plus fines et plus aptes à prendre en compte un grand nombre de données, que les mesures directes ou indirectes jusqu'à présent effectuées sur les sonogrammes (Ince *et al.*, 1980 ; Lynch & Baker, 1993 ; Thielcke & Krome, 1989). Une approche numérique a déjà été proposée par Pickstock, Krebs et Bradbury (1980) qui utilisent un analyseur d'images pour regrouper en familles leurs sonogrammes. Mais une telle méthode n'est pas envisageable à grande échelle et présente le défaut de ne pas réaliser le recalage temporel des sonogrammes mis en comparaison.

L'hypothèse de départ qui fait du dialecte un marqueur de population ou de sous-population est confirmée car la cartographie dialectale régionale se trouve en excellent accord avec le modèle régional d'incidence du pinson. Ce modèle qui a

dirigé l'échantillonnage a ainsi montré son aptitude à localiser sur de grandes superficies des populations plus ou moins isolées.

Des variations clinales sont sensibles dans les zones fortement boisées, mais surtout, la conjonction de deux phénomènes semble avoir suscité l'émergence des nombreux dialectes régionaux :

- le morcellement forestier important dans la zone prospectée ;
- la situation régionale à la limite biogéographique de la répartition du pinson, qui conduit l'espèce à ne coloniser durablement que les milieux les plus favorables : les forêts.

Etant donné la lenteur constatée de leur évolution (Baker & Jenkins, 1987 ; Ince *et al.*, 1980 ; Lynch *et al.*, 1989) les dialectes du Pinson des arbres peuvent, par leur cartographie et pendant plusieurs années, servir de base de référence précisant l'origine géographique probable d'individus immigrants dans un secteur plus particulièrement suivi. Le dialecte est donc utilisable comme traceur révélant l'origine des oiseaux colonisant une région

nouvelle, ou mettant en évidence les flux et échanges potentiels entre populations plus ou moins isolées.

Bibliographie

- Ambuel B. & Temple S.A.**, 1983. Area dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests. *Ecology* 64 : 1057-1068.
- Arnold G.W.**, 1983. The influence of ditch and hedgerow structure length of hedgerows and area of woodland and garden on bird numbers on farmland. *J. Ap. Ecol.*, 20 : 731-750.
- Baker A.J. & Jenkins P.F.** 1987. Founder effect and cultural evolution of songs in an isolated population of Chaffinches, *Fringilla coelebs*, in the Chatham Islands. *Anim. Behav.* 35 : 1793-1803.
- Bennett A.F.**, 1990. Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology* 4 : 109-122.
- Blondel J.**, 1975. L'analyse des peuplements d'oiseaux élément d'un diagnostic écologique. 1. La méthode des échantillonnages fréquenciers progressifs : EFP. *Terre et Vie, revue d'écologie*, 29 : 533-589.
- Blondel J.**, 1986. *Biogéographie évolutive*. Masson Paris.
- Blondel J., Perret P., Maistre M. & Dias P.C.**, 1992. Do harlequin mediterranean environments function as source-sink for Blue Tits *Parus caeruleus*. *Landscape Ecology* 6 : 213-219.
- Cameron N.D.**, 1993. Methodologies for estimation of genotype with environment interaction. *Livestock Production Science*, 35 : 237-249.
- Diamond J.M.**, 1975. The island dilemma : lessons of modern biogeographic studies for the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 7 : 129-146.
- Diamond J.M. & May R.M.**, 1976. Island biogeography and the design of nature reserves. In *Theoretical ecology : principles and applications*. May RM (ed), Blackwell, Oxford.
- Decamps H., Joachim J. & Lauga J.**, 1987. The importance for birds of the riparian woodlands within the alluvial corridor of the river Garonne sw France. *Regulated Rivers*, 1, 301-316.
- Dmowski K. & Kozakiewicz M.**, 1990. Influence of a shrub corridor on movements of passerine birds to a lake littoral zone. *Landscape Ecology*, 4 : 99-108.
- Fahrig L. & Merriam G.**, 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66 : 1762-1768.
- Freemark K.E. & Merriam H.G.**, 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biol. Conserv.* 36 : 115-141.
- Frochet B.**, 1979. Une étude de l'effet de lisière : dénombrement des oiseaux nicheurs sur un quadrat en lisière de forêt et de culture. *Le Jean le Blanc* 18 : 1-18 Dijon.
- Frochet B.**, 1981. A quantitative study of edge effect. Proceedings VII int. con. bird census IBCC Ve meeting EOAC : 64-66. Purroy ed.
- Gates J.E. & Gysel L.W.**, 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59 : 871-883.
- Genard M. et Lescourret F.**, 1985. Caractères insulaires de l'avifaune des Alpes du sud et des Pyrénées orientales. *Oecol. Gener.* 6 : 209-221.
- Gill D.E.**, 1978. The metapopulation ecology of the red-spotted newt (*Notophtalmus viridescens*). *Ecol. Monogr.*, 48 : 145-166.
- Gilbert F.S.**, 1980. The equilibrium theory of island biogeography : fact or fiction ? *J. Biogeogr.* 7 : 209-235.
- Gilpin M. & Hanski I.**, (eds) 1991. *Metapopulation dynamics : empirical and theoretical investigations*. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, 42 (1&2). Academic Press. London.
- Harris L.D.**, 1984. *The fragmented forests*. Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Helle P.**, 1984. Observations on some taiga forest birds with respect to forest fragmentation. *Ornis Fennica*, 61 : 121-122.
- Henein K. & Merriam G.**, 1990. The elements of connectivity where corridor quality is variable. *Landscape Ecology* 4 : 157-170.

- Higgs A.J.**, 1981. Island biogeography theory and nature reserve design. *J. Biogeogr.* 8 : 117-124.
- Ince S.A., Slater P.J.B. & Weismann C.**, 1980. Changes with time in the songs of a population of chaffinches. *Condor* , 82 : 285-290.
- Jenkins P.F.**, 1978. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living population. *Anim. Behav.*, 26 : 510-524.
- Joachim J.**, 1994. Le pinson des arbres *Fringilla coelebs* pp 688-689, in : Yeatman-Berthelot D. et Jarry G., *Nouvel Atlas des oiseaux nicheurs de France 1985-1989*, Société d'études Ornithologiques de France, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Joachim J.**, 1995. Dialectes et populations du pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) dans le Sud-Ouest de la France. Thèse de doctorat de l'Université Toulouse III, 155 pp..
- Lahti T.**, 1986. Island biogeography and conservation : a reply to murphy and wilcox. *Oikos* 47 : 388-389.
- Lambrechts M.M. & Dias P.C.**, 1993. Differences in the onset of laying between island and mainland Mediterranean Blue Tits *Parus caeruleus* phenotypic plasticity or genetic differences ? *Ibis* 135 : 451-455.
- Lauga J. & Joachim J.**, 1992 - Modelling the effects of forest fragmentation on certain species of forest breeding birds. *Landscape Ecology* , 6 : 183-193.
- Levins R.**, 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological society of America*, 15 : 237-240.
- Levins R.**, 1970. Extinction. In : Gesternhaber M. (Ed.), *Some mathematical problems in biology* pp 77-107.
- Lister M.D.**, 1941. The development of the song in juvenile chaffinches. *Brit. Birds* , 34 : 156-158.
- Lovejoy T.E., Bierregaard R.O., Rylands A.B., Malcolm J.R., Quintela C.E., Harper L.H., Brown K.S., Powell A.H., Powell G.V.nN., Schubart H.O.R. & Hays M.B.** 1986 Edge and other effects of isolation on amazon forest fragments. In : Soulé M.E. *Conservation biology* pp 257-285 Sinauer ass. Inc. publishers, Sunderland Massachusetts.
- Lynch J.F. & Whigham D.F.**, 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland U.S.A. *Biol. Conserv.*, 28 : 287-324.
- Lynch A., Plunkett M.G., Baker A.J. & Jenkins P.**, 1989. A model of cultural evolution of chaffinch song derived with the meme concept. *Amer. Nat.* , 133 : 634-653.
- Lynch A. & Baker A.J.**, 1993. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song - meme diversity within populations. *Amer. Nat.*, 141 : 597-620.
- mac Arthur R.H. & Wilson E.O.**, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press . Princeton.
- mac Coy E.D.**, 1982. The application of island biogeographic theory to forest tracts, problems in the determination of turnover rates. *Biol. Conserv.*, 22 : 217-227.
- Mack A.L, Gill F.B., Colburn R. & Spolsky C.**, 1986. Mitochondrial DNA: a source of genetic markers for studies of similar passerine bird species. *Auk*, 103 : 676-681.
- Marler P.**, 1952. Variation in the song of the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Ibis* , 94 : 458-472.
- Marler P.**, 1956a. The voice of the chaffinch and its function as a language. *Ibis* , 98 : 231-261.
- Marler P.**, 1956b : Behaviour of the chaffinch. *Behaviour*, sup. V, 184 p..
- Marler P. & Peters S.**, 1982. Long term storage of learned birdsongs prior to production. *Anim. Behav.*, 30 : 479-482.
- Merriam G.**, 1984. Connectivity : a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. *I.A.L.E. proceedings, first international seminar on methodology in landscape ecological research and planning ; theme i* pp 5-15. Roskilde, Denmark.
- Metzmacher M. et Mairy F.**, 1972. Variations géographiques de la figure finale du chant du pinson des arbres. *Le Gerfaut*, 62 : 215-243.
- Murphy D. D. & Wilcox B.A.**, 1986. On island biogeography and conservation. *Oikos*, 47 : 385-387.
- M. E. Nelson**, 1993. Natal dispersal and gene flow in white-tailed deer in northeastern Minnesota. *J. Mamm.*, 74(2):316-322.
- Nottebohm F.**, 1968. Auditory experience and song development in the chaffinch *Fringilla coelebs* : ontogeny of a complex motor pattern. *Ibis* , 110 : 549-568.

- Osborne P.**, 1984. Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. *J. Ap. Ecol.*, 21 : 63-82.
- Pickstock J.C., Krebs J.R. & Bradbury S.**, 1980. Quantitative comparison of sonograms using an automatic image analyser: application to song dialects of chaffinches *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 122 : 103-109.
- Plunkett G.M.**, 1987. Cultural evolution in chaffinch song : process inferred from micro and macro geographical pattern analysis. Master's thesis, University of Auckland, Auckland, New Zealand.
- Roger L. & Kroodsma L.**, 1982. Edge effect on breeding birds along a power line corridor. *J. Ap. Ecol.*, 19 : 361-370.
- Saunders D.A. & de Ribeira C.P.** 1991. Values of corridors to avian populations in a fragmented landscape. pp 221-240. In : *Nature Conservation 2 : The role of corridors*. D.A. Saunders & R.J. Hobbs eds, Surrey Beatty & sons.
- Sibley C. et Ahlquist J.**, 1986. La classification des oiseaux d'après leur A.D.N. *Pour la Science* (avril) : 79-89.
- Simberloff D.**, 1969. Experimental zoogeography of islands : a model for insular colonization. *Ecology*, 50 : 296-314.
- Simberloff D.**, 1976. Experimental zoogeography of islands effect of island size. *Ecology*, 57 : 629-648.
- Simberloff D. & Wilson E.O.**, 1969. Experimental zoogeography of islands : the colonisation of empty islands. *Ecology*, 50 : 278-296.
- Simberloff D.S. & Wilson E.O.**, 1970. Experimental zoogeography of islands : a two year record of colonization. *Ecology*, 51 : 934-937.
- Sjöngren P.**, 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations : the case of the pool frog (*Rana lessonae*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 42 : 135-147.
- Slater P.J.B.**, 1981. Chaffinch song repertoire : observations experiments and a discussion of their significance. *Z. Tierpsychol.*, 56 : 1-24.
- Slater P.J.B.**, 1983. Sequences of song in chaffinches. *Anim. Behav.*, 31 : 272-281.
- Slater P.J.B. & Ince S.A.**, 1982. Song development in chaffinches : what is learnt and when ? *Ibis*, 124 : 21-26.
- Slatkin M.**, 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics*, 99 : 323-335.
- Slatkin M.**, 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, 39 : 53-65.
- Slatkin M.**, 1987. Genetic differentiation and gene flow. *Science* (Wash. D.C.) 236 : 787-792.
- Soulé M.E. & Simberloff D.**, 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves ? *Biol. Conserv.*, 35 : 19-40.
- Taberlet P. et Bouvet J.**, 1990. Phylogéographie de la mésange bleue : résultats préliminaires. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t.310 série III : 503-507.
- Taberlet P. et Bouvet J.**, 1992. Génétique de l'ours brun dans les Pyrénées (*Ursus arctos*) : premiers résultats. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 314, Série III, p. 15-21.
- Taberlet P., Meyer A & Bouvet J.**, 1992. Unusual mitochondrial DNA polymorphism in two local populations of blue tit *Parus caeruleus*. *Molecular Ecology* 1: 27-36.
- Terborgh J.**, 1985. The role of ecotones in the distribution of andean birds. *Ecology*, 66 : 1237-1246.
- Thielke G.**, 1972. On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated populations. *Ibis*, 115 : 511-516.
- Thielcke G. & Krome M.**, 1989. Experimente über sensible Phasen und Gesangsvariabilität beim Buchfinken *Fringilla coelebs*. *J. Orn.*, 130 : 435-453.
- Tsuruga H., ISE S., Hayashi M., Mizutani T., Takahashi Y. & Kanagawa H.**, 1994. Application of DNA fingerprinting in the Hokkaido brown bear (*Ursus arctos yesoensis*). *J. Vet. Med. Sci.*, 56(5) : 887-890.
- Vrijenhoek R.C.**, 1985. Animal population genetics and disturbance: the effects of local extinctions and recolonizations on heterozygosity and fitness. pp. 265-285. In : Pickett S.T.A. & White P.S.: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press inc. Orlando.