

Etude de la panure à moustaches *Panurus biarmicus* en baie d'Audierne.

Bruno Bargain

Bretagne Vivante - SEPNE -
Trunvel 29167 Tréogat

INTRODUCTION

La panure à moustaches est le seul représentant de la famille des timalidés en Europe. L'espèce est inféodée strictement aux roselières inondées.

En Europe, la répartition des reproducteurs est localisée à quelques grandes zones de marais et l'effectif nicheur est estimé à 250 000 couples (voir Hagemeyer et Blair, 1997). Ce passereau figure sur la liste rouge des espèces menacées en France et la population de notre pays, concentrée dans une dizaine de sites littoraux ne dépasse pas 5000 couples.

En consultant la littérature ornithologique, on constate que les études sur cette espèce portent essentiellement sur les invasions et colonisations de nouveaux sites (Axell, 1996; Spitzer, 1974) et sur la biologie de reproduction (Koenig, 1951; Wawrzyniak & Sohns, 1986). Plus récemment, des travaux ont été menés sur le fonctionnement d'une population de panures à moustaches (Hoi & Hoi-Letner, 1996; Hoi, 1997), mais l'essentiel de ce

qui concerne les relations entre l'espèce et son milieu reste à publier.

Le nombre restreint de publications relatives à cette espèce tient aux difficultés d'investigations du biotope fréquenté par l'espèce et au mode de reproduction. Les nids dispersés dans de vastes phragmitaies sont cachés dans un milieu fermé et fragile. La recherche des sites de nidification est susceptible de provoquer de graves dérangements aux panures et à toute l'avifaune des marais. C'est dire si des études sur cette espèce n'auraient jamais vu le jour en baie d'Audierne si le hasard ne nous avait éclairé sur la possibilité de passer outre ces inconvénients. Voici comment les choses se sont passées : depuis plusieurs années, les travées de filets sont installées aux mêmes endroits du marais de Trunvel-Tréogat. Les piquets, situés à chaque extrémité des filets japonais, sont tendus par des haubans, eux-mêmes réunis fixés à des roseaux réunis en touffes. C'est dans ces amas de roseaux que nous avons découverts les premiers nids de panures. Nous avons alors décidé de multiplier, en bonne période, ces gerbes de vieux roseaux afin d'augmenter le nombre de nids à étudier. Le système a

été amélioré en 1995 pour obtenir un modèle de nichoir pratique, permettant d'étudier la panure à moustaches dans de très bonnes conditions.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La zone d'étude suivie en 1997 est composée du secteur de l'an passé auquel nous avons ajouté 1,3 hectare d'un secteur contigu. Il s'agit d'une ancienne prairie humide abandonnée dont la végétation actuelle est une mosaïque de roselière à Roseau commun (*Phragmites communis*), de magnocariçaie à Laïche des rivages (*Carex riparia*) et d'enclaves où se mêlent roseaux, laïches, oseilles (*Rumex hydrolapatum*) et graminées. La hauteur d'eau n'y a jamais excédé 0,50 mètres durant la période de reproduction, ce qui, compte tenu de la structure de la végétation, permet aux oiseaux de construire des nids à tous moments. Nous avons installé 40 nichoirs dans la zone d'étude durant le mois de mars, aux mêmes emplacements que ceux de l'an passé. Le suivi de la reproduction, l'observation du comportement et de l'activité des oiseaux ont été effectués épisodiquement en janvier et février, puis de manière régulière de mars à août, soit au total 44 jours de terrain. Pour limiter les perturbations aux reproducteurs, nous n'avons généralement visité les nids qu'à deux reprises : à leur découverte, puis lors du baguage des poussins. Le repérage des nids situés hors des nichoirs se fait en observant, par dessus la roselière, les allées et venues des adultes au moment des nourrissages. La plupart du temps, ces nids ne sont donc découverts que peu avant l'envol.

Dans la présentation des résultats, nous avons pris en compte uniquement les nids ayant reçu une ponte.

Les poussins, les juvéniles et les immatures (oiseaux de l'année, ayant effectué leur mue post-juvénile) reçoivent une bague métallique, soit au nid, soit lors de leur première capture. De janvier à août, les adultes sont marqués à l'aide d'une combinaison de bagues colorées permettant de les individualiser et de les reconnaître à distance. Lors de leur découverte, les nids sont numérotés à l'aide d'un repère en plastique fixé à la ligature supérieure du nichoir, ou aux matériaux qui l'abritent.

UTILISATION DES NICHOTRS

Près des trois quarts des nichoirs (68%) ont été utilisés pour au minimum une ébauche de nid. Sur l'ensemble de la saison de reproduction, 19 nichoirs ont reçu un seul nid, 7 deux nids et 1 a reçu 4 nids. La diminution du pourcentage d'occupation, par rapport à 1996, s'explique par le niveau d'eau très bas dans le marais entre le 15 mars et le 27 avril, permettant la construction de nids un peu partout dans la roselière hors des nichoirs. Comme l'an passé, à partir de la mi-juin, la plupart des nids sont construits à l'extérieur des nichoirs, généralement au-dessus de la ligature.

LES OISEAUX MARQUÉS

Depuis 1994, le nombre de panures individualisées par une marque colorée s'élève à 307 individus, 175 mâles et 132 femelles (tab. 1).

Tableau 1 : Nombre de panures à moustaches baguées par des marques colorées en baie d'Audierne de 1994 à 1997.

	Mâles	Femelles	Total
1994	35	33	68
1995	52	31	83
1996	45	42	87
1997	43	26	69
Total	175	132	307

En 1997, nous avons obtenu des preuves tangibles de reproduction pour 37 mâles et 33 femelles différents. Cinq des 75 poussins bagués en 1995 et 10 des 143 poussins bagués en 1996 se sont reproduits cette saison dans la zone d'étude.

CYCLE DE REPRODUCTION

Le 12 mars, un mâle poursuit une femelle en vol, comportement qui précède l'accouplement. La première ébauche de nid est découverte le 15 mars, mais cette coupe ne sera pas achevée. Le premier nid produisant des jeunes est commencé le 20 mars. Des nichées sont ensuite mises en route régulièrement jusqu'à début juillet. Les premiers poussins quittent le nid à la mi-avril et les derniers le 12 août.

Le choix ayant été fait cette année de n'approcher des nids qu'à un minimum de reprises permettant de connaître le nombre d'oeufs pondus, éclos et de jeunes à l'envol, les renseignements sur

les différentes phases du cycle de reproduction sont peu nombreux.

Pour la majorité des nids, un oeuf est déposé chaque jour et la durée de la ponte est donc d'un nombre de jours égal au nombre d'oeufs pondus. Mais dans un nid au moins, la ponte de 3 oeufs est passée à 7 oeufs le lendemain. Koenig (1951) a démontré, sur des oiseaux étudiés en volière, qu'une panure ne peut pondre qu'un oeuf par jour. Ce cas montre donc que plusieurs femelles peuvent pondre dans un même nid. La durée d'incubation est généralement de 11 jours jusqu'à la mi-juin, puis de 10 ou 11 jours pour les couvées plus tardives.

ELEVAGE AU NID

Les deux parents prennent une part égale dans le nourrissage au nid, au moins à partir du quatrième jour après l'éclosion. Ils font la navette, généralement ensemble, entre le nid et un endroit du marais qu'ils exploitent préférentiellement. Il s'agit la plupart du temps d'une lisière en bordure de mare ou d'un canal, d'accès facile et où la nourriture abonde. Les trajets se font par vols directs au ras de la roselière, avec parfois une ou deux haltes de quelques secondes entre les lieux de nidification et d'alimentation. L'activité de nourrissage est maximale entre 2 heures et 8 heures après le lever du soleil, et peut cesser totalement pendant une partie de l'après-midi. Il n'est pas rare que des couples aillent jusqu'à 400 mètres du nid chercher des proies pour le nourrissage des poussins.

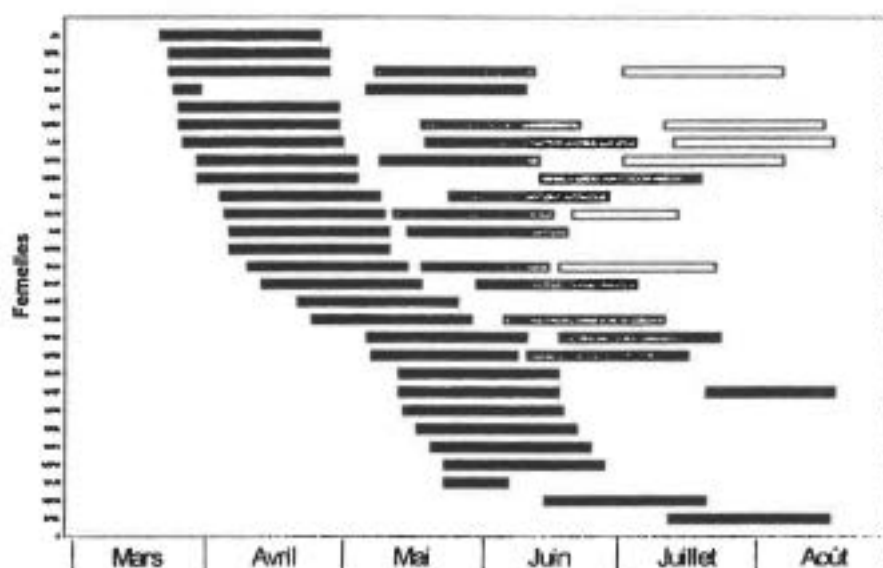


Figure 1 : Déroulement de la reproduction de 28 femelles de panures à moustaches en baie d'Audierne en 1997. Premières nichées en noir, deuxièmes nichées après succès de reproduction en gris foncé, troisièmes nichées après succès de reproduction en gris clair, ponte de remplacement en hachuré.

Des observations régulières près de nids témoins nous apprennent qu'en avril et mai, les poussins sont nourris presque exclusivement d'imagos d'agrion élégant (*Ischnura elegans*) et de libellule écarlate (*Crocothemis erythraea*). A cette période de l'année, chaque jour, d'énormes quantités de larves de ces insectes émergent du marais et s'accrochent à la base des tiges de roseaux. Pendant les premières heures de leur vie, elles se métamorphosent, puis les imagos restent figées en attendant d'être aptes à voler. Dès qu'ils le peuvent, ils se

concentrent, à l'abri du vent, en bordure des zones d'eau libre, ce qui explique probablement le choix par les panures de zones très précises pour la recherche des proies. A partir de mai et surtout en juin et juillet, les chenilles et les nymphes de Noctuelles représentent une part importante des proies apportées aux poussins. Pour une quinzaine d'espèces de ces papillons nocturnes, le développement des chenilles se déroule à l'intérieur des tiges de vieux roseaux et le stade nymphal survient dans la plupart des cas en juin et juillet (Pierre Le Floc'h,

comm. pers.). Les panures prélèvent les chenilles au moment où elles sortent de leur refuge hivernal pour se métamorphoser, puis durant leur stade de chrysalides.

Pour calculer la durée d'élevage au nid, nous considérons la période allant de l'éclosion du premier oeuf au départ du nid du dernier poussin. Pour 29 nichées suivies, la durée moyenne de séjour au nid est de 11,1 jours (écart-type = 0,92, extrêmes = 9-12 jours), la première éclosion se produit le 5 avril et la dernière le 2 août.

ELEVAGE HORS DU NID

Certaines familles restent plusieurs jours à moins de trente mètres du lieu de nidification et il est alors assez facile de repérer le groupe familial et d'observer les nourrissages de juvéniles. Mais bien souvent l'élevage hors du nid se déroule à grande distance du nid, (une famille s'est éloignée jusqu'à 300 mètres du nid en 48 heures) et il devient alors très difficile de contacter les familles pour connaître la durée de cette partie de l'élevage. Nous avons vu les deux parents apporter des proies très régulièrement durant les 4 ou 5 jours qui suivent l'envol. Pour 2 familles, les nourrissages se sont poursuivis au moins 7 jours après l'envol et dans 1 cas, une femelle nourrissait ses jeunes 8 jours après leur sortie du nid. L'idée d'une durée très courte d'élevage hors du nid, moins de dix jours, est renforcée par le fait que des juvéniles forment des couples très rapidement après avoir quitté le nid. Ce phénomène, décrit par différents auteurs (Koenig

1951, Axell 1996) peut intervenir dès l'âge de 22 jours, soit environ 11 jours après l'envol. Le laps de temps entre deux nichées d'un même couple oscille entre 7 et 19 jours, depuis l'envol des jeunes de la première nichée jusqu'au dépôt du premier oeuf de la nichée suivante, et est en moyenne de 12 jours. Cela conforte également l'idée d'une émancipation rapide des jeunes.

SYNTHÈSE

Le déroulement d'un cycle de nidification, depuis la construction du nid jusqu'à l'émancipation des jeunes dure en moyenne 35 jours [3 (nid)+5 (ponte)+11 (incubation)+11 (élevage au nid)+5 (élevage hors du nid)], ce qui est extrêmement court comparativement à d'autres passereaux des roselières. Pour la rousserolle effarvatte, la durée équivalente est de 54 jours (Bargain-Henry, à paraître). La figure 1 permet de visualiser le déroulement de la reproduction de 28 femelles connues. Au total, en 1997, la période de reproduction s'étale sur 152 jours, depuis la construction du premier nid jusqu'à l'émancipation des derniers juvéniles, soit environ 5 mois.

Les cycles des différents couples étant connus, il est alors possible de représenter le nombre de nichées élevées conjointement dans la zone d'étude décade après décade. La majorité des couples s'installent de la mi-mars à la fin d'avril. C'est de fin mai à fin juin que l'activité de reproduction est à son maximum, au moment où les couples les plus précoces s'occupent de leurs deuxième couvées.

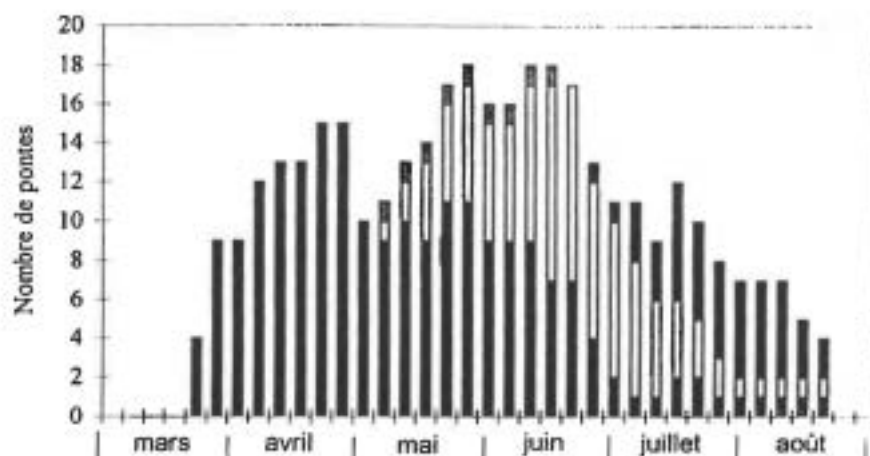


Figure 2 : Cycle de reproduction d'une population de panure à moustaches. Nombre de nichées en cours pentades après pentades en 1997. Premières couvées en noir, deuxièmes couvées après succès de reproduction en blanc, troisièmes couvées après succès de reproduction en gris; couvées de remplacement en hachuré.

PARAMÈTRES DE REPRODUCTION

Dates de pontes

Pour 56 nichées, nous avons 32 premières pontes certaines, 1 ponte de remplacement, 12 deuxièmes pontes après succès de reproduction et 6 troisièmes pontes après succès de reproduction des deux premières nichées. Pour 5 pontes démarrées entre le 14 juin et le 20 juillet, il n'a pas été possible de savoir s'il s'agissait de premières pontes ou non.

Les premières pontes sont déposées du 22 mars au 5 juin, et la date moyenne se situe le 23 avril ($n = 32$, écart-type = 24 jours). Les deuxièmes pontes sont déposées entre le 9 mai et le

21 juillet, la date moyenne est le 2 juin ($n = 12$, écart-type = 20 jours) et les troisièmes pontes sont déposées entre le 19 juin et le 12 juillet avec une date moyenne le 3 juillet ($n = 6$, écart-type = 8 jours). La seule ponte de remplacement débute le 6 mai.

Comme cela avait déjà été suggéré dans une étude réalisée au Rietzer See en Allemagne (Wawrzyniak et Sohns, 1986), des oiseaux s'installant tardivement, principalement des oiseaux d'un an, effectuent leur première ponte en mai, voire dans les premiers jours de juin. Ceci explique la courbe bimodale des premières pontes sur la figure 3. Les six femelles

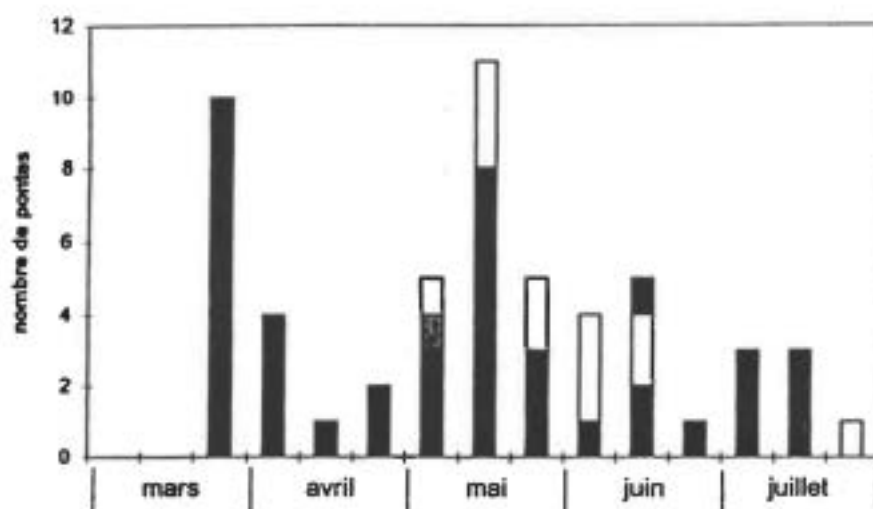


Figure 3 : Dates de ponte chez la panure à moustaches en 1997. Premières pontes en noir, deuxièmes pontes en blanc, troisièmes pontes en grisé, ponte de remplacement en hachuré, pontes indéterminées en barres verticales.

d'un an ont commencé à pondre entre le 7 mai et le 5 juin, cinq d'entre-elles ont effectué une seule ponte, une seule en a fait deux.

Taille des pontes

Les 62 nids garnis, c'est à dire qui ont reçu au moins un oeuf, totalisent 305 oeufs. N'ont été prises en compte que les 48 pontes où il y a eu éclosion (pontes complètes) et celles dont le rang dans le cycle de reproduction était connu. Sont placées sous le vocable de pontes uniques, celles dont les propriétaires n'ont, à notre connaissance, effectué qu'une seule nichée. Le classement

mensuel des couvées est calculé en prenant le jour où la ponte est complète. Ce découpage arbitraire permet une comparaison avec les données de la littérature.

Les 48 pontes complètes totalisent 248 oeufs et le nombre moyen d'oeufs pondus par nid est de 5,2 (écart-type = 1,6) tous mois confondus (tab. 2). Comme chez d'autres passereaux, ce ne sont pas les pontes les plus précoces, mais celles qui sont déposées quelques semaines après le début de la période de reproduction qui ont la moyenne la plus élevée. La taille moyenne des pontes diminue sensiblement en juillet.

Tableau 2 : Taille des pontes chez la panure à moustaches en baie d'Audierne en 1997.

	Nombre de pontes	Nombre moyen d'oeufs $\pm$ écart-type
Mars	5	4,4 $\pm$ 0,5
Avril	7	6,0 $\pm$ 2,0
Mai	17	5,5 $\pm$ 1,3
Juin	10	5,6 $\pm$ 1,6
Juillet	9	3,9 $\pm$ 1,6
Toutes	48	5,2 $\pm$ 1,6

Tableau 3 : Volume des pontes chez la panure à moustaches en baie d'Audierne en 1997. La taille de l'échantillon (n) est indiquée entre parenthèses.

	Nombre d'oeufs par ponte	
	Extrêmes (n)	Moyenne $\pm$ écart-type
Pontes uniques	4-10 (19)	5,2 $\pm$ 1,4
Premières pontes	3-7 (10)	5,1 $\pm$ 1,4
Pontes de remplacement	- (1)	6
Deuxièmes pontes	2-9 (12)	5,8 $\pm$ 2,1
Troisièmes pontes	3-6 (6)	4,8 $\pm$ 1,2

Ce sont les deuxièmes pontes après un succès de reproduction qui ont le nombre moyen d'oeufs le plus élevé, et aussi celles dont la taille de ponte varie le plus (tab. 3).

Nous avons pris en compte les 48 pontes qui avaient donné des poussins et calculé la fréquence du nombre d'oeufs pondus. La figure 4 montre que ce sont

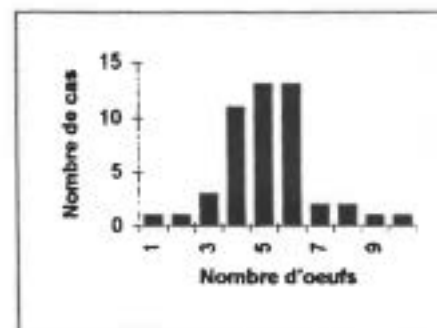


Figure 4 : Fréquence du nombre d'oeufs chez la panure à moustaches en baie d'Audierne en 1997.

les pontes de 4, 5 et 6 oeufs qui dominent largement.

Comme cela est attesté par plusieurs publications, les pontes de 8 oeufs et plus doivent être attribuées à deux femelles différentes ou plus (Ten Kate 1932, Koenig 1951, Feindt et Jung 1968b). Dans un nid découvert le 12 mai 1997 et contenant 3 oeufs, la ponte était de 7 oeufs le lendemain matin et de 8 oeufs le 15 mai.

NOMBRE DE POUSSINS ÉLEVÉS

Pour 48 nids où il y a eu éclosion, 199 poussins sont nés et 172 d'entre-eux ont quitté le nid, soit près de 90%. Tous mois confondus, il est né en moyenne 4,2 poussins par nid (écart-type = 1,3) et en moyenne 3,6 poussins se sont envolés par nid (écart-type = 1,9).

Le classement mensuel des couvées est calculé en considérant le jour où la ponte est complète. Ce découpage

Tableau 3 : Taille des nichées chez la panure à moustaches en 1997.

	Nombre de nids	Jeunes à l'envol Moyenne $\pm$ écart-type
Mars	5	3,8 $\pm$ 0,8
Avril	7	4,4 $\pm$ 2,3
Mai	17	3,8 $\pm$ 1,9
Juin	10	3,4 $\pm$ 2,0
Juillet	9	2,7 $\pm$ 1,7

Tableau 4 : Nombre de poussins par nid chez la panure à moustaches en 1997. Le nombre de nids étudié est indiqué entre parenthèses.

	Nombre de poussins à l'éclosion (moyenne)	à l'envol (moyenne $\pm$ écart-type)
Pontes uniques	4,1 (19)	3,0 $\pm$ 2,3
Premières pontes	3,9 (10)	3,9 $\pm$ 1,7
Deuxièmes pontes	4,4 (12)	4,3 $\pm$ 1,3
Troisièmes pontes	4,2 (6)	3,2 $\pm$ 1,7
Ponte de remplacement	5 (1)	(5,0)

arbitraire permet une comparaison avec les données de la littérature. La meilleure production est observée en avril. Une diminution régulière est notée les mois suivants. Les tailles mensuelles moyennes des pontes et des nichées sont concordantes.

Les résultats obtenus cette saison sont conformes à ce que l'on attendait, et très différents de ceux de 1996, à savoir une bonne production pour les premières pontes et deuxièmes pontes après succès de reproduction dont les propriétaires

sont plus performants que ceux qui effectuent une ponte unique. Comme le montrent les chiffres présentés dans le tableau 4, la mortalité au nid est forte pour ces dernières, et la prédation est dans tous les cas responsable de la mort des poussins. Tous les poussins issus des premières pontes normales se sont envolés. Pour les deuxièmes pontes après succès de reproduction, les deux poussins de deux nids différents qui n'ont pas survécu étaient nés plus de 24 heures après les autres individus de la fratrie. Dans le cas des troisièmes pontes, une nichée a été détruite par un prédateur, mais le résultat s'explique surtout par la taille plus faible des pontes puisque, même en excluant la nichée prédatée, la moyenne est de 3,8 poussins ($n = 5$, écart-type = 0,8).

PREMIÈRES DONNÉES SUR LA DÉMOGRAPHIE

DÉTERMINATION DU SEXE-RATIO

Le sex-ratio à la naissance figure parmi les paramètres les plus importants en dynamique de population de passereaux monogames (Vansteenwegen 1987). La panure à moustaches est très largement monogame, même si de rares cas de polygamie ont été observés (Feindt et Jung 1968b).

L'estimation du sex-ratio est très facile chez la panure puisque le dimorphisme sexuel apparaît avant même la sortie du nid des poussins. A ce moment, les mâles ont le bec rose à pointe noire alors que celui des femelles

est gris. Le sexe déterminé avant la sortie du nid a été vérifié et confirmé par des contrôles dans les semaines suivantes.

Ainsi, pour 264 poussins bagués au nid, 146 individus sont des mâles (55%) et 118 individus des femelles (45%). Il n'y a pas de différence significative entre le nombre de mâles et de femelles ($X^2 = 2,56$, NS), le sexe-ratio à la sortie du nid est donc équilibré.

STRUCTURE DE LA POPULATION REPRODUCTRICE

Le baguage à grande échelle dans le marais de Trunvel existe depuis 1990, ce qui permet d'obtenir des informations sur la structure d'âge de la population. Pour cela nous avons sélectionné tous les nicheurs de 1996 et 1997 dont l'année de naissance est connue (individus bagués poussins ou juvéniles). La proportion de mâle jeunes (1 an et 2 ans) est de 76%, contre 63% de femelles du même âge. Certaines femelles semblent pouvoir vivre plus longtemps que les mâles. Nous avons obtenu des preuves de reproduction pour toutes les femelles les plus âgées.

PRODUCTION PAR FEMELLE REPRODUCTRICE

Le marquage par bagues colorées des adultes et le suivi des nichées tout au long de la période de reproduction permet de calculer la performance annuelle d'une partie des femelles. Des couples peuvent élever des nichées successives à plus de 200 mètres de distance, et il n'est pas exclu dès lors que des nichées passent inaperçues. Les chiffres présentés sont donc probablement inférieur à la réalité.

Pour 27 femelles identifiées, le nombre total de poussins à l'envol varie de 3 à 16, pour une moyenne annuelle de 6,8 poussins (écart-type = 3,0).

La distribution bimodale de la figure 6 met en évidence que les couples qui ne réussissent qu'une seule nichée ne produisent que de 3 à 6 poussins. Ceux qui effectuent deux ou trois nichées élèvent de 8 à 13 poussins.

L'analyse de ces résultats est délicate compte tenu de la taille restreinte de l'échantillon, mais pour 27 femelles dont l'âge est connu avec précision, les chiffres indiquent que les femelles de première année produisent moins de jeunes en moyenne que les femelles plus âgées (tab. 6, test de Student, $p < 0,05$). En revanche, il n'y a pas de différence significative de production entre les femelles de 2 ans et de 3 ans, ni entre celles de 2 ans et de 4 ans et pas plus entre celles de 3 ans et de 4 ans. Ce sont les femelles d'un an, non expérimentées qui sont les moins performantes.

DISCUSSION

Après l'expérience d'une année complète de suivi en 1996, nous nous sommes attachés, cette année, à obtenir, pour chaque reproducteur marqué individuellement, les informations déterminantes pour une compréhension fine de la biologie de reproduction et des informations sur la démographie de l'espèce.

La saison de reproduction s'est étalée du 20 mars au 18 août, soit 152 jours ou environ 5 mois. Cette durée est supérieure d'une douzaine de jours aux

Tableau 5 : Structure de la population reproductrice de panure à moustaches pour 1996 et 1997.

	Mâles		Femelles	
	Nombre	%	Nombre	%
1 an	16	42	12	38
2 ans	13	34	9	28
3 ans	6	16	6	19
4 ans	3	8	3	9
5 ans	0	-	1	3
6 ans	0	-	1	3

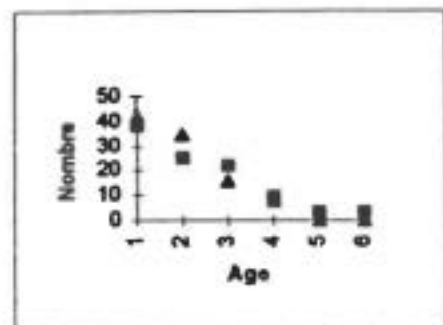


Figure 5 : Structure de la population reproductrice (▲ mâles, ■ femelles).

valeurs maximales citées dans la littérature. Au Rietzer See en Allemagne, au cours de 7 années d'étude, la durée de la période de reproduction a varié de 91 à 137 jours, alors qu'en Basse-Saxe elle a atteint 144 jours (Wawrzyniak et Sohns 1986, Feindt et Jung *cf.* Glutz *et al.* 1993).

Différents auteurs ont prouvé que deux femelles pouvaient

Tableau 6 : Performance annuelle moyenne des femelles, en nombre de jeunes à l'envol, en fonction de l'âge chez la panure à moustaches en 1997.

âge	nombre	production $\pm$ écart-type
1 an	8	$5,6 \pm 1,9$
2 ans	9	$7,2 \pm 3,1$
3 ans	5	$7,2 \pm 2,2$
4 ans	3	$8,7 \pm 4,5$
5 ans	1	(3)-
6 ans	1	(10)-

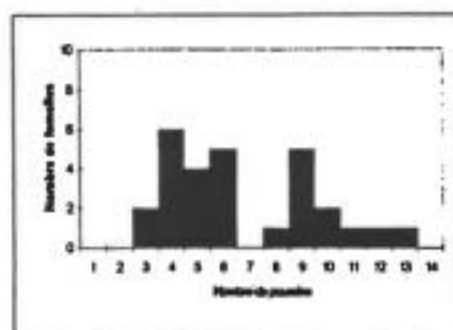


Figure 6 : Nombre total de poussins élevés par femelle reproductrice de panure à moustaches en baie d'Audierne en 1997.

occasionnellement pondre dans un même nid (Ten Kate 1932, Koenig 1951, Feindt et Jung 1968). Puisqu'il est admis qu'une femelle ne peut pondre qu'un seul oeuf en 24 heures, la découverte de 7 oeufs dans un nid qui en contenait 3 seulement 14 heures auparavant montre que quatre femelles différentes ont dans ce cas déposé un oeuf dans une même coupe.

La durée d'élevage hors du nid varie, selon les cas, de 4 à 8 jours, ce qui est très proche de la fourchette de 3-8 jours proposée par Wawrzyniak et Sohns (1986).

Pour la première fois pour cette espèce, nous proposons une figure illustrant le déroulement de la nidification, en séparant les différents types de pontes. Les femelles d'un an ne commencent à se reproduire que tardivement, en mai. Ce sont les pontes de 4, 5 et 6 oeufs qui dominent largement. La période de dépôt des oeufs influence la taille des pontes, ce phénomène avait aussi été mis en évidence pour le moineau friquet (Clausing 1975 *cf.* Wawrzyniak et Sohns 1986). Les deuxième pontes après succès de reproduction ont la taille moyenne la plus élevée, elles appartiennent à des femelles performantes. Lorsque ces même femelles effectuent une troisième ponte après succès de reproduction, la taille moyenne des couvées diminue. Ce sont également les deuxième pontes qui produisent le nombre moyen le plus élevé de jeunes à l'envol.

Le nombre de jeunes produits par oeuf pondu est de 0,57 poussins en 1997, alors que ces chiffres étaient respectivement de 0,22 et 0,28 pour 1995 et 1996. La différence avec les chiffres obtenus les années précédentes peut en partie s'expliquer par la méthode de travail moins perturbante en 1997 pour les reproducteurs et probablement par la variation des conditions du milieu (météo, nourriture,...). Comme cela a déjà été mis en évidence, il existe de grandes variations interannuelles de la qualité de la

reproduction chez la (Wawrzyniak et Sohns 1986). Une femelle reproductrice a élevé en moyenne 6,8 jeunes cette année, pour des extrêmes de 3 à 13 jeunes.

La production moyenne de jeunes envolés par femelle est significativement plus élevée chez les femelles de 2 ans à 4 ans que chez les femelles de première année. A l'issue de quatre années d'existence, une femelle de panure à moustaches élève en moyenne près d'une trentaine de poussins. Dans le lot d'oiseaux étudiés, les femelles d'un an représentent près du tiers des femelles reproductrices.

REMERCIEMENTS

Depuis la mise en chantier de cette étude, deux personnes se sont impliquées fortement à mes côtés : Jacques Henry et Jean-Yves Monnat. Le premier me conseille régulièrement pour le travail de terrain, me donne des indications pour le traitement des données et il est souvent l'instigateur de nouvelles pistes de recherche. Le second investit beaucoup de son temps pour réaliser une base de données informatisée et des programmes de traitement de l'information. Gwen Le Cornig et Gaël Rault ont assuré le baguage des poussins et le suivi de la reproduction lorsque j'étais absent. Bernard Cadieu et Alain Gentic ont bien voulu relire, corriger et enrichir ce document.

BIBLIOGRAPHIE

- AXELL, H.E. 1996. Eruption of Bearded tits during 1959-65. *Brit. Birds*, 59 : 513-543.
- BARGAIN B. & HENRY, J. sous presse. Etude de la biologie de reproduction de la Rousserolle effarvate en baie d'Audierne.

- BARGAIN B. & HENRY, J. 1989. *Contribution à l'étude des oiseaux de la baie d'Audierne*. Rapport SEPNE/CEL, 81 p.
- BJORKMAN, G. & TYRBERG, T. 1982. Skaggmesen *Panurus biarmicus* i Sverige 1965-1979. *Var Fagelv.*, 41: 73-94.
- CRAMP, S. & al. 1994. *The birds of the Western Palearctic*, vol. 7. Oxford University Press, Oxford : 88-101.
- FEINDT, P. & JUNG, K. 1968. Zum Gast-und Brutvorkommen der Bartmeise (*Panurus biarmicus*) in sud-Niedersachsen mit Angaben zur Brutbiologie. *Vogelwelt*, 89: 3-14.
- GLUTZ VON BLITZHEIM, U. & al. 1993.- *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Teil 1, muscipapidae-paridae : 264-318.
- HAGEMUEER, E.J.M. & BLAIR, M.J. 1997. *The EBCC atlas of european breeding birds : their distribution and abundance*. Poyser, T. & A.D. (eds.), London.
- HOT, H. 1997. Assessment of the quality of copulation partners in the monogamous bearded tit. *Anim. Behav.*, 53 : 277-286.
- HOT, G. & HOI-LETNER, M. 1996. An alternative route to coloniality in the bearded tit : females pursue extra-pair fertilizations. *Behavioral Ecology*, 8 : 113-119.
- KOENIG, O. 1951. Das Aktionssystem der Bartmeise. *Osterr. Z. Zool.* 3 : 1-82, 247-325.
- SPITZER, G. 1974. Zum Emigrationsverhalten der osteuropäischen Bartmeise (*Panurus biarmicus*). *Vogelwarte* 27 : 186-194.
- TEN KATE, C. 1932. Broedbiologische waarnemingen van de baarmees *Panurus b. biarmicus* (L.) 4 *Ogan Club Nederl. Vogelk.*, 5 : 21-29.
- VANSTEENWEGEN, C. 1987. *Biologie des populations d'hirondelles de cheminée*. Thèse de doctorat. Université Catholique de Louvain. 486 pages.
- WAWRZYNIAK, H. & SOHNS, G. 1986. Die Bartmeise. Neue Brehm-Bücherei 553, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt : 1-168.