

Les Hémiptères dans l'alimentation des jeunes Pouillots siffleur et de Bonelli

MICHEL DETHIER et DANIEL CHARPIÉ

Musée Zoologique, Palais de Rumine, CH-1005 Lausanne

L'étude de l'alimentation au nid des jeunes Pouillots siffleur et de Bonelli montre que les Hémiptères forment une part importante de la nourriture des oisillons. Chacune des deux espèces étudiées ici capture Hétéroptères et Homoptères dans des proportions qui lui sont propres. Il en va de même, au sein des Homoptères, pour les Aphidoidea et les Cicadoidea.

D'autre part, les parents ne capturent régulièrement à l'intention de leurs jeunes qu'un petit nombre des espèces d'Hétéroptères présentes dans les lieux de nidification. Des prélèvements faunistiques démontrent amplement que les Pouillots opèrent un choix qui ne varie que peu au cours des années (1969 à 1975) et selon les stations étudiées. En outre, si quelques espèces d'Hétéroptères se retrouvent dans les captures des deux Oiscaux, d'autres au contraire semblent caractéristiques de l'alimentation de chaque espèce de Pouillot. Il faut toutefois faire remarquer que ces Punaises sont souvent capturées en faibles quantités et parfois sans doute, occasionnellement.

La disproportion entre mâles et femelles dans l'ensemble des Hétéroptères capturés (environ 26% de mâles et 74% de femelles) a également attiré notre attention et nous avons envisagé plusieurs hypothèses pour répondre à cette question.

Enfin, les quelques variations dans le temps des captures d'Hémiptères (au cours d'une journée et pendant la période de nourrissage au nid) sont également étudiées, tant aux points de vue qualitatif que quantitatif. Des conclusions tout à fait valables ne pourront cependant être tirées que sur la base de l'étude de l'ensemble des proies apportées au nid.

Depuis 1969, des recherches ont été entreprises sur l'alimentation des jeunes Pouillots au nid. Pour récolter les proies apportées par les parents, plusieurs méthodes ont été testées; la meilleure se révéla être celle du collet ou garrot qui consiste à placer autour du cou des oisillons un fil de cuivre les empêchant d'avaler tout en leur permettant de respirer sans peine. Pour compenser le manque de nourriture, on donne aux jeunes d'autres Insectes ou de la pâtée pour Oiseaux insectivores (CHARPIÉ, 1973).

Deux espèces de Pouillots ont été étudiées: le Pouillot siffleur, *Phylloscopus sibilatrix* (BECHSTEIN) et le Pouillot de Bonelli, *Phylloscopus bonelli* (VIEILLOT). Tous deux nichent au sol, le premier dans des forêts au sous-bois clairsemé, le second dans des endroits en pente, recouverts de buissons et d'arbustes et très ensoleillés.

Le tabl. 1 donne une idée globale de l'alimentation des jeunes. Il est basé sur des récoltes effectuées en 1972, le total des proies récoltées étant de 539 pour le Pouillot siffleur et de 1286 pour le Pouillot de Bonelli (CHARPIÉ, op. cit.). Il faut noter que ces prélèvements ont été faits dans divers endroits du canton de Vaud (Genolier/Nyon, Baulmes, Cheseaux-Noréaz), à des altitudes différentes et à divers moments de la période de la vie des jeunes au nid (juin-juillet). Néanmoins, les similitudes dans l'alimentation des deux espèces sont évidentes: les mêmes groupes d'Invertébrés sont capturés dans des proportions comparables par les parents (les Hémiptères et les Araignées constituant souvent une part importante de la nourriture) et toutes les proies apportées aux jeunes sont relativement molles (à l'exception des petits Escargots).

Etude des captures d'Hémiptères

Comme le montre le tabl. 1, ces Insectes sont souvent fort abondants dans la nourriture des oisillons et leur étude permet déjà de faire quelques constatations intéressantes.

Tableau 1: Proies capturées en 1972 (en %)

Proies	P. siffleur	P. de Bonelli
Hémiptères	24	38
Araignées	19	24
Lépidoptères (chen.)	17	18
Diptères	16	7
Petits Gastéropodes	10	} 13
Insectes divers	14	

De 1969 à 1975, les 52 couples de Pouillots étudiés (Siffleur: 40; Bonelli: 12) ont capturé 1865 Hémiptères (464 Hétéroptères et 1401 Homoptères). Les Hétéroptères sont surtout représentés par des Miridae adultes (les autres familles et les larves sont rares). Pour les Homoptères, nous avons seulement distingué dans ce travail Cicadoidea et Aphidoidea. Une étude spécifique en sera faite ultérieurement. Le tabl. 2 rassemble ces données.

Tableau 2: Nombre d'Hémiptères capturés de 1969 à 1975

P. siffleur	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Totaux
Hétéroptères	3	8	18	15	204	25	1	274
Cicadoidea	2	38	157	90	109	58	14	468
Aphidoidea	4	70	31	46	23	70	0	244
Totaux	9	116	206	151	336	153	15	986
P. de Bonelli	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	Totaux
Hétéroptères	-	16	-	123	-	9	42	190
Cicadoidea	-	46	-	79	-	31	76	232
Aphidoidea	-	88	-	281	-	78	10	457
Totaux	-	150	-	483	-	118	128	879

On remarque dès l'abord une nette différence quantitative entre les Hétéroptères et les Homoptères. De même, si des quantités assez voisines d'Homoptères sont capturées par les deux espèces de Pouillots (712 et 689), ce n'est pas le cas pour les Hétéroptères (274 et 190, cf. tabl. 3).

Nous avons voulu tester statistiquement la signification de ces différences. Dans ce but, deux méthodes ont été appliquées.

Tableau 3: Tableau de contingence

	P. siffleur	P. de Bonelli	Totaux
Hétéroptères	274 (a)	190 (b)	464 (a+b)
Homoptères	712 (c)	689 (d)	1401 (c+d)
Hémiptères	986 (a+c)	879 (b+d)	1865 (n)

1. La comparaison de deux pourcentages permet de tester la signification des fréquences relatives d'un certain caractère qualitatif (ici «Hétéroptères») dans deux échantillons (Hémiptères capturés par le Pouillot siffleur et le Pouillot de Bonelli). Dans le cas présent, ces fréquences sont les suivantes (cf. tabl. 3):

$$F_1 (\text{P. siffleur}) = \frac{a}{a+c} = 0,278$$

$$F_2 (\text{P. Bonelli}) = \frac{b}{b+d} = 0,216$$

On formule l'hypothèse que les deux échantillons proviennent d'un même ensemble où le caractère étudié a pour fréquence F. On adopte pour valeur de F la meilleure estimation qu'en fournissent les deux échantillons réunis, soit:

$$F_{\text{Hétér.}} = \frac{a+b}{n} = 0,248 (F_h)$$

On testera ensuite la différence observée entre F_1 et F_2 par la méthode de l'erreur-standard en calculant:

$$t = \frac{F_1 - F_2}{\sqrt{\left(\frac{1}{a+c} + \frac{1}{b+d}\right)F_h(1-F_h)}} = 3,1$$

La table de la courbe normale montre que cette valeur dépasse celle correspondant à un coefficient de sécurité de 99% (2,6). Il faut donc admettre que cette différence est hautement significative.

2. L'étude de l'association de caractères qualitatifs (ici «Hétéroptères» et «Homoptères») confirme le premier résultat. A partir du tableau de contingence (tabl. 3), on calcule:

$$\chi^2 = \frac{n(ad-cb)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} = 9,4$$

Or, pour un degré de liberté (comme c'est le cas ici), le tableau du χ^2 indique que la valeur limite correspondant à un coefficient de sécurité de 99% est de 6,64. La valeur trouvée est supérieure, c'est-à-dire que la divergence des fréquences observées avec les fréquences théoriques d'indépendance ne peut être imputée au simple hasard et qu'il y a donc une réelle association entre les caractères étudiés. En d'autres termes, chaque espèce de Pouillot capture Hétéroptères et Homoptères dans des proportions qui lui sont propres.

Remarques sur les Hétéroptères

Nous nous sommes attachés plus particulièrement à l'étude de ce groupe. Toutes les espèces capturées par les parents à l'intention des jeunes n'ont pas pu être déterminées: certains Insectes fragiles, becquetés par les adultes, mâchonnés par les jeunes et conservés par la suite en alcool avec d'autres individus sont indéterminables. Cependant, dans la plupart des cas, on pouvait encore discerner les espèces à défaut de pouvoir les nommer avec certitude. Dans les tableaux qui suivent, les espèces indéterminées sont numérotées.

De 1969 à 1975, les deux espèces de Pouillots ont capturé 464 Hétéroptères (430 adultes et 34 larves) qui se répartissent en une vingtaine d'espèces. Parmi celles-ci, cinq seulement sont représentées par plus de 10 individus dans la nourriture des oisillons mais constituent 84,2% de leur alimentation en Hétéroptères. Les autres espèces, y compris les 34 larves, ne représentent donc que 15,8% du total.

Le tableau 4 donne la liste des espèces capturées avec, pour chacune, le nombre total d'individus et le nombre de mâles. A part *Pentatoma rufipes* L. et *Nabis* sp., tous ces Hétéroptères sont des Miridae. Les chiffres contenus dans ce tableau suffiraient déjà à démontrer que les Pouillots opèrent un choix dans les captures qu'ils destinent à leurs jeunes. Nous avons cependant voulu nous assurer que les espèces prises en grand nombre n'étaient pas les seules abondantes dans les milieux étudiés. Pour cela, des récoltes ont été effectuées par des moyens plus classiques: filet fauchoir, battage des branches, piège lumineux... Nous ne prétendons pas avoir réuni ainsi toutes les espèces d'Hétéroptères présentes. Néanmoins, sur la centaine d'espèces dénombrées, plusieurs se sont révélées assez abondantes bien que n'étant jamais capturées par les Pouillots. Ce sont par exemple: *Polymerus unifasciatus* F., *Trigonotylus ruficornis* GEOFFR., *Adelphocoris seticornis* F., *Phytocoris longipennis* FLOR., *Ph. intricatus* FLOR., *Globiceps flavomaculatus* F., *Lygus lucorum* M.-D., *L. pratensis* L., *Gastrodes grossipes* DEG., *Elasmucha grisea* L., *Pentatoma rufipes* L. (5 individus capturés par le Pouillot siffleur).

Tableau 4: Hétéroptères capturés par les Pouillots

Espèces	Total	Mâles
<i>Calocoris quadripunctatus</i> (VILL.)	232	54
<i>Psallus varians</i> (FALL.)	107	30
<i>Cyllocoris histrionicus</i> (L.)	28	8
<i>Miris striatus</i> L.	12	2
sp. 9	12	5
<i>Calocoris alpestris</i> (M.-D.)	7	1
sp. 19	7	3
<i>Dryophilocoris flavoquadrimaculatus</i> (DEG.)	6	2
<i>Pentatoma rufipes</i> L.	5	3 1a
<i>Nabis</i> sp.	3	3 1a
sp. 3	3	1
<i>Camptobrochis punctulatus</i> (FALL.)	2	0
<i>Deraeocoris trifasciatus</i> (L.)	2	2
<i>Calocoris biclavatus</i> (H.-S.)	2	0
<i>Leptopterna dolobrata</i> L.	1	0
spp. 4, 6, 8, 14, 15, 20 et larves diverses	35	0
21 espèces	464	112

Le tabl. 5 montre comment se répartissent la vingtaine d'espèces et les 464 individus capturés entre les 2 espèces de Pouillots. Six espèces sont capturées «en commun» et 3 d'entre elles sont les punaises les plus abondantes dans l'alimentation des oisillons. Nous ne pouvons pas encore expliquer les différences de fréquence de capture d'une espèce de Pouillot à l'autre. En effet, *Calocoris quadripunctatus*, *Psallus varians* et *Cyllocoris histrionicus* ont tous 3 une chorologie et une phénologie semblables: ils vivent volontiers sur les chênes, sont à la fois phytophages et zoophages et les adultes apparaissent de mai à juillet (les œufs hibernent).

D'autre part, chaque espèce de Pouillot capture un certain nombre d'espèces qui lui sont propres: 8 pour le Pouillot siffleur, 7 pour le Pouillot de Bonelli. La plupart de ces espèces sont capturées à 1, 2 ou 3 exemplaires et n'ont sans doute pas grande signification. Notons cependant que 2 des espèces capturées exclusivement par le Pouillot de Bonelli, *Calocoris biclavatus* et *Leptopterna dolobrata* vivent sur les plantes basses (*Vaccinium*, *Phloeum*)

fréquentes dans les sites où niche cet Oiseau. *Calocoris alpestris* et *Miris striatus* sont capturés par le Pouillot siffleur en quantités plus importantes (respectivement 7 et 12 individus). De même, le Pouillot de Bonelli capture assez volontiers les espèces numérotées 9 et 19. Nous n'avons malheureusement pas pu déterminer ces 2 espèces (nettement différentes néanmoins de *M. striatus* et de *C. alpestris*) et il nous est impossible d'interpréter la signification réelle de cette différence. Tout au plus pouvons nous faire remarquer que *M. striatus* et *C. alpestris* sont des espèces arboricoles d'assez grande taille (respectivement environ 11 et 7,6 mm) tandis que les espèces 9 et 19 sont sensiblement plus petites (environ 6,5 mm). Or, il semble qu'en général, le Pouillot siffleur capture des proies plus volumineuses que le Pouillot de Bonelli.

Tableau 5: Captures respectives des deux espèces de Pouillots. Entre (): nombre de mâles ou de larves (la).

Espèces	P. siffleur	P. de Bonelli
<i>Miris striatus</i>	12 (2)	
<i>Calocoris alpestris</i>	7 (1)	
<i>Pentatoma rufipes</i>	5 (31a)	
sp. 3	3 (1)	
sp. 4	1 (?)	
<i>Nabis sp.</i>	3 (31a)	
sp. 6	1 (1)	
sp. 8	3 (1)	
<i>Calocoris quadripunctatus</i>	150 (35)	82 (19)
<i>Psallus varians</i>	74 (19)	33 (11)
<i>Cyllocoris histrionicus</i>	3 (3)	25 (5)
<i>Dryophilocoris flavoquadrimaculatus</i>	5 (1)	1 (1)
<i>Camptobrochis punctulatus</i>	1 (0)	1 (0)
<i>Deraeocoris trifasciatus</i>	1 (1)	1 (1)
sp. 9		12 (5)
sp. 19		7 (3)
<i>Calocoris biclavatus</i>		2 (0)
<i>Leptopterna dolobrata</i>		1 (0)
sp. 14		1 (1)
sp. 15		1 (?)
sp. 20		1 (?)
Larves indéterminées (Miridae)	5	22
Totaux	274	190

Il ne faut cependant pas perdre de vue que les prélèvements ont non seulement été effectués de 1969 à 1975 (tabl. 6), mais aussi en différents endroits du canton de Vaud (tabl. 7). De plus, selon les années ou les endroits, les nids examinés ont été plus ou moins nombreux. Cela peut, dans une

certaine mesure, expliquer les différences observées entre les 2 espèces de Pouillots dans leur choix d'Hétéroptères. Les tabl. 6 et 7 montrent que le Pouillot siffleur a récolté la plus grande diversité d'espèces en 1973 (10). Si l'on considère seulement la localisation des nids, c'est à Cheseaux-Noréaz que le maximum est atteint (11 espèces) (nids observés en 1972 et 1973). En ce qui concerne le Pouillot de Bonelli, le plus grand nombre d'espèces récoltées se rencontre en 1972 (9 espèces). Toutes les récoltes de cette année-là proviennent du Bois de Chênes près de Nyon.

Tableau 6: Répartition des captures dans le temps

Espèces	69	70	71	72	73	74	75
<i>Miris striatus</i>					S	S	
<i>Calocoris alpestris</i>	S	S		S			
<i>Pentatoma rufipes</i>			S	S			
sp. 3					S		
sp. 4					S		
<i>Nabis sp.</i>			S			S	
sp. 6					S		
sp. 8					S		
<i>Calocoris quadripunctatus</i>		SB	S	SB	S	SB	B
<i>Psallus varians</i>		B	S	SB	S	SB	SB
<i>Cyllocoris histrionicus</i>		B	S	SB	S	B	
<i>Dryophilocoris flavoquadrimaculatus</i>					S	B	
<i>Camptobrochis punctulatus</i>				B	S		
<i>Deraeocoris trifasciatus</i>				SB			
sp. 9			B	B		B	B
sp. 19							B
<i>Calocoris biclavatus</i>							B
<i>Leptopterna dolobrata</i>				B			
sp. 14				B			
sp. 15				B			
sp. 20							B
Nombre d'espèces par année	1	2/3	5/1	6/9	10	4/5	1/6

S = Hétéroptères capturés par le Pouillot siffleur.

B = Hétéroptères capturés par le Pouillot de Bonelli.

Les espèces d'Hétéroptères très abondantes dans la nourriture des jeunes Pouillots sont capturées par les parents à peu près chaque année et dans presque toutes les stations (par ex. *Calocoris quadripunctatus* a été capturé partout sauf au Suchet). Il n'en va pas de même pour les espèces peu représentées. C'est ainsi que *Calocoris alpestris* (7 indiv.) n'a été capturé qu'au Suchet et cela chaque fois que des prélèvements ont été effectués dans cette station (1969, 1970 et 1972). Les nids dans les forêts du Suchet (commune de Baulmes) étaient situés à 1280 et 1330 m d'altitude. Or, *Calocoris alpestris* est une espèce connue surtout des régions montagneuses et les autres stations sont toutes

situées à plus basse altitude (400-600 m environ). C'est d'ailleurs le seul Hétero-
ptère capturé par le Pouillot à cet endroit. *Miris striatus* a été surtout
capturé en 1973 à Cheseaux-Noréaz (11 indiv.). Un seul individu provient du
Bois d'Archens (près de l'abbaye de Montheron) où un nid a été étudié en 1974
(cette dernière station, peu importante, n'a pas été reprise dans le tabl. 7). Or,
le Bois d'Archens est une hêtraie presque pure (quelques *Abies alba* et *Quer-
cus sp.*) et *Miris striatus*, essentiellement phytophage, vit plus volontiers sur

Tableau 7: Répartition des captures dans l'espace

Espèces	BC	CN	B	LC	S
<i>Miris striatus</i>		S			
<i>Calocoris alpestris</i>					S
<i>Pentatoma rufipes</i>	S	S			
sp. 3		S			
sp. 4		S			
<i>Nabis sp.</i>	S				
sp. 6		S			
sp. 8		S			
<i>Calocoris quadripunctatus</i>	S B	S	S B	B	
<i>Psallus varians</i>	S B	S	S B	S	
<i>Cyllocoris histrionicus</i>	S B	S	B		
<i>Dryophilocoris flavoquadrimaculatus</i>		S	B		
<i>Camptobrochis punctulatus</i>		S			
<i>Deraeocoris trifasciatus</i>	S B				
sp. 9	B		B		
sp. 19			B	B	
<i>Calocoris biclavatus</i>			B		
<i>Leptopterna dolobrata</i>	B				
sp. 14	B				
sp. 15	B				
sp. 20				B	
Nombre d'espèces par station	6 9	11 0	2 7	1 3	1 0

S, B : cf. tabl. 6. BC = Bois de Chênes; CN = Cheseaux-Noréaz;
B = Baulmes; LC = Les Clées; S = Suchet.

Corylus, *Alnus*, *Salix*, *Pirus* et *Rhamnus* que sur *Fagus*. Il est probable que le
Bois d'Archens n'offrant que des ressources alimentaires restreintes pour *Miris
striatus*, cette espèce ne puisse y développer qu'une faible population.

Nous avons déjà signalé que *Calocoris biclavatus* et *Leptopterna dolobrata*,
capturés uniquement par le Pouillot de Bonelli, fréquentent les mêmes milieux
que cet Oiseau.

Enfin, 5 individus (dont 3 larves) de *Pentatoma rufipes* ont été capturés
par le Pouillot siffleur en 1971 et 1972, au Bois de Chênes et à Cheseaux-

Noréaz. C'est le plus gros Hétero-
ptère ramené au nid: les 2 jeunes femelles
aux téguments encore mous mesuraient 13 à 14 mm, les larves (stade V?)
environ 12 mm.

Un autre problème est celui de la disproportion entre les mâles et les
femelles d'Hétéroptères capturés. Le tabl. 4 montre que, sur 430 adultes, il y a
seulement 112 mâles (soit environ 26%). Plusieurs hypothèses ont été en-
visagées pour tenter d'expliquer cette différence.

1. Sex-ratio particulière. Dans nos récoltes au filet fauchoir, au piège
lumineux et par battage, nous n'avons jamais constaté une disproportion
notable entre le nombre de mâles et de femelles (à condition de tenir compte à
la fois, pour certaines espèces, des récoltes diurnes et nocturnes; cf. 2).

2. Périodes d'activité et de vol différentes. Nous avons remarqué que les
mâles de certaines espèces sont fréquemment capturés au piège lumineux (par-
fois même en grandes quantités, surtout entre 21 et 23 h). C'est le cas par
exemple pour *Psallus varians*, *Pentatoma rufipes*, *Calocoris biclavatus* et
Dryophilocoris flavoquadrimaculatus (ainsi que d'autres espèces n'entrant pas
dans l'alimentation des jeunes Pouillots). Les femelles sont le plus souvent
récoltées de jour (filet fauchoir ou battage). Par contre, *Miris striatus*, *Calocoris
quadripunctatus* et *Cyllocoris histrionicus* n'ont encore jamais été récoltés au
piège lumineux dans les stations étudiées (ni mâles, ni femelles).

3. Niches écologiques différentes. Les 2 Oiseaux exploitent le plus
volontiers, pour nourrir leurs jeunes, l'entomofaune de la couronne des arbres.
Peut-être cette strate est-elle surtout fréquentée par les femelles de certaines
espèces, les mâles se tenant plus bas? Cette éventuelle stratification des sexes
serait peut-être due à des causes trophiques: plusieurs espèces de Miridae
(notamment *Calocoris quadripunctatus*, *Deraeocoris trifasciatus*, *Psallus varians*,
Cyllocoris histrionicus et *Dryophilocoris flavoquadrimaculatus*) sont à la fois
phytophages et entomophages. Mais d'après les quelques observations que
nous avons pu faire, il semblerait bien que ce soit surtout les femelles qui se
nourrissent de Pucerons et autres petits Insectes. Sans doute trouvent-elles plus
facilement cette sorte de nourriture au sommet des arbres.

4. Différences morphologiques, dimorphisme sexuel. Les tailles
(longueur) mesurées chez nombre de mâles et de femelles de divers
Hétéroptères capturés par les Pouillots ne montrent pas de différences bien
grandes entre les sexes: en moyenne 4,4 mm pour la femelle de *Psallus varians*
et 4,2 mm pour le mâle; la femelle de *Cyllocoris histrionicus* mesure à peine
7 mm et le mâle environ 6,5 mm. Chez d'autres espèces, les différences de taille
sont encore moins marquées: c'est ainsi que des mesures effectuées sur des
mâles et des femelles de *Miris striatus* et de *Calocoris quadripunctatus* sont
toutes comprises, pour le premier, entre 10,8 et 11,1 mm et, pour le second,
entre 7,5 et 7,6 mm environ.

Par contre, le volume des Insectes semble devoir fournir des indications
plus intéressantes. Chez *Calocoris quadripunctatus* par ex., les femelles, bien
que sensiblement de même longueur que les mâles, ont un abdomen beaucoup
plus volumineux et constituent peut-être de ce fait des proies plus attractives.

Les glandes odoriférantes métathoraciques sécrètent le liquide responsable de la désagréable odeur de punaise. Les rôles de ces sécrétions sont divers mais l'un des principaux est sans doute le rôle défensif (CARAYON 1971, DETHIER 1974). Souvent efficace contre d'autres Arthropodes (Fourmis par ex.), ce liquide nauséabond et toxique ne semble pas beaucoup agir sur les Oiseaux (à preuve, la quantité importante d'Hétéroptères capturés par les Pouillots). Quelques auteurs (CARAYON 1948 et 1971, PATTENDEN & STADDON 1970), font cependant remarquer que plusieurs espèces d'Hétéroptères présentent à ce niveau un important dimorphisme sexuel: tandis que les mâles possèdent des glandes odoriférantes bien développées et actives, les femelles n'ont généralement que des glandes rudimentaires, atrophiées. L'odeur des mâles, plus puissante, expliquerait peut-être une certaine répugnance des parents et/ou des oisillons à leur égard. L'examen des Insectes à la loupe binoculaire n'a pas révélé de différences notables dans la structure et l'étendue des evaporatoria entre mâles et femelles. Mais des dissections et des coupes montreront peut-être que les glandes elles-mêmes sont inégalement développées dans les deux sexes chez certaines espèces.

Remarques sur les Homoptères

Ainsi que nous l'avons dit au début, ce groupe sera étudié en détail par la suite. Nous pouvons néanmoins déjà faire quelques remarques intéressantes:

1. Bien que le nombre d'individus capturés soit plus élevé (cf. tabl. 2 et 3), le nombre d'espèces d'Homoptères entrant dans l'alimentation des jeunes Pouillots n'est sans doute pas plus grand que le nombre d'Hétéroptères.

2. Nous avons relevé la présence, dans les captures du Pouillot siffleur, d'un Cicadoidea de grande taille (14 à 16 mm environ), *Ledra aurita* L. («Grand diable»). Cette espèce, réputée peu commune, vit le plus souvent sur *Quercus*. Nous avons pourtant récolté un adulte par battage sur *Fagus*, le 31.VII.1974, à Baulmes. Les Pouillots siffleurs, eux, en ont capturé 10 individus, qui se répartissent comme suit:

Baulmes	2.VII.1970	: 1 larve	
Bois de Chênes	13.VII.1971	: 1 larve	(entre 19.01 h et 19.31 h)
idem	14.VII.1971	: 2 adultes	(entre 17.20 h et 18.00 h)
idem	4.VII.1972	: 1 adulte	(entre 14.34 h et 14.52 h)
Cheseaux-Noréaz	15.VII.1972	: 1 larve	
		: 1 adulte	(entre 12.09 h et 13.00 h)
idem	8.VII.1974	: 1 larve	(entre 10.40 h et 11.43 h)
Baulmes	9.VII.1974	: 2 larves	(entre 14.06 h et 16.56 h)

Pour sa part, le Pouillot de Bonelli a capturé un adulte de *Triecphora sanguinolenta* L. à Vuiteboeuf, le 19.VI.1975 (entre 09.24 h et 09.39 h). C'est un de ses plus gros Homoptères (environ 9,2 mm).

3. Le tabl. 2 montre que les 2 espèces de Pouillots capturent Aphidoidea et Cicadoidea dans des proportions très différentes. Le test de la comparaison

de deux pourcentages donne, comme valeur de t : 12,159. Ce qui est hautement significatif (cf. supra).

Variations saisonnières

L'examen attentif des récoltes d'Hétéroptères ne montre aucun phénomène de remplacement d'une espèce par une autre au cours de la période de vie des jeunes au nid. Les espèces capturées en grandes quantités sont consommées par les oisillons tout au long de cette période. Quant aux espèces de moindre importance numérique (*Leptopterna dolobrata*, *Camptobrochis punctulatus* ou même *Calocoris alpestris* p. ex.), leur faible quantité ne permet pas, à notre avis, de tirer des conclusions.

Cette observation diffère donc de celles de BURGHARDT et al. (1975) qui constatent, chez les 5 espèces d'Oiseaux qu'ils ont étudiées, un changement dans la nourriture des jeunes: *Calocoris quadripunctatus*, *Cyllocoris histronicus* et quelques autres espèces capturées en juin, sont «remplacées», en juillet, par diverses espèces de *Leptopterna*, *Lygus* et *Nabis*. Remarquons cependant que ces auteurs ont étudiés d'autres espèces de Passereaux (Moineau friquet, Gobemouche noir, Fauvette grisette, Mésange bleue et Accenteur mouchet), nichant de préférence dans les haies et chez lesquels les Hétéroptères ne semblent constituer qu'une très faible part de la nourriture (environ 1,5%).

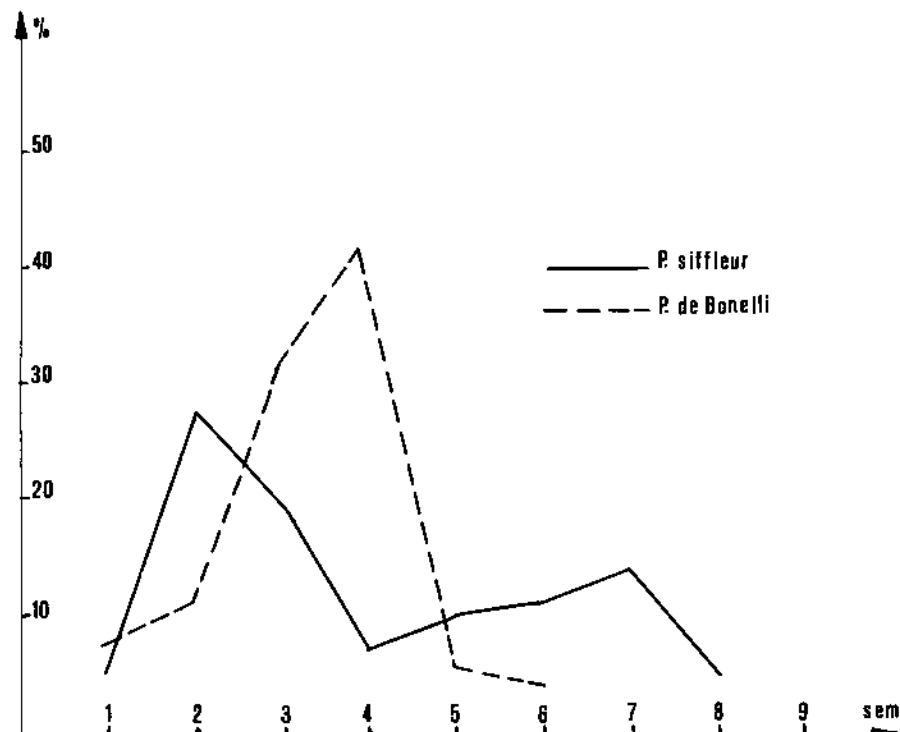


Fig. 1: Variations de la quantité d'Hémiptères apportés aux jeunes au nid (en abscisse: semaines suivant les premières éclosions; en ordonnée: quantité d'Hémiptères capturés chaque semaine de 1969 à 1975, exprimée en % du nombre total d'Hémiptères capturés par chaque espèce de Pouillot).

D'autre part, ces recherches ont été menées au «Hoher Vogelsberg» (Allemagne), région située déjà nettement plus au nord.

Nous nous sommes également posé la question de savoir si la quantité de nourriture apportée aux jeunes variait selon leur âge. Une réponse tout-à-fait valable devra tenir compte de l'ensemble des proies ramenées par les parents et pas seulement des Hémiptères (même si ce sont souvent les Arthropodes les plus abondants). Nous notons cependant, en ce qui concerne ce groupe d'Insectes, une différence intéressante entre le Pouillot siffleur et le Pouillot de Bonelli. Chez ce dernier, on observe un net maximum dans le nombre d'Hémiptères capturés à l'intention des jeunes au cours de la quatrième semaine suivant les éclosions des premières nichées (le plus souvent début juin). Ce maximum s'observe tant pour les espèces d'Hétéroptères les plus abondantes (*Calocoris quadripunctatus*, *Psallus varians*, *Cyllocoris histrionicus*, cf. tabl. 5) que pour les Aphidoidea et les Cicadoidea. Par contre, chez le Pouillot siffleur, la capture des Hémiptères est plus étalée dans le temps et semble plus uniforme. On remarque pourtant un premier maximum aux environs de la deuxième semaine et parfois un second, beaucoup moins net, vers la septième semaine. La fig. 1 montre les fluctuations des captures d'Hémiptères par les 2 espèces de Pouillots au cours de la vie des jeunes au nid.

Variations journalières

La quantité et la qualité de la nourriture ramenée au nid par les parents varient-elles sensiblement dans le courant de la journée? Ici aussi, il conviendra d'envisager la totalité des proies offertes aux jeunes. Pour les Hémiptères, nous nous sommes surtout basés sur des captures effectuées en 1972 au Bois de Chênes (Genolier/Nyon) par le Pouillot de Bonelli et en 1973 à Cheseaux-Noréaz et à Baulmes (près d'Yverdon) par le Pouillot siffleur. Nous avons en effet récolté ces années-là et à ces endroits un nombre particulièrement élevé d'Hémiptères et cela pendant des journées entières (en juin, les Pouillots commencent à chasser vers 04.30 h et cessent vers 20.30 h). On remarque que chez le Pouillot siffleur, la quantité de proies est sensiblement constante tout au long de la journée tandis que chez le Pouillot de Bonelli, un maximum de captures se situe entre 10.00 h et 15.00 h.

D'autre part, nous n'avons pu constater, en ce qui concerne les Hétéroptères, aucune modification sensible du contenu spécifique des captures dans le courant de la journée: les espèces abondantes (*Calocoris quadrimaculatus*, etc. . . .) sont récoltées tout au long du jour. Les autres espèces sont, à notre avis, trop peu fréquentes dans l'alimentation des jeunes pour que l'on puisse tirer des renseignements sur la répartition journalière des captures.

Remarques

Nos recherches, effectuées dans le canton de Vaud, montrent donc que les Hémiptères constituent souvent une part importante de l'alimentation des jeunes Pouillots siffleur et de Bonelli (jusqu'à plus de 30%). Des travaux similaires sur les Pouillots véloce, fitis et siffleur des environs de Leningrad

(PROKOFIEVA 1973) montrent que, pour cette dernière espèce notamment, les Hémiptères ne constituent jamais plus de 9,5% du total des proies et consistent surtout en Pucerons et en Psylles. Il n'y a aucun Hétéroptère. Notons cependant que, toujours d'après cet auteur, les Pouillots fitis et véloce capturent quelques Punaises pour nourrir leurs jeunes (respectivement 1,8% et 0,2% du total des proies).

De leur côté, BURGHARDT et al. (1975) constatent que les Hétéroptères apportés aux jeunes par 18 espèces d'Oiseaux nichant surtout dans les haies, ne forment qu'une faible part de la nourriture des oisillons (un peu plus de 1%). Les Homoptères ne sont pas capturés par les Oiseaux faisant l'objet de cette étude.

Enfin, BÖSENBERG (1964) note que le Gobemouche noir capture, dans les forêts de Pins, de Hêtres et de Chênes, des Hémiptères en quantités variables mais pouvant atteindre jusqu'à 13,9% de l'ensemble des proies.

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance au Dr. H. WEBER (Kiel) qui a bien voulu vérifier nos déterminations.

Zusammenfassung

Das Studium der Nesternährung der jungen *Phylloscopus sibilatrix* (BECHSTEIN) und *Phylloscopus bonelli* (VIEILLOT) zeigt, dass die Hemipteren einen wichtigen Teil des Futters der jungen Vögel darstellen. Jede der zwei studierten Arten erbeutet ihre eigene Zahl von Heteropteren und Homopteren. Unter den Homopteren werden die Aphidoidea und die Cicadoidea auch so gefangen.

Andererseits fangen die Eltern regelmässig für ihre Jungen nur eine geringe Zahl der Heteropterenarten, die an den Nestorten erscheinen. Faunistische Entnahmen beweisen ja klar, dass die Wahl der *Phylloscopus* sich nur sehr wenig während den Jahren (1969 bis 1975) und nach den studierten Orten verändert. Wenn einige Heteropterenarten in den Beuten der beiden Vögel zu finden sind, scheinen dagegen andere Arten charakteristisch bei der Fütterung jeder Art der *Phylloscopus* zu sein. Es soll doch notiert werden, dass diese Wanzen in geringer Anzahl und manchmal auch nur gelegentlich erbeutet werden.

Unsere Aufmerksamkeit wurde auch auf das Missverhältnis zwischen Männchen und Weibchen bei den erbeuteten Heteropteren (ungefähr 26% sind Männchen und 74% Weibchen) gezogen, und wir haben mehrere Hypothesen erwähnt, um diese Frage zu beantworten.

Die kleinen Unterschiede der Zeiten der Hemipterenbeuten (im Lauf eines Tages und während der Zeit der Nesternährung) werden auch im Hinblick auf die Qualität und die Quantität studiert. Gültige Schlüsse können wir erst auf der Basis eines Studiums der ganzen Nestbeuten ziehen.

Bibliographie sommaire

- BETTS, M.M., 1955. *The food of titmice in oak woodland*. J. anim. Ecol., 24: 282-323.
BETTS, M.M., 1956. *A list of insects taken by titmice in the forest of Dean (Glos.)*. Ent. mon. Mag., 92: 68-71.
BOJKO, S.I., 1958. *Données sur la reproduction et le régime des Pouillots (Phylloscopus) dans les parcs de Leningrad*. Bull. Univ. Leningrad, 15, sér. biol., 3 (en russe).
BÖSENBERG, K., 1964. *Vergleichende Feststellungen zur Nestlingsnahrung von Trauerschnäpper (Ficedula hypoleuca PALL.), Kohlemeise (Parus major L.) und Blaumeise (Parus caeruleus L.) in verschiedenen Waldbiotopen*. Beitr. z. Vogelk., 9: 249-262.
BUCKNER, CH., 1966. *The role of vertebrate predators in the biological control of forest insects*. Ann. Rev. Ent., 11: 449-470.

- BURGHARDT, G., RIESS, W. und WOLFRAM, E.M., 1975. Zur Bedeutung der Wanzen als Aufzucht-
nahrung für die Nestlinge einheimischer in Hecken brütender Vogelarten. *Waldhygiene*, 11:
21-25.
- CARAYON, J., 1971. Notes et documents sur l'appareil odorant métathoracique des Hémiptères. *Ann.
Soc. ent. Fr.*, 7 (4): 737-770.
- CHARPIÉ, D., 1973. Les Insectes capturés par deux Oiseaux: le Pouillot siffleur et le Pouillot de
Bonelli. *Mit. Schweiz. Ent. Ges.*, 46 (1-2): 148-149.
- DETHIER, M., 1974. Les organes odoriférants métathoraciques des Cydnidae. *Bull. Soc. Vaud. Sc.
Nat.*, 346 (72): 127-140.
- EMMRICH, R., 1971. Zur Nahrung und Ernährungsbiologie des Sprossers (*Luscinia luscinia* L.). *Zool.
Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 32: 57-67.
- EMMRICH, R., 1973. Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* LATH.) in einem
Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee. *Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 32: 275-307.
- EMMRICH, R., 1974. Das Nahrungsspektrum der Dorngrasmücke (*Sylvia communis* LATH.) in einem
Gebüsch-Biotop der Insel Hiddensee. *Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 33: 9-31.
- EMMRICH, R., 1975. Zum Nahrungsspektrum und zur Ernährungsbiologie des Gartenrotschwanzes
(*Phoenicurus phoenicurus* L.). *Beitr. z. Vogelk.*, 21: 102-110.
- GIBB, J.A. and BETTS, M.M., 1963. Food and food supply of nestling tits (*Paridae*) in Breckland pine.
J. anim. Ecol., 32: 489-533.
- KABISCH, K., 1965. Zur Ernährungsbiologie einiger Kohlmeisenbruten in verschiedenen Biotopen.
Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden, 27: 275-305.
- KLUIJVER, H.N., 1933. Bijdrage tot de biologie en de ecologie van den Spreeuw (*Sturnus vulgaris*
vulgaris L.) gedurende zijn voortplantingstijd. *Versl. Meded. Plantenziektenk. Dienst,
Wageningen*, 69.
- PFEIFFER, S. und KEIL, W., 1959. Siebenjährige Untersuchungen zur Ernährungsbiologie nestjunger
Singvögel. *Luscinia*, 32: 13-18.
- PROKOPIEVA, I.V., 1973. Alimentation de diverses espèces de *Phylloscopus* dans les forêts de la région
de Léningrad. *Nauk. Dokl. vyssh. Shk., biol. Nauki. SSSR*, 16 (4): 22-28 (en russe).
- PRZYGODDA, W., 1965. Methoden zur Ermittlung der Nahrung von Singvogelnestlingen. *Der Falke*,
12: 292-296.
- ROYAMA, T., 1970. Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit
(*Parus major* L.). *J. anim. Ecol.*, 39: 619-668.
- STICHEL, W., 1955. *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen. II. Europa*. Berlin-Hermisdorf,
vol. 1-4.
- WAGNER, E., 1966. *Pentatomorpha* in F. DAHL «Die Tierwelt Deutschlands», vol. 54, 235 pp.,
G. Fischer, Jena.
- WAGNER, E., 1967. *Cimicomorpha* in F. DAHL «Die Tierwelt Deutschlands», vol. 55, 179 pp.,
G. Fischer, Jena.
- WAGNER, E. und WEBER, H.H., 1964. *Hétéroptères Miridae* in «Faune de France», vol. 67, 589 pp.,
Libr. Fac. Sc., Paris.