

DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE LA MESANGE BLEUE EN CHENAIES DE MAMORA ET DU MOYEN ATLAS

Riad Essolh BAOUAB¹, Michel THEVENOT¹ et Pierre AGUESSE²

رياض الصلح بواب، ميشيل تيفنو وبير.أكيس

ملخص

ديناميكية عشائر القرقف الأزرق (طيور، جواثيم) بغابات البلوط بالمعمورة والأطلس المتوسط. تعرض في هذا المقال نتائج دراسة للقرقف الأزرق (طائر من رتبة الجواثيم) بواسطة محاضن اصطناعية، وتُظهر هذه النتائج بالنسبة لشتى العناصر الايكولوجية (كمية البيض، عدد التطعيمات في العش، سرعة نمو الصغار، نسبة نجاح الحضنة حتى الطيران) أرقاما أقل من تلك المحصلة في أوربا القارية. ويبيّن من جهة أخرى وجود مستمر لبيض التعويض وكذا حدوث حضنة ثانية استثنائية في السهل عندما يبدأ التناسل مبكرا.

تؤكد هذه النتائج من وجهة النظر الايكولوجية صحة النوع المغربي للقرقف الأزرق :

Parus caeruleus ultramarinus

RESUME

Les résultats obtenus au Maroc par l'étude, à l'aide de nichoirs artificiels, de la reproduction de la Mésange bleue font apparaître pour de nombreux paramètres (grandeur de ponte, nombre de nourrissage au nid, vitesse de croissance des poussins et succès à l'envol des chiffres inférieurs à ceux des populations d'Europe continentale.

Par ailleurs nous démontrons l'existence régulière de pontes de remplacement ainsi que la survénance exceptionnelle d'une seconde ponte en plaine lors d'une saison de reproduction précoce.

Ces résultats confirment sur le plan écologique la validité de la sous-espèce marocaine de Mésange bleue *Parus caeruleus ultramarinus* Bonaparte.

SUMMARY

Population dynamic of the blue Tit in the Mamora and Middle Atlas woodlands. The study in Morocco of the breeding biology of the blue tits in nest-boxes shows that many parameters (clutch size, number of feeding visits per day to the nest, growth rate of the nestlings, breeding success) are lower than those of European continental populations.

The authors demonstrate the regular existence of a replacement clutch as also the exceptional occurrence of second broods in the plains, during an early breeding season.

The ecological results corroborate the validity of the Moroccan sub-species of blue tit *Parus caeruleus ultramarinus* Bonaparte.

¹ Département de Zoologie et écologie animale, Institut Scientifique, B.P. 703 Rabat-Agdal (Maroc).

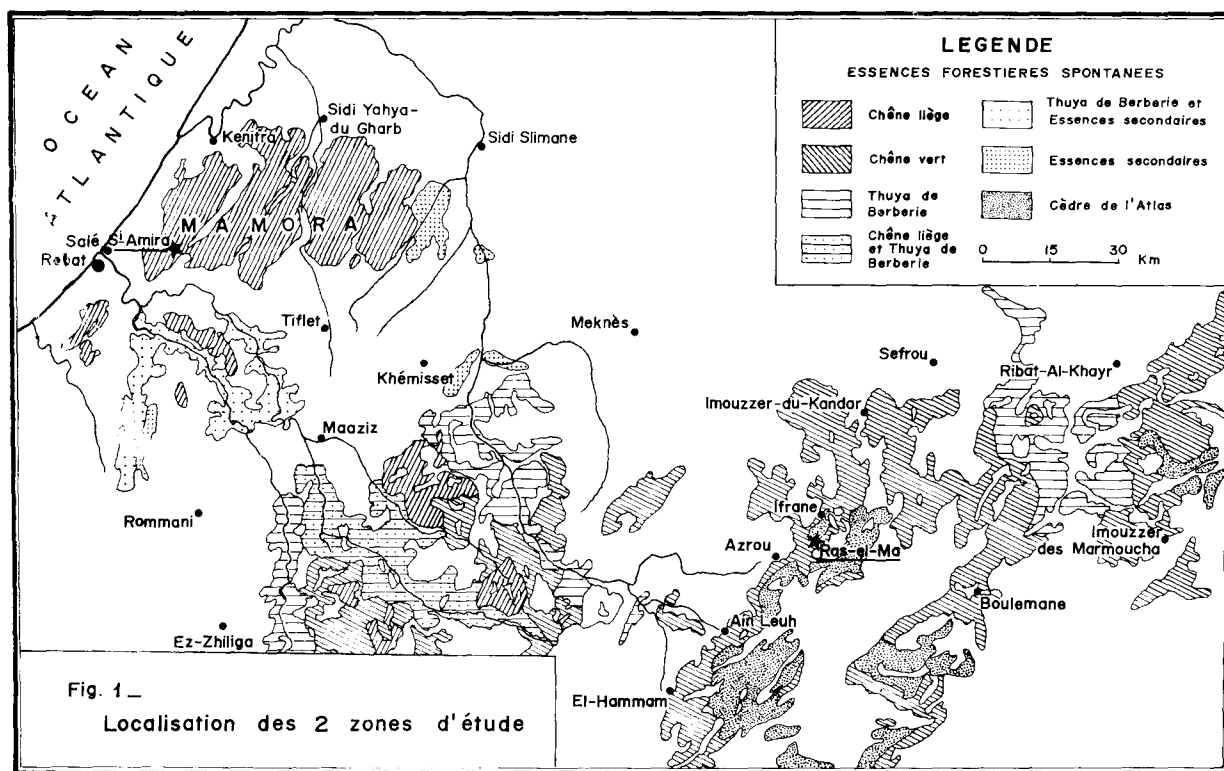
² Département de Biologie, Faculté des Sciences, B.P. 1014, Rabat (Maroc).

INTRODUCTION

La Mésange bleue du Maroc (*Parus caeruleus ultramarinus*, Bonaparte) de coloration bleue marine est plus petite de taille et plus sombre que son homologue européenne. Elle nous servira de modèle biologique pour étudier la stratégie démographique d'un représentant de la famille des Paridés en limite sud de son aire de répartition géographique.

Nous avons mené notre étude de 1981 à 1983 dans deux stations, l'une en subéraie (*Quercus suber*) de Mamora, l'autre dans une forêt mixte à chênes zéni (*Quercus faginea* dominants avec quelques cèdres (*Cedrus atlantica*) et chênes-verts (*Quercus ilex*) du Moyen Atlas (fig.1) à l'aide de nichoirs artificiels : cette étude fait suite à plusieurs travaux effectués en Europe sur la même espèce (LACK, 1950 et 1958; SNOW, 1956; DELMEE et coll. 1972; LECLERQ, 1975; BLONDEL et ISENMANN, 1979; MICHELLAND, 1980 et 1982.....).

Nous avons déjà fait une première approche du sujet (BAOUAB, 1981) en subéraie de Mamora. La présente étude, étendue au Moyen Atlas, nous a permis de mieux cerner et d'éprouver les grandes théories démographiques et plus précisément de discuter le rôle des facteurs qui influencent la réussite de la reproduction (BAOUAB, 1983).



MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons déposé en 1981 les 60 nichoirs en béton de type SCHWEGLER dont nous disposons, 30 en forêt de Mamora et 30 dans le Moyen Atlas. Dans chaque station, la moitié des nichoirs avait

un trou d'envol de 32 mm utilisables par toutes les espèces; l'autre moitié possédait des trous d'envol de 26 mm. En 1982, nous avons ajouté 10 nichoirs en Mamora et 5 dans le Moyen Atlas.

A partir du début du mois de mars de chaque année nous avons effectué deux à trois visites hebdomadaires, ce qui nous a permis de suivre le déroulement des pontes, de l'incubation, de l'élevage, du nourrissage et de la croissance des jeunes.

L'influence du milieu végétal sur le déroulement de la reproduction de la mésange bleue fut évaluée par l'étude de la phénologie du débourrement des arbres, quantifiée à l'aide de l'échelle des stades du débourrement printanier (fig. 2) sur un échantillon de 40 chênes lièges (Mamora) et 40 chênes zéens (Moyen Atlas).

L'observation du comportement alimentaire des jeunes âgés de plus de 10 jours nourris par les adultes a été faite à l'aide d'une paire de jumelles et d'une tente de camouflage. Les affûts ont duré de 10 à 12 heures le même jour.

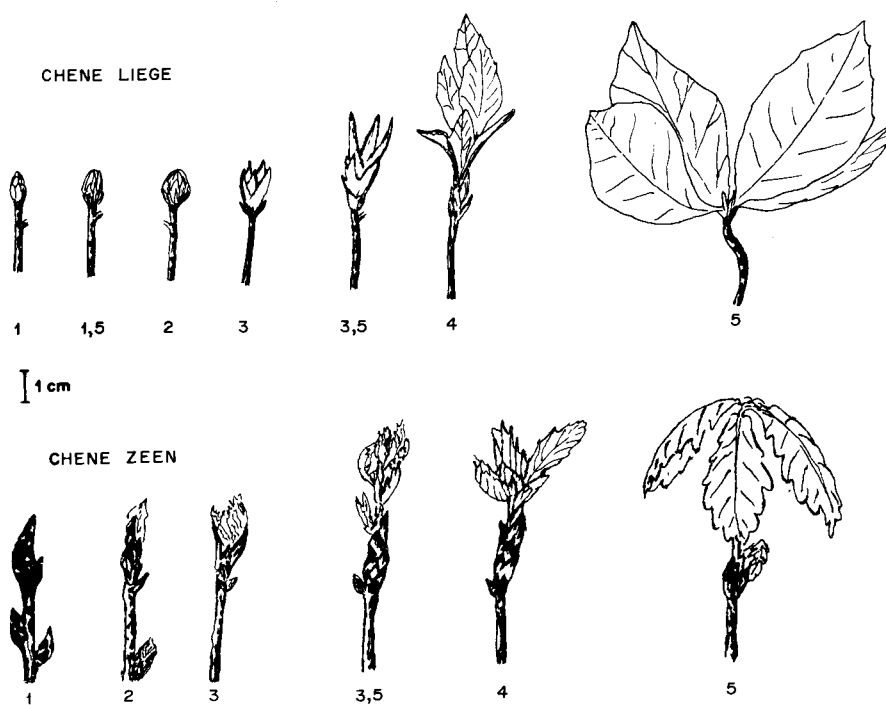


Fig. 2 — Phénologie de débourrement des arbres

LES FACTEURS DU MILIEU

CLIMAT

Le climat du Maroc est de type méditerranéen et, à l'image de la grande majorité des stations du Maroc atlantique, les pluies se répartissent suivant un régime à 2 maxima, l'un en hiver (décembre-janvier), l'autre au printemps (mars-avril), séparés par une période dite sèche en relation avec des froids importants. Ces précipitations sont peu fréquentes et de courtes durées avec une longue période estivale de sécheresse (SAUVAGE, 1961).

1. Sidi Amira

La subéraie de Mamora appartient essentiellement aux étages bioclimatiques à hiver tempéré subhumide dans sa partie occidentale et septentrionale, et semi aride dans sa partie centrale et orientale où des reboisement d'*Eucalyptus* ont eu lieu.

Durant la période de référence considérée (1948-1972), la température minimale absolue est restée positive (+2°C) et a été enregistrée en janvier; la température maximale dépasse parfois 40°C en juillet. La pluviométrie, de l'ordre de 520 mm par an, est répartie principalement d'octobre à mars.

2. Ras El Ma

Le chêne zéen se rencontre dans les étages bioclimatiques subhumide et humide à hiver froid la ville d'Ifrane, à 5 km de Ras El Ma, est située dans l'étage humide à hiver froid.

La température minimale en hiver descend jusqu'à -15° par beau temps alors qu'en été la température maximale peut dépasser 30°.

Les précipitations à Ifrane se produisent surtout d'octobre à mai et atteignent 1120 mm (PUJOS, 1964). L'enneigement est fréquent et abondant dans la région.

PHENOLOGIE DE LA VEGETATION ET ABONDANCE DE CHENILLES

1. Débourrement des arbres

1.1. Mamora

Le stade "début d'éclatement des bourgeons" qui représente en même temps le début de la présence des chenilles a eu lieu le 23 mars en 1982 et le 26 mars en 1983 (fig. 3).

Les stades "jeunes feuilles" et "feuilles tendres" (respectivement n°5 et 5,5) qui concrétisent au niveau de l'entomofaune le laps de temps où la présence de chenilles est effective et, indirectement, le début possible de nourrissage des jeunes mésanges, apparaissent, en 1982, entre le 14 avril et le 4 mai et en 1983, entre le 16 avril et le 28 avril (fig. 4a, b).

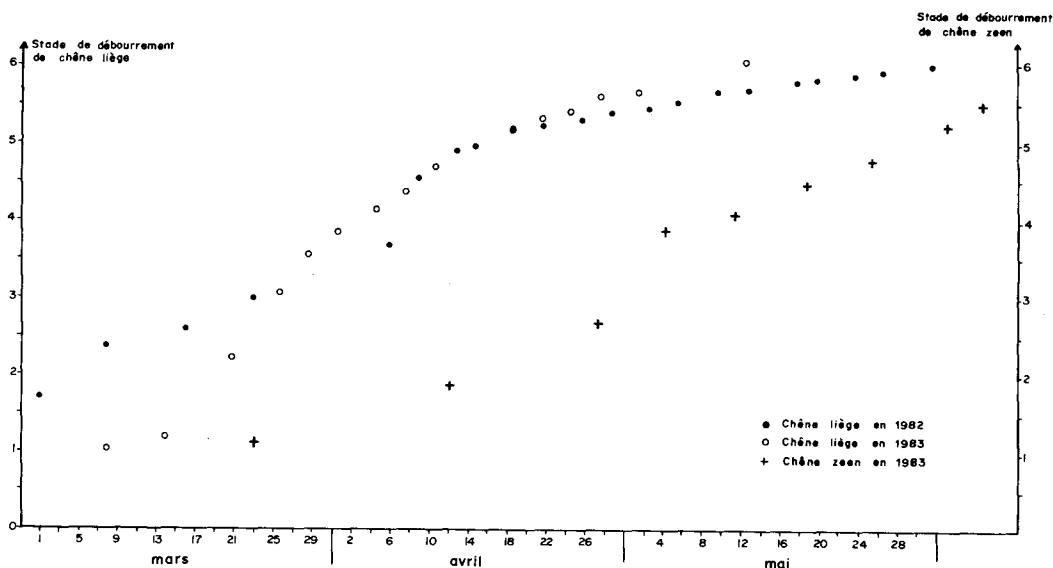


Fig. 3 — Phénologie du débourrement des arbres en Mamora (chêne liège) et à Ras El Ma (chêne zeen)

Le débourrement s'est produit pratiquement à la même période pour les deux années, mais il a commencé sensiblement plus tôt et a été plus étalé en 1982.

1.2. Ras El Ma

Au cours du printemps 1983, nous avons relevé les différents stades du débourrement du chêne zéen en prenant comme repère les arbres portant les nichoirs ou le chêne zéen le plus proche lorsque le nichoir était accroché à un cèdre

Contrairement au chêne liège, le chêne zéen débouffe de manière simultanée : nous trouvons, en général, tout les bourgeons de l'arbre au même stade.

Le stade "début d'écèlement" (n°3) de l'échelle des stades du débourrement printanier -marquant le début de la présence de chenilles-démarre en moyenne le 30 avril et le stade "jeune feuille" indiquant le maximum de chenilles apparaît en moyenne le 6 juin.

2. Le cycle de l'entomocoenose

En Mamora, MAHARI (1980) a étudié les fluctuations annuelles de l'entomocoenose et montré qu'il se produit une augmentation de l'effectif de février à juillet.

Pendant la période de nourrissage des Mésanges (mi-avril à mi-juin) *Luffia* sp. et *Lymantria dispar* sont des chenilles de Lépidoptères particulièrement abondantes.

En ce qui concerne le cycle annuel de l'entomofaune à Ras El Ma, les chenilles de Lépidoptères, ayant un intérêt pour l'alimentation des Mésanges, sont très abondantes au mois de juillet; en particulier des pullulations de chenilles de tordeuses (*Epinotia cedricida* et *Acleris undulana*) débutent en mai et durent jusqu'en juillet-août (MOUNA, 1982)

La concordance éventuelle entre la reproduction des Mésanges dans 2 milieux étudiés et l'abondance des chenilles sera discutée plus loin.

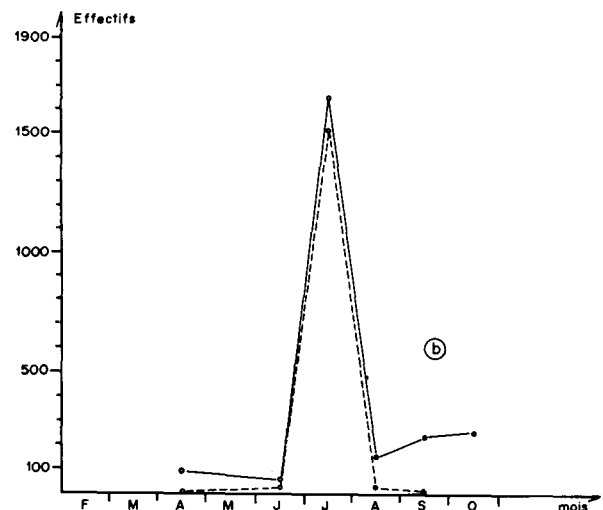
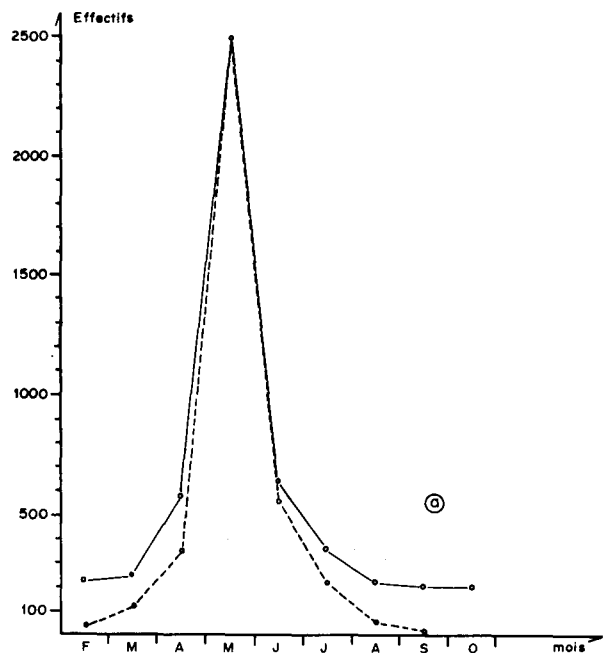


Fig. 4 : Abondance des principaux ordres d'insectes (—○—) et abondance des Lépidoptères (---○---) en Mamora (a) et à Ras El Ma (b)

DATE DE PONTE

VARIATIONS INTERANNUELLES DE LA DATE DE PONTE

La date de ponte est généralement considérée comme un paramètre important de la reproduction (PERRINS, 1965; VAN BALEN, 1973; LECLERCQ, 1975; MICHELLAND, 1980; ISENMANN, 1982, ...). Elle dépend de l'action de facteurs de périodicité plus ou moins rigoureuse qui induisent des variations annuelles. Ces facteurs sont, soit d'ordre écologique et agissent sur la physiologie de l'oiseau, soit d'ordre évolutif et amènent l'espèce à une meilleure adaptation à son milieu par le biais des pressions de sélection. Le tableau I nous montre les dates moyennes de ponte dans les deux milieux étudiés.

A Sidi Amira, la comparaison entre les années 1981 et 1983 d'une part, et, 1982 et 1983 d'autre part, donne une différence statistique hautement significative à $p=0,01$ (test U de MANN WHITNEY) alors qu'aucune différence n'est enregistrée entre les dates de ponte des printemps 1981 et 1982 : ceci tient à la précocité de la ponte en 1983, liée à l'action de la température que nous étudierons plus loin.¹

A Ras El Ma, entre les printemps 1981 et 1982 et les printemps 1982 et 1983, il y a une différence hautement significative de la date de ponte. La date moyenne des trois années, pour 33 couvées, est le 21 mai.

A Ras El Ma (1600 m d'altitude), la date de ponte est plus tardive qu'en Mamora (130 m d'altitude) d'environ un mois; ce retard traduit la différence altitudinale entre les deux biotopes. A Ras El Ma le froid règne plus longtemps qu'en plaine d'où un réveil printanier tardif avec une hausse de température moins élevée qu'à Sidi Amira.

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA DATE DE PONTE

La photopériode détermine la périodicité annuelle de la reproduction, l'allongement des jours au printemps produit un développement des gonades (VAN BALEN, 1973; LECLERCQ, 1975). Néanmoins, la température de l'air a un grand rôle dans le déclenchement de la construction du nid et de la ponte chez les oiseaux en général et particulièrement chez les mésanges comme cela a été démontré dans plusieurs travaux (PERRINS, 1965; DHONDT, 1970; MICHELLAND, 1980; ...). Les températures printanières interviennent par l'intermédiaire de deux mécanismes distincts bien qu'interdépendants; d'une part une certaine somme de chaleur reçue (mesurée par la somme des températures

		Date de ponte		Grandeur de ponte		Date d'éclosion	
		Mamora	Ras EL Ma	Mamora	Ras EL Ma	Mamora	Ras EL Ma
1981	Moyenne	19/4	27/5	6,9	5,7	9/5	-
	Nombre de couvée	17	13	17	13	17	-
	Ecart type	2,7	3,8	1,3	1,1	3,0	-
1982	moyenne	22/4	22/5	6,3	7,8	10/5	11/6
	Nombre de couvée	15	8	15	8	13	8
	Ecart type	8,7	2,6	1,7	1,3	5,6	2,3
1983	Moyenne	3/4	15/5	7,2	7,7	23/4	5/6
	Nombre de couvée	10	13	10	13	10	10
	Ecart type	6,2	5,1	0,6	1,7	4,9	4,4

Tableau I : Eléments de la démographie des populations de Mésange bleue dans les deux sites étudiés.

¹ La date moyenne de ponte calculée à partir de 42 couvées des trois printemps, est le 15 avril.

moyennes journalières) et d'autre part l'action d'un pic de température élevée avant la ponte du premier oeuf.

Il est bien évident que la situation géographique (latitudinale et altitudinale) du biotope étudié, influence l'importance relative de ces deux processus d'action de la température et détermine leur niveau d'action. Au Maroc, l'effet de la somme de températures n'a pas pu être déterminé car son action paraît peu importante; seule sera présentée ici l'étude du déclenchement de la reproduction par le pic de température.

A Sidi Amira, (fig. 5a) une hausse de la température à environ 20°C déclenche la construction des nids, une deuxième hausse plus élevée que la première (jusqu'à environ 23°C) amène invariablement le début de la ponte quatre à cinq jours plus tard.

A Ras el Ma, (fig. 5b) le premier pic induit le début de la construction du nid suivi d'un deuxième pic qui provoque la ponte. Ce second pic amène la température autour de 14°C et la ponte ne débute que plusieurs jours après. Ce facteur n'agit donc pas seul dans le Moyen Atlas.

A Ras El Ma le climat est plus froid qu'à Sidi Amira; les valeurs atteintes par la température sont plus faibles ce qui explique le retard du début des pontes entre les deux sites. A Sidi Amira, une forte vague de chaleur peut déterminer une ponte précoce dans les jours qui suivent alors qu'à Ras El Ma, d'autres facteurs semblent entrer en jeu et la ponte n'intervient qu'une dizaine de jours plus tard. Cependant, en 1983, la forte hausse de température a déterminé une ponte précoce dans les 2 stations. Ceci illustre l'importance du facteur température et son action déterminante sur le déclenchement de la reproduction.

AJUSTEMENT DE LA DATE DE PONTE AVEC LE MAXIMUM DE CHENILLES

Les mésanges utilisent principalement comme proies pour les jeunes poussins les chenilles de Lépidoptères.

Pour que la période d'élevage des jeunes soit ajustée au mieux avec la période d'abondance des chenilles, la ponte doit se produire au moment opportun (PERRINS, 1965; VAN BÉLEN, 1973; LECLERCQ, 1975; MICHELLAND, 1980).

Dans la subéraie de la Mamora, deux espèces de chenilles (*Lymantria dispar* L. et *Luffia* sp. (MAHARI, 1980), sont les plus abondantes. Depuis 1981, il ne s'est pas produit de pullulation de *Lymantria dispar* à Sidi Amira.

Dans la cédraie du Moyen Atlas, la présence des tordeuses (*Epinotia cedricida* et *Acleris undulana*) est notée avec des pullulations se produisant de mai à août (MOUNA, 1982).

1. En forêt de chêne liège

A Sidi Amira, en 1982 le début d'éclosion des bourgeons du chêne liège est survenu le 23 mars, et en 1983 le 24 mars; soit pour 1982 environ un mois avant la date moyenne de la ponte et en 1983, seulement 8 jours avant la date moyenne de ponte (fig. 6a, b).

Les éclosions se sont produites, en 1982, 25 jours après le début du stade "jeunes feuilles" correspondant au maximum de chenilles et en 1983 elles ont eu lieu 7 jours seulement après ce stade. En 1982, l'ajustement n'a donc pas été adéquat entre le maximum de chenilles et la période d'élevage des poussins, provoquant une forte mortalité. Lors du printemps 1983, il y eut une période de pluie importante suivie d'une vague de chaleur élevée. Cette température paraît avoir joué le rôle de synchronisateur entre les deux phénomènes: date de ponte et démarrage du débourrement. Il semblerait que plus la première vague de chaleur est forte, plus l'ajustement entre le maximum de chenilles et la période d'élevage est précis.

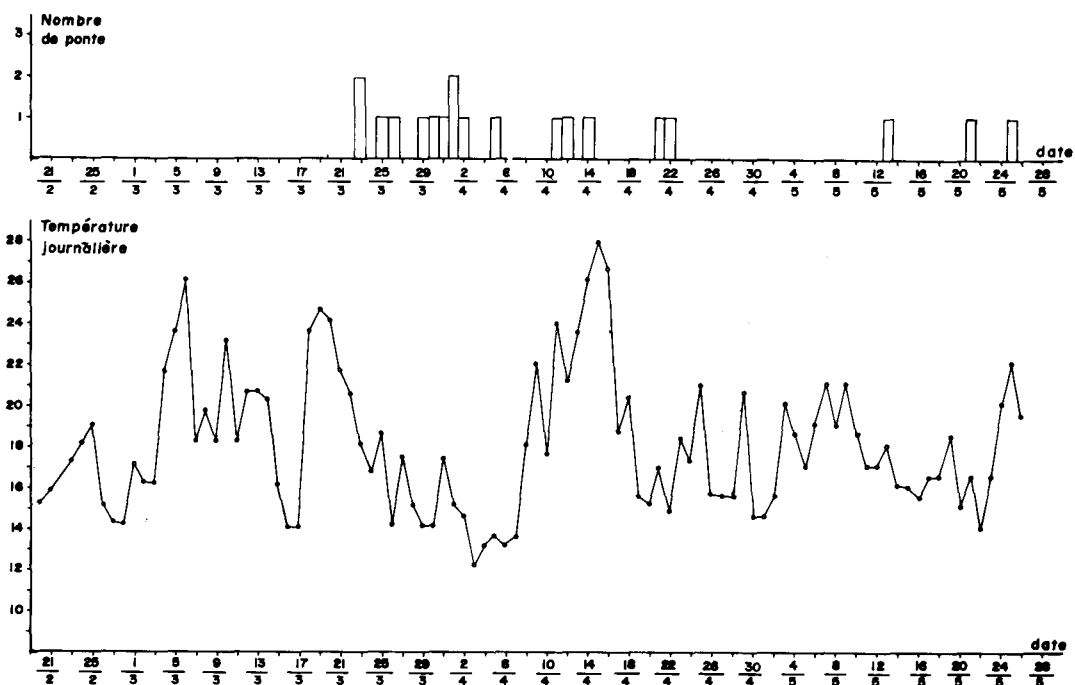


Fig.5a. — Courbe des pontes de la mésange bleue en subérale de Mamora en 1983 ajustée avec les températures moyennes journalières

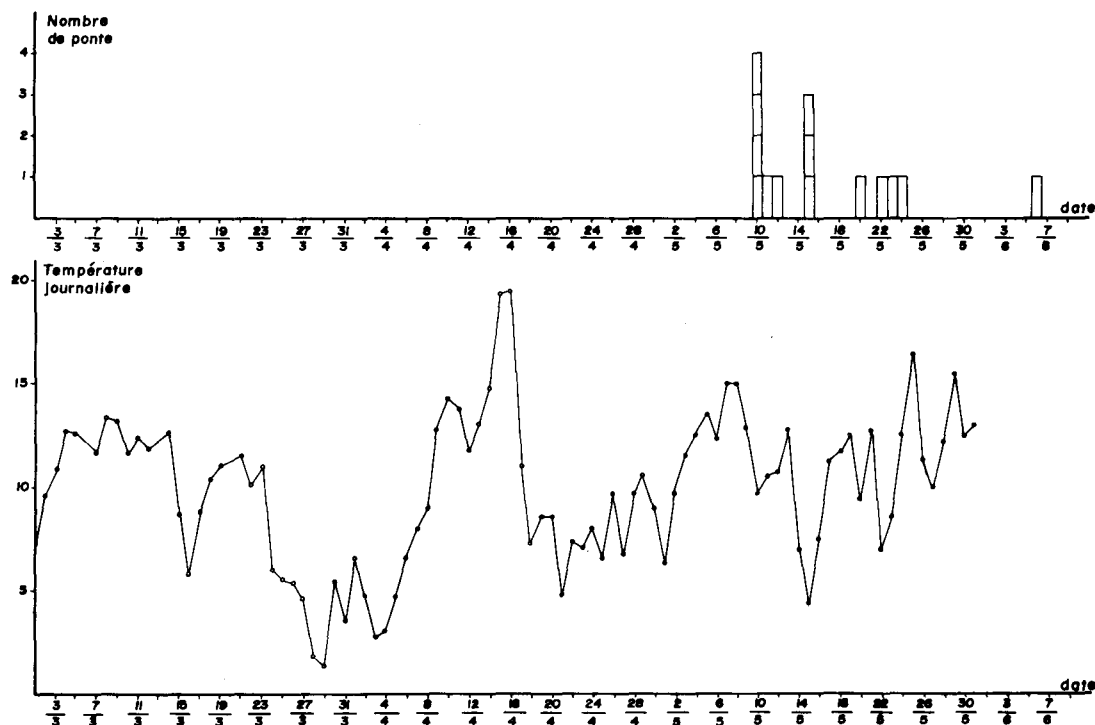


Fig.5b. — Courbe des pontes de mésange bleue en cédraie de Ras El Ma en 1983 ajustée avec les températures moyennes journalières

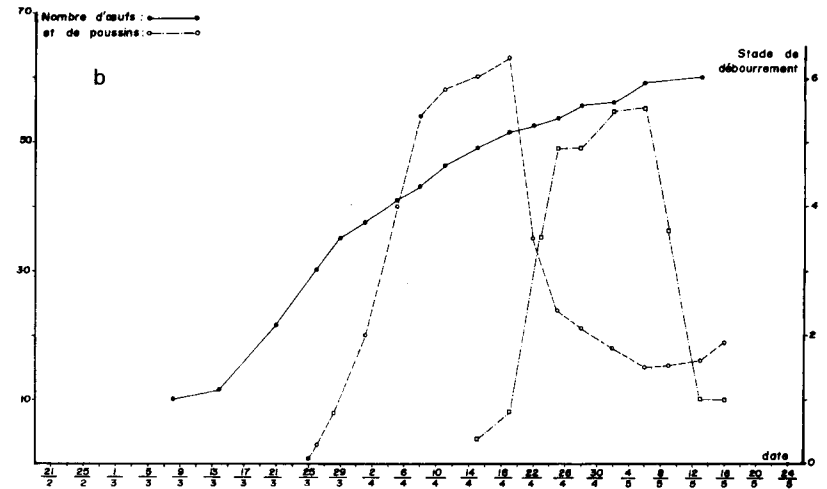
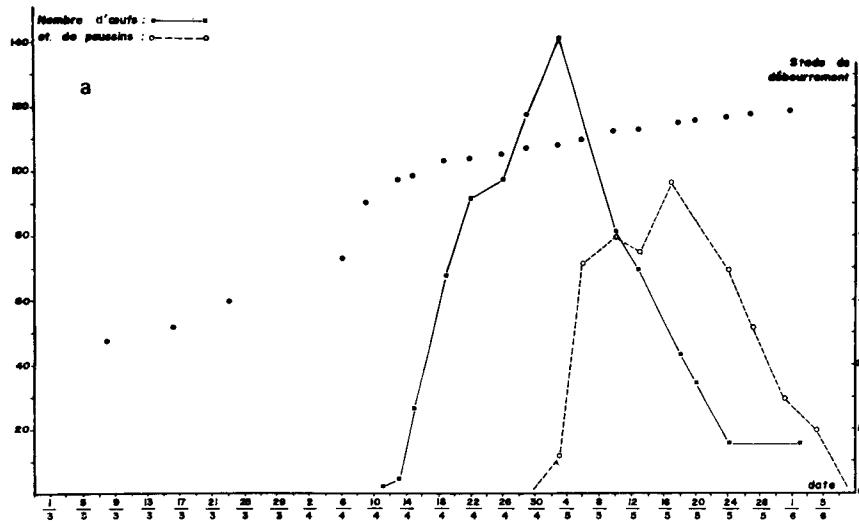


Fig. 6a : Courbe de la phénologie du débourrement du chêne liège à Sidi Amira en 1982 ajustée à la courbe cumulative des oeufs et poussins de la mésange bleue

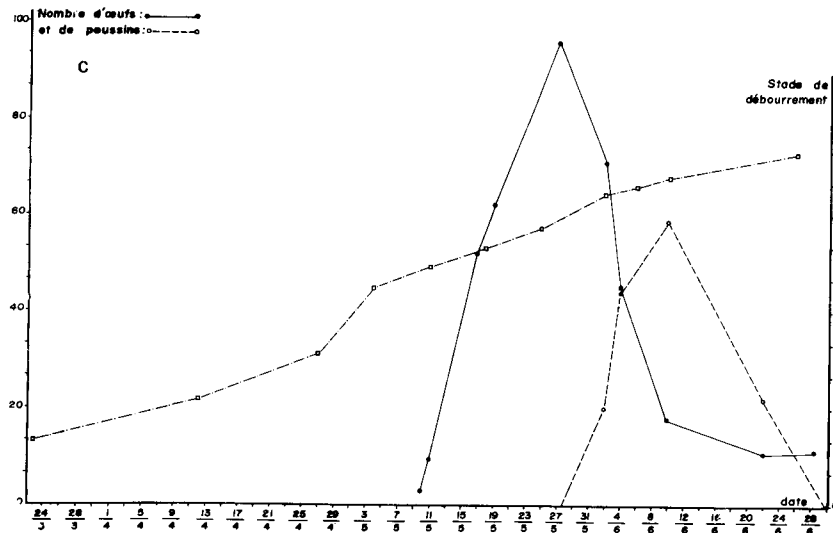


Fig. 6b : Courbe de la phénologie du chêne liège à Sidi Amira en 1983 ajustée à la courbe cumulative des oeufs et poussins de la mésange bleue

Fig. 6c : Courbe de la phénologie du chêne zeen à Ras El Ma en 1983 ajustée à la courbe cumulative des oeufs et poussins de la mésange bleue.

2. En forêt de chêne zéen

A Ras El Ma, l'étude de la phénologie du débourrement n'a été faite que durant le printemps 1983 (fig. 6c).

La date d'éclosion a lieu 8 jours après le stade "jeunes feuilles." L'ajustement est adéquat puisque les oeufs éclosent en moyenne pendant la période d'abondance maximum de chenilles, accompagné d'une faible mortalité au nid.

LE RYTHME DE NOURRISSAGE ET SES VARIATIONS JOURNALIERES

1. Rythme de nourrissage

La fréquence des visites des parents au nid est représentative de la quantité de nourriture apportée aux jeunes; celle-ci augmente de l'éclosion au 10^e jour où elle plafonne et se stabilise (EGUCHI 1980).

Au Maroc, les proies que prélèvent les mésanges pour leurs jeunes sont de grande taille 4 à 5 cm et composées essentiellement de larves de Lépidoptères; c'est l'abondance de ces grosses proies qui détermine leur capture. Une conséquence du choix des grandes proies est la diminution de la fréquence de nourrissage par rapport à celle d'autres habitats où les proies sont plus petites. Ainsi, les valeurs obtenues sont plus faibles que celles d'un milieu insulaire comme la Corse où MICHELLAND (1980) trouve 3,54 nourrissage par heure et par poussin pour des jeunes de mésange bleue.

	1982		1983	
	Mamora	Ras El Ma	Mamora	Ras El Ma
Chenilles	46,7 %	74,1 %	62,2 %	78,6 %
Araignées et leurs pontes	23,5 %	7,0 %	12,8 %	6,2 %
Petits Coléoptères	0,00%	0,01 %	0,7 %	0,01%
Indéterminé (petites proies)	29,1 %	18,8 %	24,9%	15,2%

Tableau II : Pourcentage des proies des jeunes mésanges bleues

	1982		1983	
Nombre de nourrissage par heure et par poussin	2,5 n = 29	2,0 n = 30	3,0 n = 15	2,9 n = 12

Tableau III : Nombre de repas par heure et par poussin de la mésange bleue.
(n = nombre total d'heures d'observation).

En 1981, très peu d'observations ont été faites en Mamora et aucune à Ras El Ma; les valeurs que nous traitons ne concernent que les premières pontes des années 1982 et 1983 dans les deux sites (tab. II et III).

Nous avons constaté que si les parents nourrissaient ensemble, les mâles en général, suivent un rythme de nourrissage qui est sensiblement égal au quart de celui des femelles. Les chenilles de Lépidoptères sont les proies les plus capturées, ce qui rejoint les données de la littérature (LECLERQ, 1977); à Ras El Ma, les chenilles sont plus recherchées et plus utilisées comme proies qu'à Sidi Amira. La pullulation des tordeuses permet aux parents de nourrir leurs petits presque exclusivement en chenilles. Le nombre de repas (tab. III) a augmenté de 1982 à 1983 dans les deux stations ce qui indique l'abondance de la nourriture disponible pour les jeunes en 1983.

2. Variation journalière de l'apport de nourriture

A Sidi Amira, en 1982 et 1983 les nombreux affûts réalisés permettent de dégager certains points concernant le comportement alimentaire des mésanges : les fluctuations journalières comportent

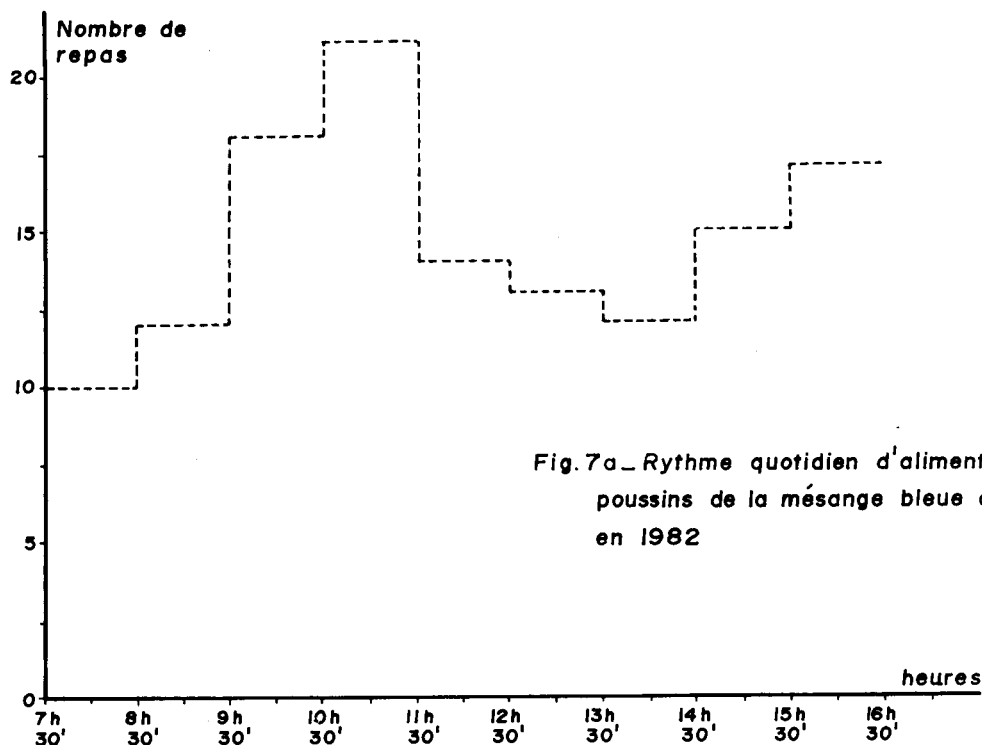


Fig. 7a - Rythme quotidien d'alimentation des poussins de la mésange bleue à Sidi Amira en 1982

deux pics (fig. 7a) l'un en fin de matinée vers 11 heures avec 21 repas, l'autre le soir vers 16h avec 18 repas. Entre ces deux pics, un creux avec 12 repas marque l'influence du réchauffement de l'air en milieu de journée qui oblige les parents à ralentir leur rythme de capture (fig. 7a et c).

A Ras El Ma, les fluctuations journalières observées du rythme de nourrissage (fig. 7b) présentent là aussi deux pics : le premier le matin vers 9 heures et le second (pour la même journée) aux environs de 16h la baisse, qui se produit en milieu de journée, est en rapport avec le réchauffement de l'air. Les coupures périodiques entre deux nourrissages sont très importantes, le temps d'absence des parents est évalué à environ 20 à 30 minutes. Ces absences sont bien marquées en fin de matinée et début d'après midi.

Dans les deux biotopes, les mésanges présentent un comportement alimentaire identique, avec un effort de nourrissage lors de deux maxima quotidiens séparés par la période de chaleur de fin de matinée.

GRANDEUR DE PONTE

A Sidi Amira, la taille de ponte a varié de 5 à 9 oeufs lors de la première saison de reproduction, de 5 à 8 oeufs la saison suivante et de 6 à 8 oeufs au cours de la troisième saison. Les variations de la taille de ponte constatées de 1981 à 1983 (diminution de 0,6 oeufs par couvées entre 1981 et 1982 et augmentation de 0,9 oeufs entre 1982 et 1983) ne sont pas significatives. La grandeur moyenne de ponte, obtenue en Mamora à partir de 40 pontes des trois années d'étude, est de 6,80 oeufs par couvée.

A Ras El Ma, la mésange bleue a pondu de 4 à 8 oeufs par couvée pendant le printemps 1981, de 6 à 10 oeufs en 1982 et de 5 à 11 oeufs en 1983. La différence est significative (test de Student) au seuil $p = 0,05$ entre l'année 1981 et les deux autres années 1982 et 1983 avec une augmentation de la ponte de deux oeufs en moyenne par couvée. Pour les trois années d'études la moyenne est de 6,76 oeufs par couvée calculée à partir de 34 pontes.

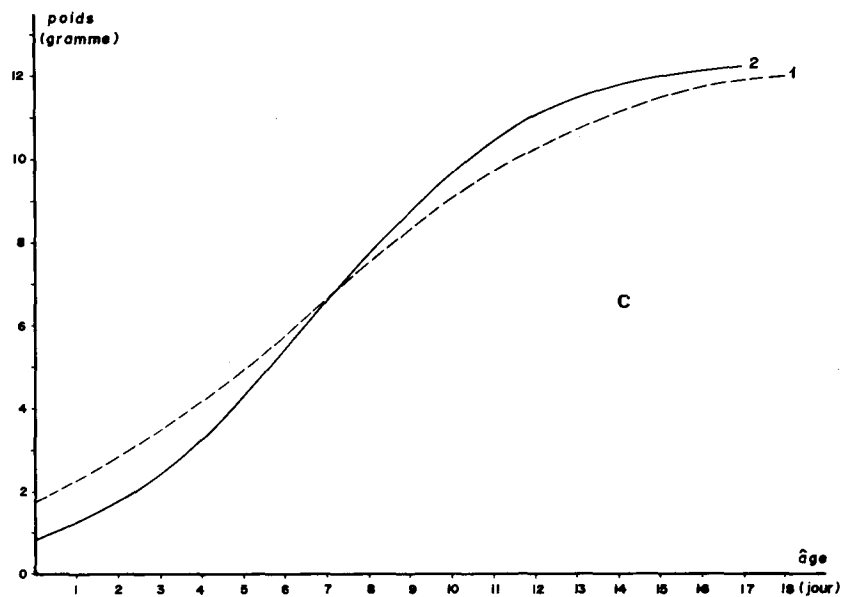
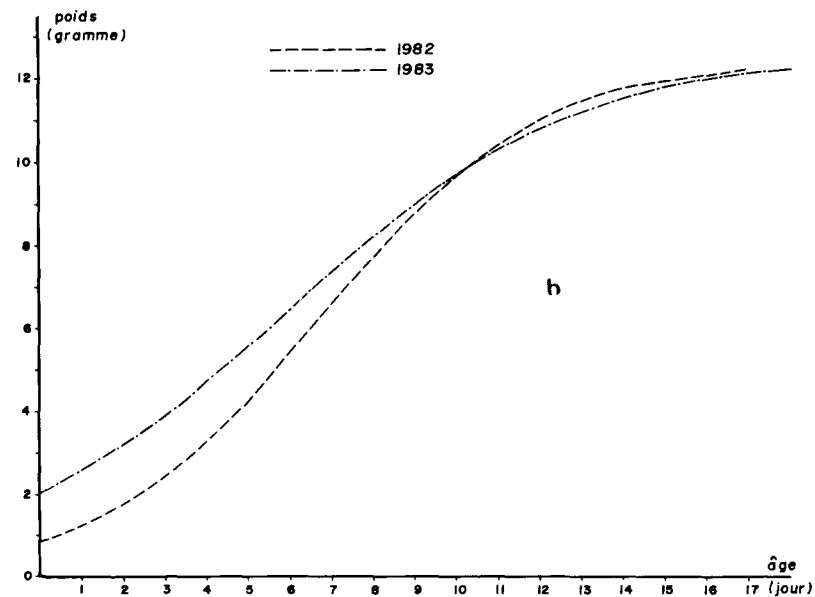
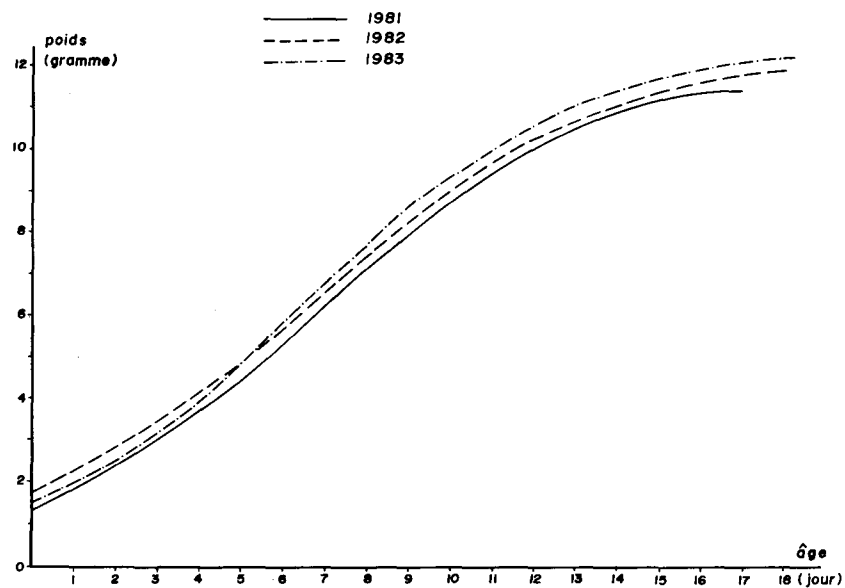


Fig. 8a : Courbes de croissance pondérale moyenne d'un jeune de mésange bleue à Sidi Amira

Fig. 8b : Courbes de croissance pondérale moyenne d'un jeune de mésange bleue à Ras El Ma

Fig. 8c : Courbes de croissance pondérale moyenne d'un jeune de mésange bleue à Sidi Amira (1) et Ras El Ma (2)

Le test T de Student révèle, pour l'année 1981, une différence significative entre les deux biotopes au seuil $p = 0,05$ avec une grandeur de ponte moyenne plus grande en Mamora qu'à Ras El Ma (tab. I). Tandis que pour les deux autres années, aucune différence significative n'est enregistrée entre les deux stations (tab. I).

La moyenne générale calculée sur les 74 pontes de Mamora et de Ras El Ma est de 6,78; elle peut être considérée comme une première approximation de la fécondité de *Parus caeruleus ultramarinus* au Maroc.

LE NOMBRE DE PONTE

LES PONTES DE REMPLACEMENT

L'échec de la première ponte causé par la non éclosion des oeufs ou la mort subite des poussins amène l'élaboration d'une ponte de remplacement.

Ce phénomène est assez courant en Mamora où les mésanges font une autre tentative lorsque les conditions y obligent. Mais lors du printemps sec de 1981, les mésanges bleues, qui ont entamé une ponte de remplacement, les ont abandonnées.

A Ras El Ma, seule l'année 1983 a vu les mésanges bleues faire une ponte de remplacement après la dévastation de quelques premières pontes.

LES SECONDES PONTES

En Mamora, au printemps 1983, trois pontes ont été élaborées bien après l'envol des poussins de la première couvée, dont deux ont donné des jeunes et la troisième a été détruite par les bergers.

Cette série de deuxième ponte probable pourrait s'expliquer d'une part par la précocité des premières pontes et d'autre part par l'abondance de la nourriture disponible au cours du printemps 1983.

Si les secondes pontes sont considérées comme fait assez courant en Europe, au Maroc aucune mention n'a été faite jusqu'à maintenant. Il n'est pas encore certain que l'on puisse considérer l'existence d'une seconde ponte chez *Parus caeruleus ultramarinus* comme un fait régulier lors des saisons précoces; ce peut être un simple cas accidentel survenu au printemps 1983.

A Ras El Ma, aucun cas, même douteux, de seconde ponte n'a pu être observé.

CROISSANCE PONDERALE

La vitesse de l'accroissement pondéral quotidien des poussins est en relation avec la nourriture disponible; en outre, le poids du poussin, prêt à s'envoler, peut être assimilé à une mesure de la réserve d'énergie à l'envol et être en relation avec la survie ultérieure (VAN BALEN, 1973).

En général, la courbe montre une vitesse de croissance assez forte entre le 3ème et le 10^e jour, puis elle décroît pour s'annuler lorsqu'elle atteint un palier (fig. 8).

L'accroissement pondéral entre le 3ème et 10^e jour est linéaire et constitue une bonne mesure de la vitesse de croissance. Il varie à Sidi Amira de 0,851 g/j à 0,954 g/j, valeurs qui sont inférieures ou égales à celles de Ras El Ma 0,837 g/j et 1,176 g/j (fig. 8).

En Bourgogne, LECLERCQ (1975) donne une moyenne de la vitesse de croissance de 1,14 g par jour alors qu'en Angleterre GIBB (in LECLERCQ, 1975) trouve 1,01 g par jour.

Il en ressort qu'au Maroc la vitesse de croissance est, dans la plupart des cas, inférieure à celle donnée par les auteurs en Europe. Exception faite pour Ras El Ma en 1982.

SUCCES DE LA REPRODUCTION

Les Mésanges sont menacées tout au long de l'année par les éléments naturels et les prédateurs. Nous ne discuterons ici que de la mortalité intervenant au moment de la reproduction.

L'échec des nichées peut survenir à deux périodes différentes soit au niveau des oeufs pondus soit après l'éclosion de ceux-ci.

MORTALITE AU STADE OEUFE

Au cours de chaque printemps, un certain nombre d'oeufs n'éclosent pas, soit parce que ces oeufs n'ont pas été fécondés, soit parce que le développement de l'oeuf s'est arrêté à l'état embryonnaire. Dans certains cas, assez peu nombreux, la ponte est soit abandonnée, soit détruite par un prédateur. Ces deux derniers cas ne sont pas inclus dans le calcul du pourcentage de mortalité figurant dans le tableau IV.

		Nombre d'oeufs	Nombre d'oeufs éclos	Mortalité stade oeuf	Mortalité stade poussin
1981	M	118	107	9,3%	8,4%
	R.E.M	-	74	-	64,5%
1982	M	86	76	11,6%	43,4%
	R.E.M	62	60	3,2%	5,0%
1983	M	72	62	13,9%	1,7%
	R.E.M	100	83	9,0%	3,6%

Tableau IV : Pourcentage de mortalité des oeufs ou des poussins de la Mésange bleue.
(M = Mamora et R.E.M = Ras El Ma).

En Mamora (tab.IV), la mortalité varie de 9,3% à 13,9% (fig. 9a). A Ras El Ma, le pourcentage oscille en 1982 et 1983 de 3,2% à 9%; en 1981, nous n'avons pas suivi personnellement les nichoirs, la mortalité très élevée concerne globalement les stades oeufs et poussins.

La mortalité, au Maroc, au niveau des oeufs est fort élevée; elle est surtout due aux violentes précipitations qui peuvent survenir pendant l'incubation. En Europe, les taux de mortalité relevés sont de 4,97% en Belgique (DELMEE et al., 1972) et varient de 1 à 3% en Bourgogne (LECLERCQ, 1975).

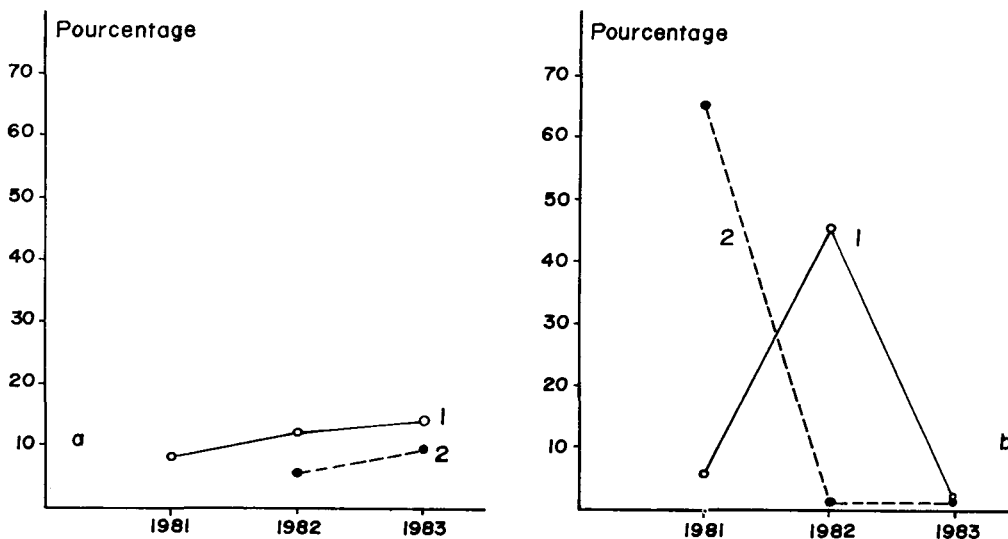


Fig. 9 : Pourcentage de mortalité au stade oeuf (a) au stade poussin (b) de la mésange bleue à Sidi Amira (1) et à Ras El Ma (2)

MORTALITE AU STADE POUSSIN

Généralement les oeufs n'éclosent pas tous en même temps; un intervalle, de quelques heures à deux jours, sépare l'éclosion de la majorité des jeunes et celle du ou des deux derniers. Ceci provient de ce que l'adulte commence à incuber avant d'avoir achevé sa ponte. En cas de manque de nourriture disponible, les derniers jeunes restent chétifs, souvent empêchés par leurs frères plus gras et plus forts de recevoir la becquée. La mortalité qui atteint les jeunes âgés de moins de 8 jours, est souvent causée par la sous-alimentation (VAN BALEN, 1973). Le mauvais temps, si celui-ci sévit au moment de l'élevage des jeunes, produit une forte mortalité des poussins sans distinction d'âge ou de taille. Une autre cause de mortalité possible est le parasitisme, par des larves de diptères hématophages; ils n'en meurent pas mais se trouvent affaiblis, ce qui réduit leur chance de survie après l'envol. DELMEE et al., (1972) donnent une moyenne des pertes des poussins de 6% en Belgique.

Au cours de notre étude, la mortalité a été normale en Mamora en 1981 et 1983 (8,4% et 1,7%) et à Ras El Ma en 1982 et 1983 (5% et 3,6%), mais elle fut exceptionnellement élevée en 1982 en Mamora et en 1981 à Ras El Ma (tab. IV, fig. 9). Cette mortalité de type catastrophique est très certainement liée à la sécheresse qui a frappé les deux biotopes en 1981 et dont les conséquences sur les peuplements de Lépidoptères ont été décalés dans le temps probablement en fonction des cycles biologiques des diverses populations, contraignant les Mésanges à l'utilisation de proies de remplacement (tableau III).

DISCUSSION : LATITUDE ET INSULARITE

Au niveau de la grandeur de ponte, les moyennes obtenues dans les deux sites sont identiques bien que la grandeur de ponte maximale notée à Ras El Ma (11 oeufs) soit supérieure à celle de Sidi-Amira. Par contre, entre les résultats obtenus au Maroc et ceux propres aux milieux européens, il existe des différences sensibles. L'analyse des données disponibles sur la démographie des populations continentales et insulaires de Mésanges bleues fait apparaître une réduction significative de la grandeur de ponte en fonction de la latitude d'une part et de l'insularité d'autre part (tab. V).

Il se produit une augmentation de la grandeur de la ponte en fonction de la latitude, du Maroc vers l'Europe du Nord. La grandeur de ponte moyenne de la Mésange bleue au Maroc est beaucoup plus faible que celle des Mésanges bleues européennes.

Les mésanges, de Corse (île située entre l'Afrique du Nord et l'Europe), possèdent une grandeur de ponte inférieure à celles des masanges du Maroc malgré une différence latitudinale importante. C'est un exemple frappant de l'action de l'insularité sur la grandeur de ponte.

La limite extrême de ce gradient nous est fournie par la population de Mésanges bleues des Iles Canaries (ca 28° de latitude Nord) dont la taille moyenne de ponte n'est plus que de 4,3 oeufs (SNOW, 1956).

Pays ou région	Grandeur de ponte	latitude	auteurs
Finlande	10,5	62° N	Von Hartman (1969)
Suède	11,6	60° N	Källander (1976)
Danemark	10,7	55° N	Frederiksen et al. (1972)
U.R.S.S.	9,9	53° N	Stephan (1961)
Hollande	11,0	52° N	Lack (1950)
Angleterre	10,9	52° N	Perrins (1965)
Belgique	10,8	50° N	Delmée et al. (1972)
Bourgogne	11,1	47° N	Leclercq (1975)
Languedoc	9,3	44° N	Isenmann (1982)
Provence	8,9	44° N	Michelland (1980)
Corse	6,1	42° N	Michelland (1980)
Sidi Amira	6,8	34° N	présente étude
Ras El Ma	6,7	33° N	" "

Tableau V : Grandeur de la ponte de la Mésange bleue (*Parus caeruleus*) à différentes latitudes de la région tempérée.

CONCLUSION

Dans le paléarctique, nous remarquons en fonction de la latitude l'augmentation des caractères d'insularité du Nord de l'Europe vers la Méditerranée (Corse) et le Maghreb où en particulier les caractères saisonniers des ressources alimentaires s'estompent. Nous constatons l'existence d'une nourriture limitée mais disponible toute l'année avec une hausse au printemps dont l'importance varie suivant les conditions de l'habitat considéré (altitude...).

L'existence de ressources alimentaires, même limitées en hiver, ont pour effet d'augmenter le taux de survie hivernale par rapport à celui de l'Europe où le froid et la neige limitent très sévèrement le nombre de proies disponibles.

MAC ARTHUR et WILSON (1967 *in* BLONDEL, 1979) soulignent l'existence, selon les conditions, de deux types de stratégies démographiques, reflet de deux modes de sélection : la sélection "r" et la sélection "K".

Comme le soulignent certains auteurs comme BARBAULT (1976) et BLONDEL (1979) ni "r", ni "K" ne peuvent être réalisées. La sélection aura toujours lieu et son action différera d'un cas à l'autre; le modèle "r" conservera son éventail de phénotypes prêt à être utilisé dans divers milieux. Le modèle "K" éliminera les phénotypes marginaux et maintiendra les phénotypes du modèle moyen. Ceci aura comme résultat une évolution nulle ou lente du stratège "r" et une spécialisation avec création de sous espèces adaptées à des milieux précis pour le stratège "K".

Au niveau des mésanges du Maroc, il se produit un glissement le long du gradient "r-K" de "r" vers "K".

Les milieux forestiers au Maroc sont isolés les uns des autres; cet isolement spatial agit en créant des barrières géographiques qui morcellent les populations d'oiseaux inféodés à la forêt.

Au niveau d'un peuplement d'oiseaux forestiers, nous assistons aussi à la diminution de la richesse spécifique, le nombre d'espèce est plus faible que celui d'une forêt d'Europe continentale. Les populations qui réussissent à coloniser une île ou à se maintenir dans un milieu insulaire continental s'y développent en augmentant leur densité et colonisent une nouvelle gamme de biotopes ce qui conduit à une spécialisation (BAOUAB, à paraître).

Les caractères morphologiques (coloration, taille...) ont permis de situer la mésange bleue marocaine comme étant une sous-espèce (*Parus caeruleus ultramarinus*). De même, les résultats obtenus concernant la grandeur de ponte, le nombre de ponte, la taille des proies utilisées contribuent à distinguer les mésanges marocaines de leurs homologues européennes. Le sédentarisme, lié au caractère insulaire des biotopes du Maroc, devrait, à plus ou moins long terme, conduire à une différenciation encore plus poussée.

BIBLIOGRAPHIE

- BALEN, J.H. Van, (1973). - A comparative study of the breeding ecology of the great tit (*Parus major*) in different habitats. *Ardea*, 61 : 1-93.
- BAOUAB, R.E. (1981). - La reproduction des Mésanges bleues (*Parus caeruleus ultramarinus*) et charbonnières (*Parus major excelsius*) dans la forêt de chênes lièges de la Mamora (Maroc). C.E.A. Fac Sci. Rabat, 65 p.
- (1983). - Etude écologique et stratégie démographique des Mésanges *Parus caeruleus ultramarinus* Bonaparte et *Parus major excelsius* Buvry dans deux localités du Maroc. Thèse 3ème cycle, Fac. Sci. Rabat, 102 p.

- BARBAULT, R. (1976). - Contribution à la théorie des stratégies démographiques : recherches sur leur déterminisme écologique chez les lézards. *Bull. Soc. zool. France*, 101 : 671-693.
- BLONDEL, J. (1979). - *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 171 p.
- BLONDEL, J. & ISENMANN, P. (1979). - Insularité et démographie des Mésanges du genre *Parus* (Aves). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 289, série D : 161-164.
- BLONDEL, J., ISENMANN, P. et MICHELLAND, D. (1980). - Insularité et démographie des Mésanges du genre *Parus* (Aves). *L'Oiseau et R.F.O.*, 50 : 299-305.
- CODY, M.L. (1966). - A general theory of clutch-size. *Evolution*, 20 : 174-184.
- CRAMM, P. (1982). - La reproduction des Mésanges dans une chênaie verte du Languedoc. *L'Oiseau et R.F.O.*, 52 : 347-360.
- DELMEE, E., DACHY, P. & SIMON, P. (1972). - Contribution à la biologie des Mésanges en milieu forestier. *Aves*, 9 : 1-80.
- DHONDT, A.A. (1971). - Some factors influencing territory in the great tit, *Parus major* L. *Gerfaut*, 61, 2 : 125-135.
- (1980). - The feeding ecology of the nestling great tit, *Parus major minor*, in the temperate ever-green broad leaved forest. II - With reference to breeding ecology. *Resear. Popul. Ecol. JPN*, 22 : 284-300.
- FRAVAL A. (1979). - Dénombrement de *Lymantria dispar* en Subéraie marocaine atlantique. *Lab. Zool. Inst. Agro. et Vet. Hassan II, Rabat*.
- FREDERIKSEN, K.S.; JENSEN, M., LARSEN E.H. et LARSEN V.H. (1972). Some data illustrating time of breeding and number of eggs in Tits (*Paridae*). *Dansk. orn. Fören. Tidsskr.*, 66 : 73-85.
- GIBB, J.A. (1950). - The breeding biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis*, 92 : 507-539.
- HAARTMAN, L. Von (1969). - The nesting habits of Finnish birds. *Comment. Biol.*, 32 : 1-187.
- ISENMANN, P. (1982). - The influence of insularity on fecundity in tit (Aves *Paridae*) in Corsica. *Acta Oecological/Oecologica generalis*, 3 : 295-301.
- KALLANDER, H. (1976). - Data on the breeding biology of the Blue Tit, *Parus caeruleus* and the Marsh Tit, *Parus palustris* in southwest Scania. *Var Fagelvärld*, 35 : 1-7.
- KREBS, J.R. (1970). - Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology*, 52 : 2-22.
- (1970). - Regulation of numbers in the great tit. *J. Zool.*, 162 : 317-333.
- LACK, D. (1950). - Family size in Titmice of the genus *Parus*. *Evolution*, 4 : 279-290.
- (1958). - A quantitative breeding study of British Tits. *Ardea*, 46 : 91-124.
- (1971). - Ecological isolation in birds. *Blackwell, Oxford*.
- LECLERCQ, B. (1975). - Contribution à l'étude expérimentale de l'écologie des Mésanges en futaie de chênes. Thèse 3ème cycle Université de Dijon.
- (1977). - Etude phénologique des paramètres liées à la reproduction des Mésanges en futaie de chênes. *Terre et Vie*, 31 : 599-619.
- LEPINEY, J.De. (1930). - Contribution à l'étude du complexe biologique de *Lymantria dispar*. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 23 : 100 p.
- MAHARI, S. (1980). - Etude de la communauté des insectes frondicoles dans la forêt de Mamora, (Maroc). Thèse de 3ème cycle, Aix-Marseille III.

- MICHELLAND, D. (1982). - Survie en milieu insulaire : quelle stratégie ? le cas des Mésanges en Corse. *Terre et Vie*, 36 : 187-210.
- MOUNA, M. (1982). - *Recherches écologiques sur le peuplement frondicole des insectes du cèdre (Cedrus atlantica Man) dans le Moyen Atlas marocain*. Thèse de 3ème cycle, Fac. Sc. St. Jérôme.. Marseille.
- NOORDWIJK, A.J. Van & SCHARLOO, W. (1981). - Inbreeding in an island population of the great tit. *Evolution*, 35 : 674-688.
- OJANEN, M., ORELL, M & VAISAVEN, R.A. (1978). - Egg and clutch sizes in four passerine species in northern Finland. *Ornis pennica*, 55 : 60-68.
- PERRINS, C.M. (1965). - Populations fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 601-647.
- PUJOS, A. (1964). - Les milieux de la cédraie marocaine. *Ann. rech. forest. Maroc*, 8 : 283 p.
- RICKLEFS, R.E. (1980). - Geographical variation in clutch-size among passerine birds : Ashmole's hypothesis. *Auk*, 97 : 38-49.
- SAUVAGE, C. (1961). - Flore des subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sc., série Botanique*, 22 : 252 p.
- (1961). - Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. *Trav. Inst. Sc. série Botanique*, 21 : 462 p.
- SNOW, D. (1956). - The annual mortality of the Blue Tit in different parts of its range. *B Birds*, 49 : 174-177.
- STEPHAN, B. (1961). - Contribution à la biologie de quelques espèces d'oiseaux couvant dans des cavités, au Parc National près de l'Oka (Rjassan, USSR). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humbolt Universität zu Berlin*, 10 : 147-173.
- VAURIE, C. (1959). - *The birds of the Palearctic fauna, Passeriformes*. London, Witherby, 762 p.

Manuscrit déposé le 12. 3. 1986