



لجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية  
REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
وزارة التعليم العالي و البحث العلمي  
MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
UNIVERSITE BADJI MOKHTAR-ANNABA  
جامعة باجي مختار - عنابة

FACULTE DES SCIENCES  
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE

THÈSE EN VUE DE L'OBTENTION D'UN DIPLOME DE DOCTORAT L.M.D (3<sup>ème</sup> CYCLE)

**Spécialité: Ecologie Animale**

**Intitulé**

**ECOLOGIE D'UNE POPULATION DE GOBE-MOUCHES  
DE L'ATLAS *FICEDULA SPECULIGERA* DANS LA  
REGION D'EL KALA: REPRODUCTION, REGIME  
ALIMENTAIRE ET PARASITOSE**

Présentée Par : M. **Khaled BOUDEFFA**

**Membre de Jury:**

M <sup>ed</sup> El-Hedi KHEBBEB	Professeur	Président	Université Badji Mokhtar-Annaba
Slim BENYACOUB	Professeur	Directeur de thèse	Université Badji Mokhtar-Annaba
Zihad BOUSLAMA	Professeur	Examineur	Université Badji Mokhtar-Annaba
Ali TAHAR	Professeur	Examineur	Université Badji Mokhtar-Annaba
Ghaniya CHALABI	M. C. A	Examineur	Université d'El-Tarf
Abdelkrim SI BACHIR	Professeur	Examineur	Université El Hadj Lakhdar- Batna

**Année universitaire 2014/2015**



*"La vérité scientifique sera toujours plus belle que  
les créations de notre imagination et que  
les illusions de notre ignorance."*

*Claude Bernard*

## **REMERCIEMENTS**

Je ne remerciais jamais assez Dieu pour la fois et le courage qu'il m'a donné et qui m'ont permis d'être ce que je suis maintenant.

De nombreuses personnes m'ont aidé tout au long de ces années de thèse et ont ainsi participé à la réalisation de ce manuscrit, et je souhaite vivement les en remercier.

Au terme de cette étude, j'exprime ma profonde gratitude à mon directeur de thèse Monsieur BENYACOUB Slim, professeur au département de biologie à l'université d'Annaba. Je voudrai qu'il trouve ici toute ma reconnaissance pour ses encouragements, ses précieux conseils, ses recommandations, le temps qu'il m'a consacré et sa grande bienveillance. Je le remercie aussi pour les années merveilleuses de terrain, ce fut pour moi un grand plaisir de travailler sous ses conseils.

C'est pour moi un grand honneur que le jury soit présidé par Monsieur KHEBBEB Mohamed El-Hedi (professeur à l'université Badji Mokhtar d'Annaba). Je lui exprime toute ma gratitude d'avoir apporté une attention particulière à ce travail.

C'est pour moi un grand plaisir que Madame le professeure BOUSLAMA Zihad (Directrice du Laboratoire de Recherche *EcoSTaq* à l'Université Badji Mokhtar d'Annaba), Monsieur le professeur TAHAR Ali (université Badji Mokhtar d'Annaba), Madame CHALABI Ghaniya (Maitre de conférence au département de biologie à l'université d'El Taref) et Monsieur le professeur SI BACHIR Abdelkrim (Université El Hadj Lakhdar Batna) puissent juger ce travail.

Je tiens aussi à remercier sincèrement Madame BENYACOUB Zahra, chargée de cours au Centre Universitaire d'El Tarf, qui m'a aidée sans relâche pour accomplir ce modeste travail. Je la remercie pour sa contribution à la réalisation de cette recherche, je la remercie pour sa gentillesse, ses conseils, son aide sur terrain...

Ce travail n'aurait pas eu lieu sans l'aide inestimable du personnel du secteur de Bougous. Que M<sup>r</sup> Berjam Ahcen et tout le personnel du secteur trouvent ici l'expression de ma grande reconnaissance. Je les remercie beaucoup pour ses aides et encouragements.

Un très grand merci à Pr. Philippe Christe, Chef de groupe Evolution of Host-parasite Interactions du département d'écologie et évolution de l'université de Lausanne, Suisse, qui m'a bien accueilli dans son laboratoire et qui m'a assuré tous les moyens nécessaires pour atteindre mes objectifs scientifiques. Merci pour ta confiance, ta disponibilité, ta porte toujours ouverte, pour ton soutien scientifique et moral tout au long de ma thèse.



Je remercie également toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien tant moral que physique. Ma profonde gratitude va particulièrement à Mr. Michel Thévenot Professeur à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (Université de Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier) pour les nombreux documents qu'il m'a communiqués et qui m'ont été d'une grande utilité. Pr. Alexandre Roulin du département d'écologie et évolution de l'université de Lausanne, Suisse. Mr. Pierre-Alain Ravussin Ornithologue de Neuchâtel, Suisse, qui m'a permis d'enrichir ma bibliographie. Dr. Will Cresswell de l'institut de biologie de l'université de St Andrews au Royaume-Uni, Dr. Olivier Duriez Maître de conférences à l'Université de Montpellier 2 et Dr. Christiaan Both du centre d'études écologiques et évolutives de l'Université de Groningen aux Pays-Bas qui m'ont critiqué et aidé lors de la préparation de l'article de Bird study.

Ce travail n'aurait pas pu avoir été réalisé sans des heures et des heures sur le terrain. Je remercie mes assistants de terrain qui m'ont aidé à récolter les données nécessaires pour ce doctorat.

J'adresse mes sincères remerciements à tous mes collègues et amis qui n'ont cessé de m'encourager au cours de la réalisation de mes travaux de recherche ; je cite en particulier, Kahit Zahra, El Aichar Mehdi, Bouchareb Noureddine, Sahli Mohamed, Kadi Sara, Chouahda Soumia, Slimani Rachid (département de biologie à l'université d'Annaba)

A toi ma mère et à toi mon père, je vous remercie pour toute l'aide et l'assistance dont vous avez fait preuve envers moi depuis toujours. Vous m'avez guidé et montré le bon chemin; vous étiez là, vous êtes toujours là et vous seriez toujours là et je vous aime.

A ma grande famille: mes frères Karim et Nabil, mes sœurs Souad, Nadia et Rabha, mes beaux-frères Riad et Hichem, mes neveux Wail, Chawki et ma nièce Aya, et tous les autres que je n'ai pas cités ici : je vous aime tous et je pense à vous énormément.

A tous mes amis (Bilal, les 3 Moh, Khalil, Mourad et Farés) pour tous les encouragements qu'ils ont déployés tout au long de mes préparatifs.

Enfin, je remercie toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont apporté leur contribution à ce travail ; je leur exprime ici toute ma reconnaissance et ma grande sympathie.

## RÉSUMÉ

Ce travail a comme principal objectif de comprendre l'écologie d'une population nicheuse de Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula speculigera* d'une subéraie d'altitude sans sous-bois dans la région d'El Kala. 102 nids ont été étudiés durant trois saisons de reproduction (2010 – 2012).

L'étude de la biologie de la reproduction a montré que l'espèce s'installe à partir de la troisième semaine du mois d'avril et montre une densité élevée de 4,87 couples /ha. La date de ponte moyenne se situe vers le 21 mai et la grandeur de ponte moyenne est de 4,92 œufs. Le succès d'éclosion (88,73 %) est négativement corrélé à la date de ponte et positivement avec les mensurations des nids. Le nombre moyen de jeunes envolés par nichée est de 3,59 ce qui représente un bon succès reproducteur de 71,43 % pour une forêt sempervirente

Le régime alimentaire des poussins est constitué essentiellement de chenilles de Lépidoptères. La proportion de chenilles diminue le long de la saison au profit d'autres groupes de proies. Ce déclin provoque une augmentation de la taille des proies, une diversification du régime alimentaire et une réduction de sa digestibilité.

L'étude des ectoparasites des nids a montré que 65 % des nids sont infestés essentiellement par deux espèces de mites *Dermanyssus gallinae* et *D.gallinoides*. Cette infestation contribue à une réduction du succès reproducteur et de la survie des oisillons en réduisant la période du séjour au nid, la masse corporelle et la longueur du tarse à l'envol. De plus, les mites obligent les parents à investir plus dans le comportement de sanitation pour compenser les coûts potentiels infligés par les parasites.

**Mots clés :** Algérie, Gobe-mouches de l'Atlas, *Ficedula speculigera*, subéraie d'altitude, biologie de la reproduction, régime alimentaire, ectoparasite.

## **ABSTRACT**

The main goal of this PhD thesis was to improve our understanding on the ecology of a nest-box population of Atlas Pied Flycatchers *Ficedula speculigera* breeding in an evergreen forest of cork oak (*Quercus suber*) without undergrowth in El Kala, North-eastern Algeria. 102 nests were used in this study during three breeding seasons (2010-2012).

The study of breeding ecology showed that the species arrived in the breeding area from the third week of April and have a high density with approximately 4,87 ( $\pm 1,02$ ) pairs/ha. Laying date averaged (21 May  $\pm 13$ days) and the mean clutch size was (4,92  $\pm 0,76$ ). Hatching success (88,73 %) is negatively correlated with laying date and positively with nests measurements. The number of young fledged per nest averaged (3,59  $\pm 1,59$ ) which is represent a good reproductive success of 71,43 % for an evergreen forest.

The nestling diet was composed essentially of Lepidoptera larvae, Hemiptera and Diptera. However, the proportion of caterpillars decreased with the season at the profit of other prey groups. This causes an increase in prey size and diversification of the diet with the advancement of the season.

The study of nests ectoparasites showed that 65% of nests are infected essentially by two species of mites *Dermanyssus gallinae* and *D.gallinoides*. This infestation led indirectly to decrease breeding success and chick's survival by reducing nesting period, body masses and tarsus length at fledgling. Otherwise, mites lead parents to invest more in sanitation behavior to offset the potential costs inflicted by parasites

**Key words:** Algeria, Atlas Pied Flycatchers, *Ficedula speculigera*, Cork oak forest, Breeding biology, diet, ectoparasite.

## ملخص

المصدر الرئيسي من هذه الأطروحة هو لفهم الجيد لتكاثر عشيرة من صائد الذباب الأطلسي *Ficedula speculigera* تعيش في غابة فلين دون شجيرات في منطقة القالة. 102 عش كان موضوع هذه الدراسة لمدة ثلاثة مواسم تكاثر (2010-2012).

أظهرت دراسة دورة تكاثر أن هذا النوع يأتي إلى مواقع التكاثر ابتداء من الأسبوع الثالث من شهر أبريل ويظهر كثافة عالية مع ما يقرب 4.87 ( $\pm 1.02$ ) زوج / هكتار. التاريخ المتوسط للوضع كان (21 ماي  $\pm 13$  يوم) ومتوسط عدد البيض الموضوع هو ( $4.92 \pm 0.76$ ). نجاح الفقس كان (88.73%) ويرتبط سلبا مع التاريخ المتوسط للوضع وإيجابا مع قياسات الأعشاش. متوسط عدد الصغار المحلقة من العش هو ( $3.59 \pm 1.59$ ) حيث يمثل نسبة نجاح جيدة (71.43%) بالنسبة لغابة دائمة الخضرة.

النظام الغذائي للصغار يتكون أساسا من اليرقات *Lepidoptera* من *Hemiptera* و من *Diptera*. ومع ذلك، فإن نسبة اليرقات *Lepidoptera* تبين انخفاض موسمي قوي وهذا لفائدة مجموعات أخرى. هذا ما يسبب زيادة في حجم الفريسة وتنوع في النظام الغذائي مع تقدم الموسم .

أظهرت دراسة الطفيليات السطحية وجود حوالي 65% من الأعشاش مصابة أساسا بطفيليات من نوعين من العنق *Dermanyssus gallinae* و *D.gallinoides*. هذه الإصابة أدت بشكل غير مباشر إلى انخفاض في نجاح التكاثر وبقاء الصغار على قيد الحياة من خلال تقليل مدة الإقامة في العش، تقليل كتلة الجسم و قصر رشغ القدم للفراخ. خلافا ذلك، الإصابة بالعنق تؤدي للآباء إلى الاستثمار أكثر في سلوك تنظيف العش و هذا لتعويض التكاليف المحتملة التي ألحقتها الطفيليات.

كلمات دالة: الجزائر، صائد الذباب الأطلسي، *Ficedula speculigera*، غابة الفلين، دورة التكاثر، النظام الغذائي، الطفيليات السطحية.

## SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION GENERALE</b> .....	<b>01</b>
La théorie de traits d'histoires de vie.....	<b>01</b>
1. Définitions.....	<b>01</b>
2. Evolution des histoires de vie.....	<b>02</b>
3. Energie et histoire de vie.....	<b>02</b>
4. Les oiseaux: un modèle adéquat pour l'étude des compromis.....	<b>03</b>
<b>CHAPITRE 01 : MATERIEL ET METHODES</b> .....	<b>06</b>
<b>1. Présentation de la zone d'étude</b> .....	<b>06</b>
1.1. Description générale et localisation .....	<b>06</b>
1.2. Relief .....	<b>06</b>
1.3. Hydrographie.....	<b>08</b>
1.4. Climatologie générale .....	<b>08</b>
1.4.1. La température .....	<b>08</b>
1.4.2. La pluviométrie.....	<b>08</b>
1.4.3. L'humidité de l'air.....	<b>09</b>
1.4.4. Les vents.....	<b>09</b>
1.5. Bioclimat et végétation .....	<b>10</b>
1.6. Richesse floristique et faunistique.....	<b>12</b>
<b>2. Site d'étude</b> .....	<b>13</b>
<b>3. Modèle biologique: les Gobe-mouches noirs-et-blancs</b> .....	<b>14</b>
3.1. Le Gobe-mouches noir <i>Ficedula hypoleuca</i> .....	<b>18</b>
3.2. Le Gobe-mouches à collier <i>Ficedula albicollis</i> .....	<b>19</b>
3.3. Le Gobe-mouches à demi-collier <i>Ficedula semitorquata</i> .....	<b>19</b>
3.4. Le Gobe-mouches de l'Atlas <i>Ficedula speculigera</i> .....	<b>20</b>
<b>4. Méthodologies générales</b> .....	<b>22</b>
4. 1. Analyses statistiques des données.....	<b>22</b>
<b>CHAPITRE 02 : BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU GOBE-MOUCHES DE L'ATLAS DANS LE NORD-EST ALGERIEN</b> .....	<b>23</b>
<b>1. Introduction</b> .....	<b>23</b>
<b>2. Matériel et méthodes</b> .....	<b>26</b>
<b>3. Résultats</b> .....	<b>30</b>
3.1. Date d'arrivée de la population.....	<b>30</b>
3.2. Polygamie, fidélité au partenaire et au site.....	<b>30</b>
3.3. Taux d'occupation des nichoirs et densité de la population.....	<b>31</b>
3.4. Caractéristiques et mensurations des nids .....	<b>32</b>
3.5. Date et période de ponte.....	<b>34</b>
3.6. Grandeur de ponte.....	<b>35</b>
3.7. Morphométries des œufs.....	<b>38</b>
3.8. Durée de l'incubation.....	<b>39</b>
3.9. Succès à l'éclosion .....	<b>40</b>
3.10. Séjour au nid et succès à l'envol.....	<b>42</b>
3.11. Mortalité des poussins.....	<b>45</b>

4. Discussion.....	48
5. Conclusion.....	57
<b>CHAPITRE 03 : CROISSANCE ET ECOLOGIE ALIMENTAIRE DES POUSSINS DE GOBE-MOUCHES DE L'ATLAS.....</b>	<b>59</b>
1. Introduction.....	59
2. Matériel et méthodes.....	62
3. Résultats.....	65
3.1. Synchronisation de la période de reproduction avec le débourrement du chêne-liège.....	65
3.2. Composition et structure du régime alimentaire.....	66
3.3. Fréquence de nourrissage des poussins.....	69
3.4. Paramètres morphométriques des poussins.....	72
3.4.1. Masse des poussins.....	72
3.4.2. Longueur du tarse des poussins.....	78
3.4.3. Longueur de l'aile des poussins.....	83
3.4.4. Longueur du bec des poussins.....	87
3.5. Paramètres morphologiques des adultes.....	91
3.5.1. Comparaison des paramètres morphologiques des adultes et poussins à l'envol.....	92
4. Discussion.....	93
5. Conclusion.....	102
<b>CHAPITRE 04 : ÉTUDE DU PARASITISME CHEZ LE GOBE-MOUCHES DE L'ATLAS.....</b>	<b>103</b>
1. Introduction.....	103
2. Matériel et méthodes.....	106
3. Résultats.....	107
3.1 Inventaire des ectoparasites du nid.....	107
3.2 Impact des mites sur les paramètres de reproduction du Gobe-mouches de l'Atlas.....	108
3.3 Impact des mites sur les paramètres morphométriques des poussins.....	112
3.4 Impact des mites sur les caractéristiques phénotypiques, fréquence de nourrissage et de sanitation des adultes.....	115
4. Discussion.....	117
5. Conclusion.....	123
<b>CONCLUSION GENERALE.....</b>	<b>124</b>
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>127</b>
<b>ANNEXES</b>	

## **LISTE DES TABLEAUX**

<b>Tableau 01.</b> Variables climatiques de la région d'El Kala pendant la période d'étude.....	<b>10</b>
<b>Tableau 02.</b> Mensurations des nids de Gobe-mouches de l'Atlas dans la région d'étude.....	<b>33</b>
<b>Tableau 03.</b> Pourcentage de grandeur de ponte des femelles de Gobe-mouches de l'Atlas.....	<b>36</b>
<b>Tableau 04.</b> Mensurations des œufs de Gobe-mouches de l'Atlas.....	<b>38</b>
<b>Tableau 05.</b> Paramètres basiques de la reproduction de Gobe-mouches de l'Atlas.....	<b>47</b>
<b>Tableau 06.</b> Variation saisonnière du régime alimentaire des poussins.....	<b>67</b>
<b>Tableau 07.</b> Variation de la masse des poussins à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.....	<b>72</b>
<b>Tableau 08.</b> Variation de la longueur du tarse (mm) à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.....	<b>78</b>
<b>Tableau 09.</b> Variation de la longueur de l'Aile (mm) à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.....	<b>83</b>
<b>Tableau 10.</b> Variation de la longueur du bec (mm) à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.....	<b>87</b>
<b>Tableau 11.</b> Variation des différents Paramètres morphométriques des poussins en fonction de l'âge.....	<b>90</b>
<b>Tableau 12.</b> Paramètres morphologiques des adultes de Gobe-mouches de l'atlas.....	<b>91</b>
<b>Tableau 13.</b> Comparaison des mesures morphologiques des oisillons à l'envol et des adultes chez le Gobe-mouches de l'atlas.....	<b>92</b>
<b>Tableau 14.</b> Comparaison des paramètres morphologiques des adultes de Gobe-mouches de l'Atlas avec d'autres espèces de Gobe-mouches.....	<b>101</b>
<b>Tableau 15.</b> Comparaison des traits d'histoire de vie des parents dans les nids infestés et non infestés.....	<b>109</b>
<b>Tableau 16.</b> Comparaison des mensurations des nids entre les nids infestés et non infestés.....	<b>112</b>
<b>Tableau 17.</b> Comparaison des paramètres morphométriques des poussins entre les nids infestés et non infestés.....	<b>113</b>
<b>Tableau 18.</b> Comparaison des caractéristiques phénotypiques et fréquence de nourrissages des adultes entre les nids infestés et non infestés.....	<b>116</b>

## **LISTE DES FIGURES**

<b>Figure 01.</b> Carte de situation géographique du Parc National d'El Kala.....	<b>07</b>
<b>Figure 02.</b> Climagramme d'Emberger (1955).....	<b>11</b>
<b>Figure 03.</b> Aire de reproduction des quatre espèces de Gobe-mouches noirs-et-blancs.....	<b>16</b>
<b>Figure 04.</b> Aire d'hivernage de Gobe-mouches noir et Gobe-mouches à collier.....	<b>17</b>
<b>Figure 05.</b> Aire de reproduction du Gobe-mouches de l'Atlas .....	<b>21</b>
<b>Figure 06.</b> Taux moyen d'occupation des nichoirs durant la période d'étude.....	<b>31</b>
<b>Figure 07.</b> Proportions des différents matériaux de construction des nids.....	<b>32</b>
<b>Figure 08.</b> Variation de la hauteur des nids (cm) en fonction des années.....	<b>33</b>
<b>Figure 09.</b> Variation de la profondeur de la coupe des nids (cm) en fonction des années.....	<b>33</b>
<b>Figure 10.</b> Distribution saisonnière de la date de ponte en période de 5 jours.....	<b>34</b>
<b>Figure 11.</b> Corrélation entre le diamètre de la coupe (cm) et la date de ponte.....	<b>35</b>
<b>Figure 12.</b> Corrélation entre la grandeur de ponte et la date de ponte.....	<b>36</b>
<b>Figure 13.</b> Corrélation entre la grandeur de ponte et la hauteur du nid (cm).....	<b>36</b>
<b>Figure 14.</b> Corrélation entre la grandeur de ponte et le diamètre de la coupe (cm).....	<b>37</b>
<b>Figure 15.</b> Corrélation entre la grandeur de ponte et la profondeur de la coupe (cm).....	<b>37</b>
<b>Figure 16.</b> Corrélation entre la durée d'incubation (jours) et la date de ponte.....	<b>39</b>
<b>Figure 17.</b> Corrélation entre le nombre d'œuf éclos et la date de ponte.....	<b>41</b>
<b>Figure 18.</b> Corrélation entre le nombre d'œuf éclos et la grandeur de ponte.....	<b>41</b>
<b>Figure 19.</b> Corrélation entre la durée du séjour au nid (jours) et la date de ponte.....	<b>42</b>
<b>Figure 20.</b> Corrélation entre le nombre des poussins envolés et la date de ponte.....	<b>43</b>
<b>Figure 21.</b> Corrélation entre le nombre des poussins envolés et la grandeur de ponte.....	<b>43</b>
<b>Figure 22.</b> Corrélation entre le nombre des poussins envolés et la taille des couvées.....	<b>44</b>
<b>Figure 23.</b> Variation du nombre de poussins envolés en fonction des années.....	<b>44</b>
<b>Figure 24.</b> Corrélation entre le nombre des poussins morts et la date de ponte.....	<b>46</b>
<b>Figure 25.</b> Corrélation entre le nombre des poussins envolés et le nombre des poussins morts.....	<b>46</b>
<b>Figure 26.</b> Variation du nombre moyen des poussins morts en fonction des années.....	<b>47</b>
<b>Figure 27.</b> Phénologie du débourrement du chêne-liège et de la reproduction de l'espèce.....	<b>65</b>
<b>Figure 28.</b> Proportions de différentes catégories de proies dans le régime alimentaire.....	<b>66</b>
<b>Figure 29.</b> Variation du volume moyen des proies en fonction de l'âge des poussins.....	<b>68</b>
<b>Figure 30.</b> Corrélation entre le volume moyen des proies et la date de ponte.....	<b>68</b>
<b>Figure 31.</b> Proportion du temps passé par les parents au nid au cours de la période	



d'élevage.....	69
<b>Figure 32.</b> Variation de la fréquence moyenne de nourrissage en fonction de l'âge des poussins.....	70
<b>Figure 33.</b> Variation de la fréquence moyenne de nourrissage en fonction de la taille de cuvée.....	71
<b>Figure 34.</b> Corrélation entre le nombre de chenilles apportées et la fréquence de nourrissage.....	71
<b>Figure 35.</b> Corrélation entre la masse des poussins à l'éclosion et le volume des œufs.....	73
<b>Figure 36.</b> Corrélation entre la masse moyenne des poussins à l'envol et la date de ponte.....	73
<b>Figure 37.</b> Corrélation entre la masse moyenne des poussins à l'envol et la grandeur de ponte.....	74
<b>Figure 38.</b> Corrélation masse à l'envol et la proportion de chenilles dans le régime alimentaire.....	74
<b>Figure 39.</b> Corrélation entre la masse à l'envol et la fréquence moyenne de nourrissage.....	75
<b>Figure 40.</b> Evolution du taux de croissance journalier moyen du poids des poussins.....	75
<b>Figure 41.</b> Corrélation entre le taux de croissance moyen du poids et la date de ponte.....	76
<b>Figure 42.</b> Croissance pondérale des poussins de Gobe-mouches de l'Atlas.....	77
<b>Figure 43.</b> Corrélation entre la longueur moyenne des tarses à l'éclosion (mm) et le volume des œufs.....	78
<b>Figure 44.</b> Corrélation entre la longueur moyenne des tarses à l'envol (mm) et la date de ponte.....	79
<b>Figure 45.</b> Corrélation entre la longueur moyenne des tarses à l'envol (mm) et la grandeur de ponte.....	79
<b>Figure 46.</b> Evolution du taux de croissance journalier moyen des tarses des poussins.....	80
<b>Figure 47.</b> Corrélation entre le taux de croissance des tarses (mm) et l'âge des poussins.....	80
<b>Figure 48.</b> Corrélation entre le taux de croissance des tarses (mm) et la date de ponte.....	81
<b>Figure 49.</b> Corrélation entre le taux de croissance des tarses (mm) et la taille de la couvée.....	81
<b>Figure 50.</b> Variation de la longueur des tarses (mm) en fonction de l'âge des poussins.....	82
<b>Figure 51.</b> Corrélation entre la longueur de l'aile à l'éclosion (mm) et le volume des œufs.....	83
<b>Figure 52.</b> Corrélation entre la longueur de l'aile à l'envol (mm) et la taille de couvée.....	84
<b>Figure 53.</b> Corrélation entre la longueur de l'aile à l'envol (mm) et la date de ponte.....	84
<b>Figure 54.</b> Evolution du taux de croissance journalier moyen des ailes des poussins.....	85
<b>Figure 55.</b> Corrélation entre le taux de croissance de l'aile (mm) et la date de ponte.....	85

<b>Figure 56.</b> Corrélation entre le taux de croissance des ailes (mm) et la taille de ponte.....	<b>86</b>
<b>Figure 57.</b> Variation de la longueur des ailes (mm) en fonction de l'âge des poussins.....	<b>86</b>
<b>Figure 58.</b> Corrélation entre la longueur du bec à l'envol (mm) et la date de ponte.....	<b>87</b>
<b>Figure 59.</b> Evolution du taux de croissance journalier moyen des becs des poussins.....	<b>88</b>
<b>Figure 60.</b> Corrélation entre le taux de croissance du bec (mm) et la date de ponte.....	<b>88</b>
<b>Figure 61.</b> Variation de la longueur du bec (mm) en fonction de l'âge des poussins.....	<b>89</b>
<b>Figure 62:</b> Proportion d'ectoparasites dans les nids du Gobe-mouches de l'Atlas.....	<b>107</b>
<b>Figure 63.</b> La durée de construction du nid en jours par rapport à l'infestation par les mites.....	<b>110</b>
<b>Figure 64.</b> Corrélation entre la durée de construction des nids et l'abondance des mites.....	<b>110</b>
<b>Figure 65.</b> La période d'incubation par rapport à l'infestation par les mites.....	<b>111</b>
<b>Figure 66.</b> Le séjour au nid des poussins par rapport à l'infestation par les mites.....	<b>111</b>
<b>Figure 67.</b> Corrélation entre la durée du séjour au nid des poussins et l'abondance des mites.....	<b>111</b>
<b>Figure 68.</b> Corrélation entre la masse des poussins à l'envol (g) et l'abondance des mites.....	<b>113</b>
<b>Figure 69.</b> Variation de la longueur du tarse des poussins entre les nids infestés et non infestés.....	<b>114</b>
<b>Figure 70.</b> Corrélation entre la longueur moyenne des tarses des poussins à l'envol et l'abondance des mites.....	<b>114</b>
<b>Figure 71.</b> Corrélation entre la fréquence moyenne de sanitation de la femelle et l'abondance des mites.....	<b>116</b>

# INTRODUCTION GENERALE



## INTRODUCTION GENERALE

### La théorie de traits d'histoires de vie

#### 1. Définitions

Les organismes vivants obtiennent des ressources à partir de leur environnement et les emploient à différentes fonctions : le développement, la survie (éviter les prédateurs, les parasites), et la reproduction (Roff 1992, Stearns 1992). La reproduction comporte plusieurs éléments: l'âge de maturité, la quantité et la qualité de descendants, souvent appréhendée au travers de leur taille corporelle. En effet, la taille est souvent un bon signe de la qualité des organismes, puisqu'elle est directement liée à d'autres traits d'histoire de vie, tels que la survie des petits ou aussi la fécondité des adultes (Thomas *et al.* 2007).

Le terme «histoire de vie» est défini pour la première fois par Stearns en 1976 comme «un ensemble de traits conçue, par la sélection naturelle, pour résoudre des problèmes écologiques particuliers». Ricklefs & Wikelski (2002), dans une synthèse de l'importance de la physiologie dans les histoires de vie, définissent ce terme par une association de stratégies, incluant des adaptations physiologiques, comportementales et anatomiques, qui influencent directement la survie, le futur recrutement et d'une manière générale le succès reproducteur. Danchin *et al.* (2005) ont exprimé que la théorie d'histoire de vie a pour but d'expliquer la variété des cycles de vie et des stratégies de reproduction observées en tant que réponses à certaines pressions de sélection.

Les traits d'histoire de vie sont des caractères morphologiques, phénologiques et physiologiques mesurables sur un individu du niveau cellulaire à l'organisme entier (Violle *et al.* 2007). Ils sont liés à la fitness, comme l'âge à la première reproduction, la grandeur de ponte, le sex-ratio, la fécondité et encore la longévité (Violle *et al.* 2007). En outre, d'autres paramètres qui ont une influence sur ces traits d'histoire de vie, comme la taille de

métabolisme, et par conséquent un impact sur la fitness et sont parfois considérés comme des traits d'histoire de vie.

Les traits d'histoires de vie de la reproduction ont reçu plus d'importance que les autres traits. Lack à observé en 1954 que la grandeur de ponte des oiseaux dépendait de la quantité de nourritures dont les adultes disposent pour nourrir leurs oisillons. C'est en 1966 que Williams a montré pour la première fois l'idée que l'effort de reproduction, qui est couteux pour l'individu, pouvait avoir des effets sur d'autres traits. D'autre études ont confirmé ensuite, que la reproduction courante pouvait avoir une influence sur la future reproduction (Tinbergen 1987, Jervis & Ferns 2004).

## **2. Evolution des histoires de vie**

Plusieurs travaux se sont concernés à la compréhension de l'évolution des traits d'histoires de vie qui est un thème important en écologie évolutive (Lack 1947a, Cole 1954, Williams 1957, Cody 1966, Williams 1966b, Mac Arthur & Wilson 1967, Roff 1992, Stearns 1992...). La théorie de l'évolution des histoires de vie est basée essentiellement sur un phénomène majeur qui est l'existence de contraintes. Pour tout individu, la fitness meilleure serait celle qui résulterait d'une augmentation de tous les traits d'histoire de vie dans l'habitat du développement. Néanmoins, l'optimisation de fitness liée à une évolution dans un trait est souvent contrebalancée par une réduction de fitness associée à un autre trait, c'est la notion d'un compromis évolutif ou "trade-off". Il existe plusieurs combinaisons de traits d'histoire de vie, dont au moins une sera supérieure aux autres dans un habitat particulier. C'est ce trait qui devrait être sélectionné.

Les mécanismes des "trade-offs" peuvent être de deux origines. Le premier est génétique: deux caractères sont dirigés par les mêmes gènes et l'expression d'un trait pourra altérer l'expression de l'autre (Roff & Fairbairn 2007). D'autres études montrent que les contraintes morphologiques peuvent être à l'origine des "trade-offs" (Calow 1979).

### 3. Energie et histoire de vie

La théorie d'histoire de vie expose l'allocation de l'énergie par les individus pour assurer la croissance, la survie ultérieure et la reproduction (Cody 1966, Williams 1966a, Schaffer 1983). La théorie d'histoire de vie implique que ces adaptations entre les traits se sont mises en place durant l'évolution par la sélection naturelle et qu'elles augmentent la valeur sélective de l'individu dans les conditions où il a évolué.

L'allocation des ressources dans la reproduction est déterminée par un compromis entre les bénéfices d'un événement reproducteur actuel et les coûts sur les reproductions futures. Cette hypothèse « coût de la reproduction » proposée par Williams (1966) a donné lieu par la suite à plusieurs travaux qui ont montrés d'autres coûts que celui sur la reproduction ultérieure, comme le coût sur la survie et le recrutement des individus (Stearns 1989). Plusieurs chercheurs en manipulant la production d'œufs des femelles de certaines espèces d'oiseaux, de reptiles et d'arthropodes, ont pu mettre en évidence ce compromis entre fécondité et longévité ( Bell & Koufopanou 1986, Nur 1988, Shine & Schwarzkopf 1992, Ellers *et al.* 2000, Creighton *et al.* 2009).

Durant la saison de reproduction, l'allocation des ressources est donc un compromis entre la survie des parents, le succès de la reproduction en cours et l'influence sur le futur succès reproducteur (Williams 1966, Stearns 1992). Ainsi par rapport à la fécondité, les pressions sélectives imposent à chaque individu une date et une taille de ponte optimales. Cela se traduit à l'échelle de l'espèce par un intervalle de ponte qui correspond à une période de l'année offrant les meilleures possibilités pour la survie de la couvée et une taille idéale de ponte (Ludvig *et al.* 1995, Schoech 1996, Korpimäki & Wiehn 1998, Meijer & Drent 1999). Un certain degré de plasticité phénotypique permet cependant aux individus de s'affranchir pour une part de ces contraintes, et de mieux ajuster la reproduction aux ressources (Blondel *et al.* 1999).

#### **4. Les oiseaux: un modèle adéquat pour l'étude des compromis**

Les oiseaux sont un modèle adéquat pour étudier les "trade-offs" entre les différents traits d'histoire de vie (Ricklefs & Wikelski 2002). En premier lieu, les études des ornithologues Lack et Moreau sont la base de la pensée actuelle sur la théorie des traits d'histoire de vie (Ricklefs & Wikelski 2002). En réalité, ces chercheurs sont les pionniers à avoir mis en évidence qu'il y avait des variétés dans les traits d'histoire de vie en s'intéressant à la grandeur de ponte en fonction de l'environnement. Lack a proposé, en 1947, d'interpréter la grandeur de ponte dans un contexte de sélection naturelle. Il a pensé que les réponses évolutives à la sélection naturelle augmentent la fitness des individus (Ricklefs 2000). On outre, les variations de traits d'histoire de vie chez les oiseaux dans différents habitats sont bien documentées (Ricklefs & Wikelski 2002) notamment leur mode de vie, leur reproduction et leur taille qui se sont prêtés à la manipulation expérimentale (Norris & Evans 2000, Cresswell 2008).

La majorité des travaux actuels sur la variation des traits d'histoire de vie chez les oiseaux se sont intéressés aux coûts de la reproduction (Witter & Cuthill 1993, Cresswell 2008). Les compromis les plus étudiés sont ceux entre la taille et l'âge à maturité sexuelle, entre la longévité et la reproduction.

Pour se reproduire, les individus atteignent la maturité sexuelle et doivent survivre entre deux saisons de reproduction (Lind & Cresswell 2006). Ainsi, les traits d'histoire de vie et les compromis qui existent entre eux qui assurent la survie en dehors de la saison de reproduction vont être intéressants pour la fitness (Rogers & Smith 1993). On outre, plusieurs facteurs comme la disponibilité de nourriture et la prédation vont obliger des limites à la variation des traits d'histoire de vie par des contraintes liées à ces facteurs (Ricklefs & Wikelski 2002). En effet, il apparaît que l'énergétique soit le principal facteur qui influe sur les traits d'histoire de vie chez les oiseaux (Lima & Dili 1990, McNab 1997, Zera & Harshman 2001). Donc, l'important compromis dans la théorie des traits d'histoire de vie est entre la recherche de nourriture et l'échappement de la prédation (Van der Veen & Sivars 2000, MacLeod *et al.* 2007).

Dans notre travail de thèse qui a été effectué durant trois années, (2010-2012), nous avons entrepris d'analyser l'écologie d'une population de Gobe-mouches de l'Atlas (*Ficedula speculigera*) à travers le suivi de l'évolution intra- et inter-saisonnière de leur traits d'histoire de vie en réponse à différentes contraintes de leur habitats.

Quatre chapitres interdépendants de ce mémoire exposent l'ensemble des travaux effectués.

- Le premier rassemble des données bibliographiques sur la description de la zone et le site d'étude (la subéraie d'altitude d'El Ghorra au sein du Parc National d'El Kala), le modèle biologique et les méthodes employées.

- Le second chapitre est réservé à l'étude de la phénologie de reproduction de la population de Gobe-mouches de l'Atlas de la subéraie d'El Ghorra.

- Le troisième chapitre expose des données sur l'investissement parental, la structure et la composition du régime alimentaire des poussins et les relations avec leur croissance.

- Le quatrième chapitre expose un inventaire de la charge parasitaire des nids et son effet sur le succès de reproduction, la croissance des poussins et l'investissement parental.

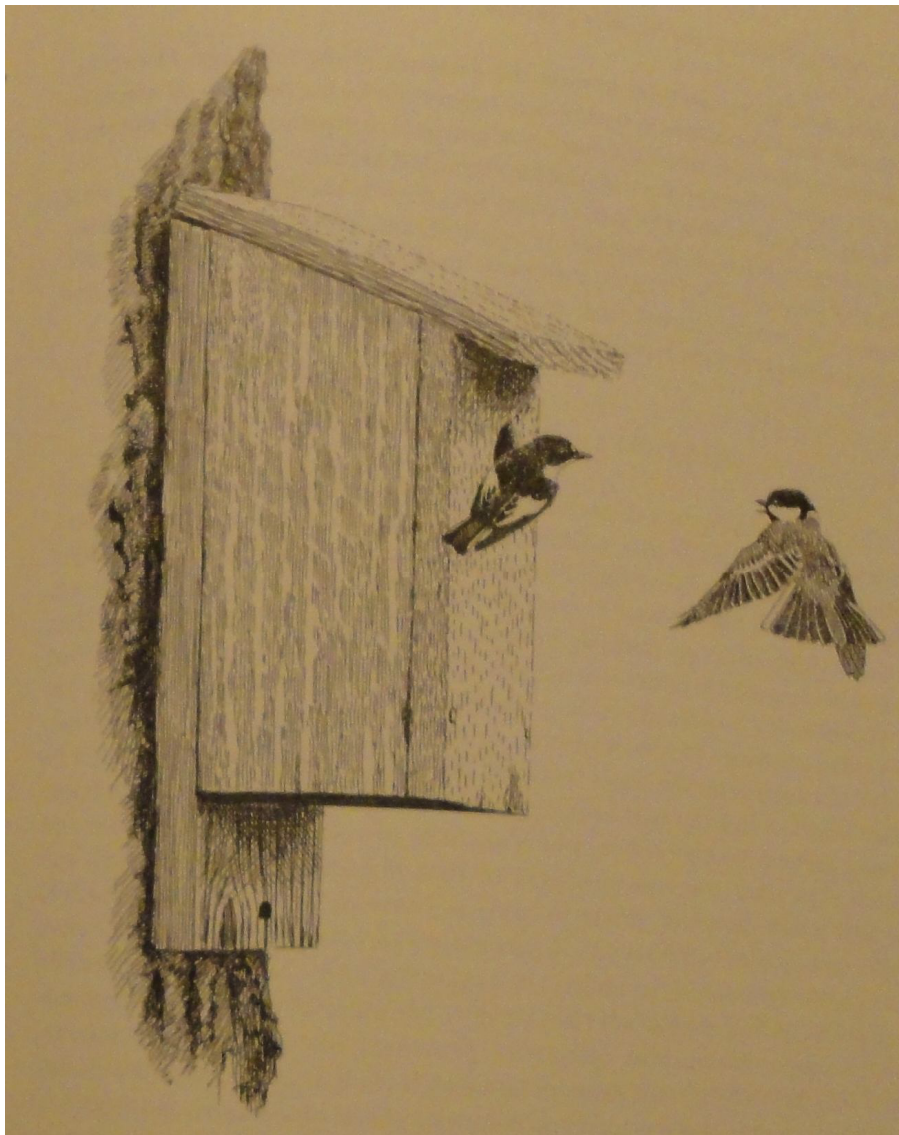
- Enfin, une conclusion générale clôt l'ensemble de la réflexion sur le sujet abordé

- La présentation des protocoles expérimentaux, des résultats et discussions sont détaillés au niveau de chaque chapitre.



# CHAPITRE 01

## MATERIEL ET METHODES



## CHAPITRE 01 : MATERIEL ET METHODES

### 1. Présentation de la zone d'étude

#### 1.1. Description générale et localisation

La présente étude a été réalisée dans le Tell oriental d'Algérie au niveau du Parc National d'El Kala (Fig. 01), une des régions les plus diversifiées du pays sur le plan des habitats et des milieux naturels. Le Parc National d'El Kala est situé à l'extrême Nord-Est Algérien, crée en 1983, il s'étend sur une superficie de 78 438 ha, subdivisé en trois principaux secteurs : le secteur de Brabtia, le secteur de Tonga et le secteur de Bougous (Oulmouhoub 2002). Il est limité au Nord par la mer Méditerranéenne, au Sud par les monts de la Medjerda, à l'Ouest par l'extrémité de la plaine alluviale d'Annaba et les collines de djebel Koursi et à l'Est par la frontière Algéro-tunisienne. Cette région a fait l'objet de nombreux travaux principalement ceux de De Blair (1990), de Benyacoub (1993), de Chabi (1998), de Benyacoub & Chabi (2000) qui ont procédé à des études à grande échelle. Nous nous basons sur ces travaux pour décrire succinctement la région.

#### 1.2. Relief

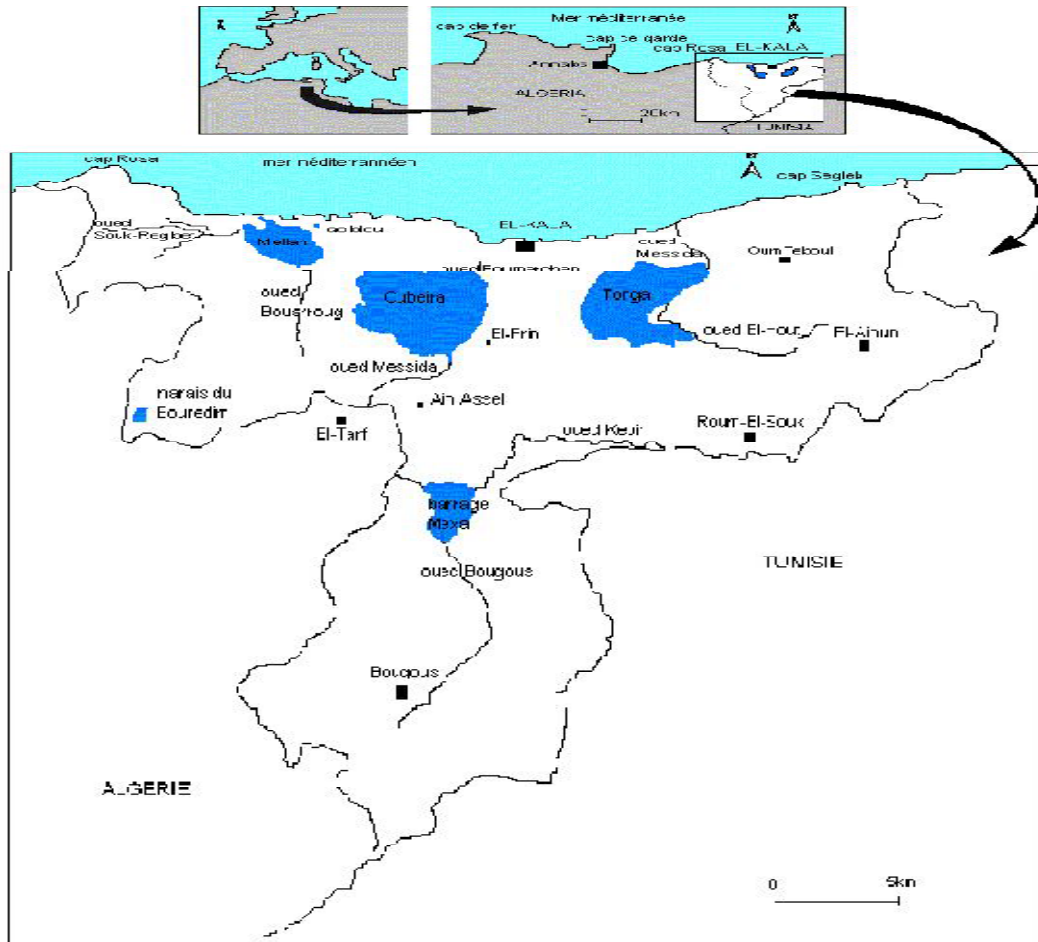
Selon De Belair (1990), le relief du Parc National d'El-Kala se compose d'une série de dépressions, dont le fond est occupé par des formations lacustres ou palustres, et de hautes collines aux formes variées : Dômes, escarpements, alignements de crêtes généralement couverts par une végétation dense.

D'une manière générale, nous distinguons de la zone littorale, vers les collines du Sud, trois grands ensembles géomorphologiques (De Belair 1990):

- Le cordon dunaire littoral qui s'étend sur une longueur de 40 km d'ouest-en-est et se prolonge vers le sud jusqu'au pied de Djebel Segleb. Il est formé essentiellement de sables du quaternaire.

- Les plaines sub-littorales qui représentent un relief plat ou ondulé avec des altitudes qui ne dépasse pas 600 m et qui sont caractérisées par une multitude de cuvettes et dépressions inter-collinaires occupées par des lacs et des étangs de toutes tailles.

- Les montagnes telliennes qui sont caractérisées par l'élévation d'une partie du versant nord de la chaîne de montagnes de la Medjerda qui atteint une altitude moyenne de 1100 m et dont le point culminant est le Djebel Ghorra avec 1202 m d'altitude.



*Figure 01. Carte de situation géographique du Parc National d'El Kala (Benyacoub et al. 1998)*

### **1.3. Hydrographie**

La région est caractérisée par un réseau hydrologique important formé de sources dont les plus importantes sont Bouredim, Bougles et Oum El-Bhaim (Brahmia 2002), de nappes et de lacs dont certains sont classés d'importance internationale par la convention de Ramsar (lac Mellah, Oubeïra et Tonga). Ces lacs constituent à eux seule une importante réserve hydrique. Le réseau hydrographique est constitué également de quelques oueds où on peut citer : l'Oued Bougous, l'Oued Mellila qui se jettent dans l'Oued El-Kebir dans la partie Sud-Est du parc. L'Oued Reguibet, Mellah, El Aroug, Bou Merchen, Bougous, Dey et Garâa dans la partie Ouest du Parc (Benyaconb et *al.* 1998).

### **1.4. Climatologie générale**

Les données climatiques proviennent de la station météorologique d'El Kala disponible sur le site <http://www.tutitempo.net/en/Climate/EL-KALA/603670.htm> (Tab. 01).

Le climat de la région d'El-Kala est de type méditerranéen avec une saison pluvieuse de l'automne jusqu'au printemps, et une longue saison sèche et chaude, pendant l'été (Emberger 1971). Cette variabilité est le résultat de la combinaison de plusieurs facteurs climatiques :

#### **1.4.1. La température**

Ce paramètre varie en fonction de l'altitude, de la distance à la mer et de la position topographique (Toubal 1986). D'une manière générale, la région est caractérisée par une température maximale pouvant atteindre 40° C. Les températures les plus basses sont naturellement enregistrées en altitude durant l'hiver au Djebel Ghorra, avec environ 5 à 6 mois de gelée blanche par an (Bousslama 2003). Cependant, dans les talwegs et les fonds de vallées, la température peut atteindre temporairement des valeurs négatives (Benyacoub, 1993). Au niveau de la mer, la température descend très rarement à 0°C ; les mois les plus froids sont janvier et février, alors que juillet et août sont les plus chauds.

#### **1.4.2. La pluviométrie**

La région d'El-Kala compte parmi les zones les plus arrosées d'Afrique du Nord (1300

mm/an). Elle est considérée comme étant suffisante pour l'entretien des formations forestières, lacustres et marécageuses existantes au sein du Parc (Oulmouhouh, 2002).

Selon Benyacoub (1993), cette pluviosité est conditionnée par deux phénomènes météorologiques:

- Les perturbations cycloniques d'origine atlantique de l'Ouest et du Nord-Ouest.
- Les dépressions qui prennent naissance en Méditerranée occidentale.

Les mois les plus pluvieux sont de décembre à mars alors que les mois les plus secs sont juillet et aout.

### **1.4.3. L'humidité de l'air**

L'hygrométrie est très élevée presque tout au long de l'année avec un maximum au mois de janvier (80 %) et un minimum au mois d'aout (68 %). L'évaporation intense des zones humides depuis les marais de la Mekhada jusqu'au lac Tonga, la proximité de la mer et l'existence d'une couverture forestière importante entretiennent une humidité élevée tout au long de l'année. L'humidité se transforme notamment, durant le printemps et le début de l'été, en brume. Cette nébulosité est certainement une véritable compensation pour les végétaux qui ne bénéficie presque d'aucune précipitation durant l'été (Benyacoub 1993).

### **1.4.4. Les vents**

Les vents jouent un très grand rôle dans la région. En hiver, la direction est généralement nord-ouest avec un caractère violent. Ces vents apportent des précipitations importantes venues de l'Atlantique. A partir du printemps et en été, leur direction devient nord-est et trouve son origine dans le gonflement de l'anticyclone des Açores (Benyacoub, 1993). En été, les vents qui soufflent du sud-est principalement, assèchent l'atmosphère et favorisent, avec les températures élevées les incendies de forêt (De Belair 1990).

**Tableau 01.** Variables climatiques de la région d'El Kala pendant la période d'étude.

T: température moyenne (°C). TM: moyenne des températures maximales (°C). Tm: moyenne des températures minimales (°C). H: l'humidité moyenne (%). PP: moyenne des précipitations mensuelles (mm). V: vitesse moyenne du vent (km/ h). Source: station météorologique d'El Kala.

Année	Mois	T	TM	Tm	H	PP	V
2010	avril	16,6	20,5	10,9	77,1	21,61	12
	mai	18,5	22,4	12,3	75,9	43,19	14,4
	juin	22,2	26,4	14,3	76,2	13,71	12,4
	juillet	25,2	29,1	17,2	76	0	10,3
2011	avril	17,1	21,2	10,6	78	24,39	14,2
	mai	19,1	23,1	13,1	77,3	30,99	14,6
	juin	22,8	27,1	15,5	76,9	25,15	14,6
	juillet	26,9	31,6	19,2	70,7	0	14,9
2012	avril	17,4	21,9	11,2	76,5	101,34	14,6
	mai	19,8	24	13,4	76,8	2,04	14,7
	juin	25,1	29,2	18,6	74,8	0	15
	juillet	27,3	30,6	22,2	74,8	2,03	15

### 1.5. Bioclimat et végétation

D'après le climagramme d'Emberger (1955) (Fig. 2), la région d'El-Kala se situe dans l'étage bioclimatique sub-humide, caractérisée par un hiver chaud à la limite de l'étage humide. Par ailleurs, la région est constituée d'une mosaïque d'étages bioclimatiques de végétation. Nous distinguons :

- **L'étage humide à hiver chaud** : il concerne les plaines alluviales, le cordon dunaire et les collines sub-littorales. Il se caractérise par l'aire de l'Oléolentisque à Caroubier à un niveau bas et à Myrte à une altitude plus élevée (Ozenda 1975, Toubal 1986). Il se caractérise également par le groupement de Chêne kermès sous forme de broussailles de 1 à 4 mètres de haut en situation côtière sur substrat dunaire (Toubal 1986).

- **L'étage humide à hiver chaud à tempéré** : il concerne les collines basses méridionales au-delà des plaines alluviales. C'est l'aire du Chêne-liège (*Quercus suber*) où l'espèce arborée dominante se distingue par deux groupements (Toubal 1986): le plus thermophile à basse altitude c'est le groupement *Quercus suber* à *Pistacia lentiscus* et le moins thermophile à haute altitude, le groupement à *Quercus suber* et *Cystisus triflorus* à une altitude de 500 - 600 mètres (Benyacoub 1993).

- **L'étage humide à hiver tempéré à froid** : cet étage se situe plus au sud. Il se manifeste à des altitudes supérieures à 800 - 900 mètres dans le Djebel Ghorra. Il représente l'aire du Chêne zéen (*Quercus faginea mirbeckii*). C'est une essence caducifoliée exigeante en humidité et se développe lorsque la pluviométrie est supérieure à 900 mm / an. Elle est associée à *Cytisus triflorus*, qui domine, *Crataegus monogyna*, *Rubus hulmifolius*.

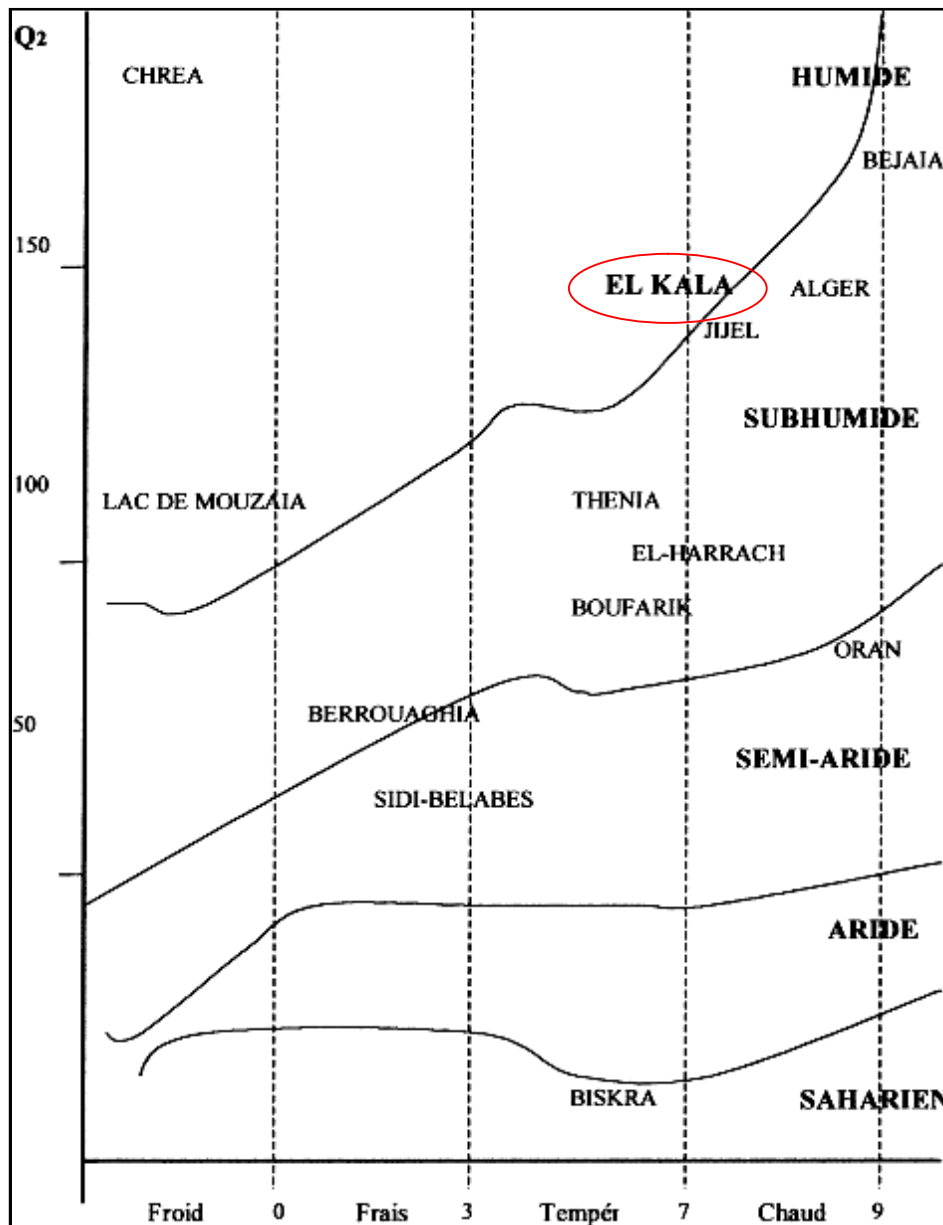


Figure 02. Climagramme d'Emberger (1955).

## **1.6. Richesse floristique et faunistique**

Le Parc National d'El-Kala (PNEK), abrite près du tiers de la flore algérienne avec environ 850 espèces, celle-ci compte 550 spermaphytes et 300 cryptophytes (De Belair 1990). Par ailleurs, il abrite une richesse faunistique remarquable (Joleaud 1936), la faune compte environ 36 espèces de mammifères, dont sept sont rares (Haltenort & Diler 1980), 17 espèces de reptiles (Rouag 1999), et plusieurs centaines d'espèces d'insectes dont 40 espèces d'Odonates (Bouguessa 1993), 50 espèces de Syrphidés (Djellab 1993), 45 espèces de Carabidés (Ouchtati 1993), et plus de 31 espèces de Lépidoptères (Bey Lagoun 1998). L'avifaune de la région est représentée par 214 espèces dont 55 hivernantes et 136 nicheuses (Benyacoub et *al* 1998). Parmi ces espèces, 69 sont protégées et la plupart sont migratrices.



## 2. Site d'étude

L'étude a été réalisée dans la subéraie d'altitude sans sous-bois du Djebel El-Ghorra (36° 32' N / 8° 20' E, altitude 600 – 800 m ; voir l'annexe); 50 km au sud de la ville d'El Kala. Inclus dans le périmètre du Parc National d'El kala, le site d'étude est caractérisé par la présence d'un peuplement naturel de Chêne liège de près de 700 ha. La physionomie des arbres (fût relativement droit), leur densité, leur répartition spatiale homogène et la contiguïté de leur aire avec celle du Chêne zéen *Quercus faginea*, située à une altitude supérieure, suggèrent que l'essence a atteint ici son plein épanouissement (Benyacoub 1993). Les arbres ont une hauteur moyenne de 11,6 m et un recouvrement au sol de 60 % en moyenne. L'absence presque totale du sous-bois semble due à l'action combinée du défrichage et du pacage du bétail. Ce dernier élimine toute reprise du sous-bois, et risque à terme d'empêcher toute régénération de la strate arborée. La strate herbacée est moyennement développée. Elle est représentée par des espèces opportunistes telles que *Asphodelus microcarpus* et *Urgina maritima*, de quelques graminées et composés. La hauteur moyenne est de 0,17 m avec un recouvrement moyen de 10 %.

### 3. Modèle biologique: les Gobe-mouches noirs-et-blancs

Le Gobe-mouches de l'Atlas (*Ficedula speculigera*) fait partie d'un complexe d'espèces, qui comprend également le Gobe-mouches noir (*Ficedula hypoleuca*), le Gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*) et le Gobe-mouches à demi-collier (*Ficedula semitorquata* ; Sætre *et al.* 2001 a, Sætre *et al.* 2001 b). Les femelles de ces espèces ont un plumage brun. Par ailleurs, les mâles sont généralement noirs et blancs et le complexe d'espèces peut être dénommé Gobe-mouches noirs-et-blancs.

Le genre *Ficedula* (de la famille *Muscicapidae*) comprend 31 espèces de passereaux. Selon une étude phylogénétique réalisée par Outlaw & Voelker (2006), les proches des Gobe-mouches noirs-et-blancs sont les Gobe-mouches nain (*Ficedula parva*) et les Gobe-mouches de la taïga (*Ficedula albicilla*). Le genre *Ficedula* est principalement distribué dans tout le Sud-est asiatique, tandis que les Gobe-mouches noirs-et-blancs présentent une distribution à l'Ouest (Sætre *et al.* 2001 b, Outlaw & Voelker 2006).

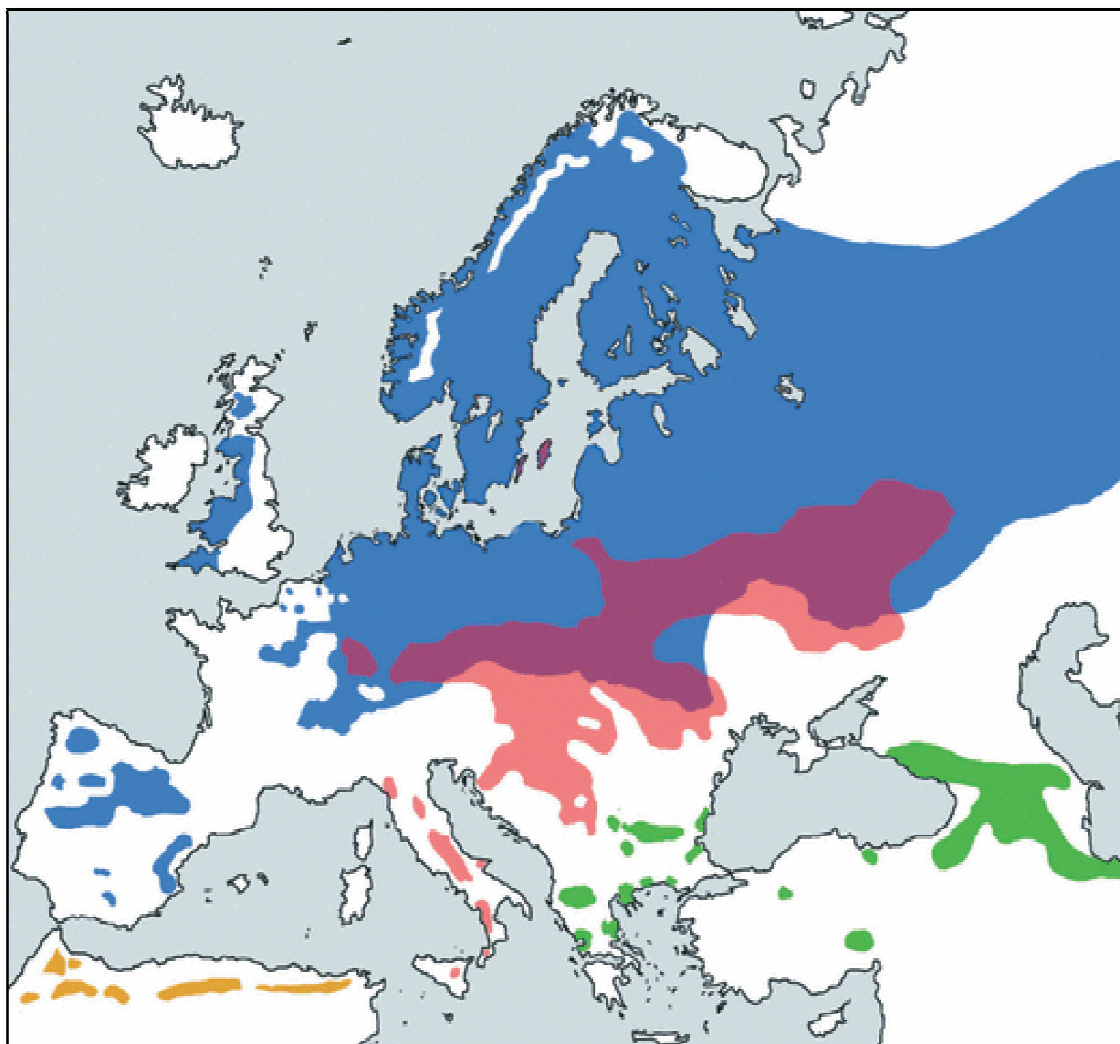
Les relations taxonomiques et l'histoire évolutive des Gobe-mouches noirs-et-blancs ont été beaucoup débattues à l'époque pré-moléculaire (Lundberg & Alatalo 1992). Le complexe d'espèces a été précédemment constitué que de deux espèces, le Gobe-mouches noir (*F. hypoleuca*) et le Gobe-mouches à collier (*F. albicollis*). Cependant, des comparaisons de séquences de gènes mitochondriaux de différentes populations de Gobe-mouches ont montré qu'il existe quatre groupes très divergents. Ces études ont montré des différences génétiques entre les quatre espèces (*hypoleuca*, *speculigera*, *albicollis* et *semitorquata*) de l'ordre de 3 à 4 % (Sætre *et al.* 2001 a, Sætre *et al.* 2001 b). En conséquence, Sætre *et al.* (2001 a), Sætre *et al.* (2001 b) ont soutenu que le Gobe-mouches à demi-collier (*F. semitorquata*), précédemment supposé être une sous-espèce de Gobe-mouches à collier et le Gobe-mouches de l'Atlas (*F. speculigera*), précédemment supposé être une sous-espèce de Gobe-mouches noir, devrait également être considérées comme des espèces distinctes.

Il a été soutenu que ces espèces sont venues d'une population ancestrale qui s'est isolée dans différentes zones de refuge autour de la Méditerranée, il y a environ 2 millions d'années, au début des glaciations du Pléistocène. Actuellement, le Gobe-mouches de l'Atlas se reproduit en Afrique du Nord et le Gobe-mouches à Demi-collier en Europe du Sud, en Asie mineure (Anatolie) ou Asie du Sud-ouest, le Caucase et le nord de l'Iran. Ces deux espèces sont strictement allopatriques. Les deux autres espèces, le Gobe-mouches noir et le

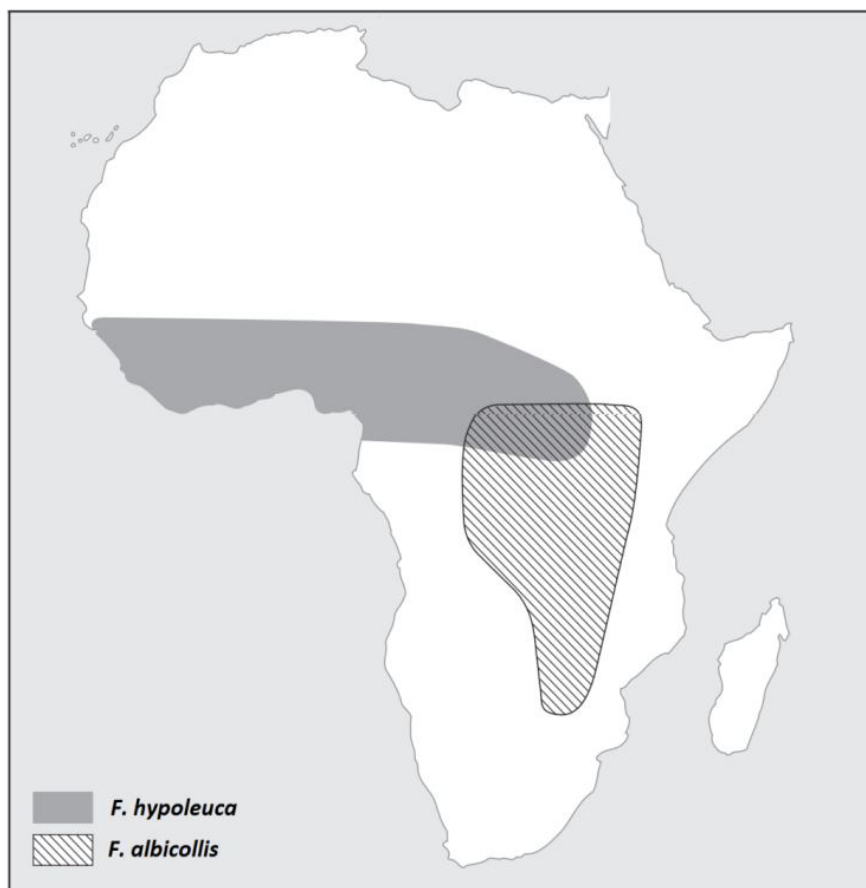
Gobe-mouches à collier, sont largement distribuées dans toute l'Europe et leurs aires de reproduction se chevauchent en Europe centrale et Europe de l'Est ainsi que sur les îles de la Baltique de Gotland et d'Öland de la côte Est de la Suède (Fig. 03).

Les Gobe-mouches noirs-et-blancs du genre *Ficedula* ont tous un dimorphisme sexuel et les quatre espèces partagent de nombreuses caractéristiques phénotypiques et comportementales. Ils sont des migrateurs de longue distance avec des aires de reproduction en Eurasie, et en Afrique du Nord-ouest (Fig. 03) et d'hivernage en Afrique tropicale (Lundberg & Alatalo 1992) (Fig. 04). Dans les zones où les Gobe-mouches noirs et à collier vivent en sympatrie (Europe centrale et orientale et les îles baltiques) l'hybridation se produit.

Les Gobe-mouches noirs-et-blancs nichent généralement dans des forêts de conifères et dans les vieilles forêts caducifoliées qui fournissent des cavités de nidification (Lundberg & Alatalo 1992). Ces oiseaux n'aiment pas les sous-bois touffus et préfèrent les sols dégagés et herbeux sous les arbres, ce qui facilite la chasse des insectes (Lundberg & Alatalo 1992). Ces espèces sont faciles à étudier, car ils préfèrent les nichoirs que les trous de nidification naturels (Lundberg & Alatalo 1992), et sont assez docile et facile à manipuler pour des prélèvements de sang et des mesures morphométriques. Par conséquent, les Gobe-mouches noirs et à collier ont été l'objet de plusieurs études comportementales, écologiques et dans les dernières années, génétiques et évolutives. Cependant, les deux autres espèces sont peu étudiées (Sætre & Sæther 2010).



**Figure 03.** Aire de reproduction des quatre espèces de Gobe-mouches noirs-et-blancs du genre *Ficedula* : le Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula speculigera* (jaune), Gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca* (bleu), Gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis* (rouge), et le Gobe-mouches à demi-collier *Ficedula semitorquata* (vert). Les zones de chevauchement de répartition entre le Gobe-mouches noir et à collier sont indiquées en violet. La carte est établie par Sætre & Sæther (2010) basée sur Cramp & Perrins (1993).



**Figure 04.** Aire d'hivernage en Afrique sub-saharienne de Gobe-mouches noir (*Ficedula hypoleuca*) et Gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*). L'aire d'hivernage de Gobe-mouches de l'Atlas et de Gobe-mouches à demi-collier est peu connue (Veen et al. 2007).

### 3.1. Le Gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca*

Le Gobe-mouches noir est l'une des espèces d'oiseaux les plus étudiées en Europe (voir par exemple, Lundberg & Alatalo 1992). 571 documents ont été trouvés en recherchant «*Ficedula hypoleuca*» dans la base de données *ISI Web of Knowledge*. Leur aire de reproduction s'étend sur l'ensemble de l'Europe (Fig. 03). Les pays qui abritent les populations nicheuses les plus importantes sont les Pays Scandinaves, la Russie, les Pays Baltes et l'Allemagne. Des populations plus clairsemées occupent les pays d'Europe de l'Ouest, en particulier l'Espagne, la France et la Grande-Bretagne. Deux sous-espèces seulement sont reconnues actuellement pour le Gobe-mouches noir. C'est la sous-espèce nominale *F. h. hypoleuca* qui niche dans les pays d'Europe de l'Ouest et *F. h. tomensis* qui occupe les territoires les plus orientaux: Oural, Sibérie (Sætre & Sæther 2010). Les populations européennes hivernent en Afrique de l'Ouest au sud du Sahara (Côte d'Ivoire, Ghana, etc..) (Fig. 03), dans des milieux du type savane boisée et forêts galeries. La couleur du plumage des mâles varie du brun ou gris-brun au noir. Dans les zones où l'espèce est en sympatrie avec le Gobe-mouches à collier, les mâles de couleur gris-brun sont les plus fréquents (Roskaft & Jarvi 1992, Sætre *et al.* 1993, Sætre *et al.* 1997). La tache frontale blanche est petite, mais varie dans la forme et la taille (Lundberg & Alatalo 1992). Les femelles sont brunes grisâtres et semblables aux mâles bruns grisâtres extrêmes. La population européenne est estimée à environ 12 à 20 millions de couples, dont 9 à 13 millions de couples en Russie, et 3 à 7 millions pour le reste de l'Europe (Bird Life International 2011). L'espèce est considérée comme relativement stable dans la plupart des pays, tant en ce qui concerne la distribution que l'abondance. Il n'est cependant pas exclu, quoique cela reste peu documenté, que la répartition actuelle de l'espèce dans les pays d'Europe de l'Ouest soit une situation relictuelle par rapport à une aire historique beaucoup plus vaste (Tomialojc 2000).

La période de nidification est courte, n'autorisant qu'une seule ponte. Il peut toutefois y avoir une ponte de remplacement en cas de prédation ou d'échec. Quatre à sept œufs de couleur bleue sont déposés dans le nid au début du mois de mai. La taille moyenne de la ponte est d'environ six œufs (Lundberg & Alatalo 1992), mais elle peut varier entre différentes localités, même proches, reflétant la qualité du milieu (Thingstad 1992). L'incubation est assurée par la femelle pendant 13 à 14 jours. Dès l'éclosion, le mâle aide la femelle à nourrir les jeunes pendant la période d'élevage qui dure environ deux semaines (12 à 17 jours). Le rythme de nourrissage est d'environ 20 apports par heure en fin de période d'élevage

(Lundberg & Alatalo 1992). Après l'envol, les oisillons restent sous la dépendance des parents pendant une courte période. Des études en nichoirs ont mis en évidence des cas plus ou moins fréquents de polygamie. La densité des couples nicheurs peut atteindre 30 couples aux dix hectares dans les milieux les plus favorables (Virolainen 1984). La longévité maximale observée est d'environ dix ans (Lundberg & Alatalo 1992). La maturité sexuelle est acquise dès la première année, toutefois, environ 50 % des oiseaux ne se reproduisent qu'à l'âge de deux, voire trois ans (Lundberg & Alatalo 1992).

### **3.2. Le Gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis***

Le Gobe-mouches à collier, comme le Gobe-mouches noir, est une espèce d'oiseau bien étudiée. 131 documents correspondaient à la recherche sur "*Ficedula albicollis*" dans la base de données *ISI Web of Knowledge*.

Le Gobe-mouches à collier présente un plumage gris-noir à noir similaire au Gobe-mouches noir, mais le mâle s'en distingue facilement par son large collier blanc et une grande tache blanche. En outre, la voix est différente, nettement plus aiguë (cris et chants). En automne, la distinction des deux espèces s'avère, par contre, beaucoup plus délicate (Duquet 1999). Les mâles vivant en Italie sont plus variables dans leurs caractéristiques de plumage que ceux qui vivent en sympatrie avec les Gobe-mouches noirs.

### **3.3. Le Gobe-mouches à demi-collier *Ficedula semitorquata***

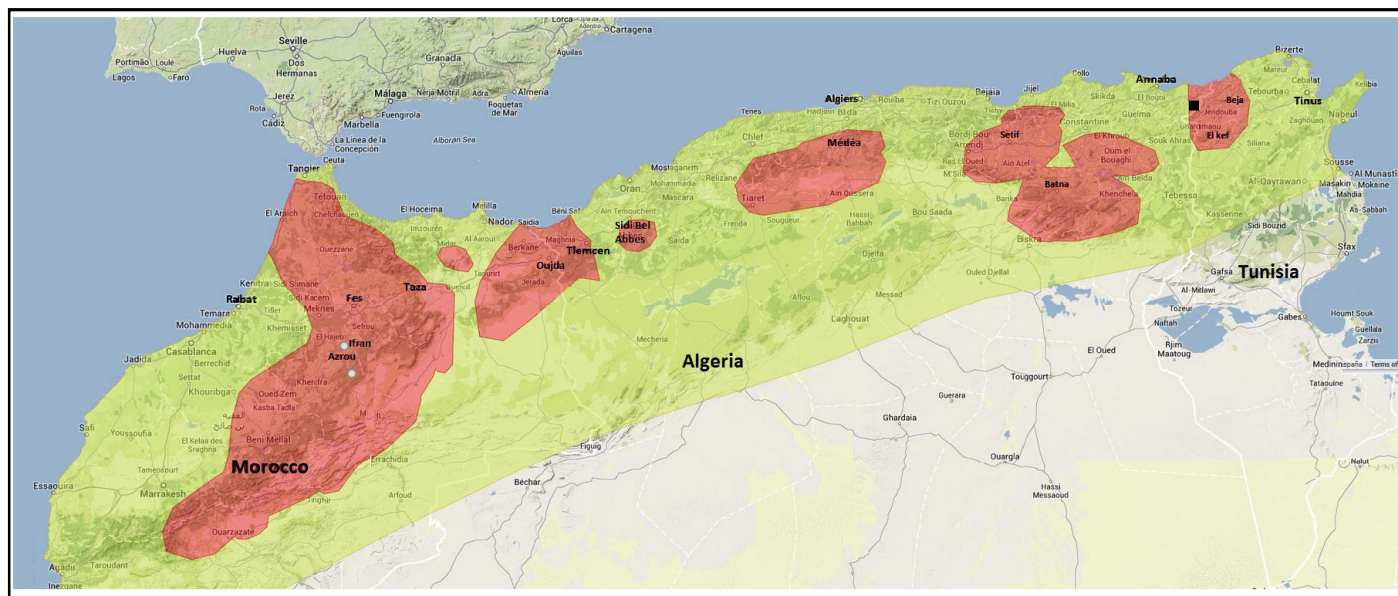
C'est une espèce peu étudiée avec un seul document trouvé en effectuant la recherche ISI: Roskaft & Jarvi (1992). Cette étude, les rapports de terrain antérieurs, et les descriptions dans les guides de terrain ornithologiques mélangent souvent cette espèce avec d'autres espèces *Ficedula* (en particulier le Gobe-mouches à collier) en raison de la phylogénie basée sur la couleur du plumage et la morphologie. Le phénotype de cette espèce est intermédiaire entre le Gobe-mouches noir et à collier, par exemple, une tache blanche moyenne et un collier partiel.

### 3.4. Le Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula speculigera*

Cette espèce est également très peu étudiée avec un seul document trouvé en effectuant la recherche ISI: Boudeffa *et al.* (2014). L'espèce a été précédemment décrite comme une sous-espèce de Gobe-mouches noir *F. hypoleuca*, mais elle a été récemment reconnue comme une espèce distincte (Sætre *et al.* 2001 a, Sætre *et al.* 2001 b). Le Gobe-mouches de l'Atlas se voit attribuer un statut spécifique sur la base de différences de plumage, de vocalisations et d'une forte différenciation génétique par rapport au Gobe-mouches noir. Les séquences ADN publiées par Saetre *et al.* (2001 a) Suggèrent que les Gobe-mouches noir et à collier forment un groupe monophylétique, et que *speculigera* est leur groupe frère. Ainsi, *hypoleuca* est plus distant de *speculigera* que d'*albicollis*. En comparant *speculigera* avec toutes les autres formes de *hypoleuca*, on note que le mâle a une grande tâche frontale blanche, une queue totalement noire (Copete *et al.* 2010) et beaucoup de blanc aux ailes (Etherington & Small, 2003). Les mâles de cette espèce ressemblent aux gobe-mouches à collier allopatrique d'Italie, mais n'ont généralement pas le collier du cou caractéristique de cette dernière espèce (Saetre *et al.* 2001 a).

Le Gobe-mouches de l'Atlas est un migrateur endémique, nicheur, des montagnes du Maghreb (de l'Atlas marocain à l'ouest jusqu'aux montagnes de Kroumirie en Tunisie à l'est, entre 33° et 36° N; Heim de Balsac & Mayaud 1962 ; Fig. 05). Il se reproduit dans les montagnes de l'Atlas à 1200 – 1800 m dans les forêts de cèdres *Cedrus*, chênes *Quercus suber* et *Q. Ilex*, et le pin d'Alep *Pinus halepensis* (Snow 1952). Cependant, les limites de sa distribution ne sont pas encore bien tracées. En Algérie, certaines populations ont été localisées dans les cédraies des montagnes de Kabylie (Isenmann & Moali 1987) et dans les chênaies *Quercus suber* au nord-est du pays (Benyacoub & Chabi 2000). Au Maroc, l'espèce est inféodée aux zones montagneuses du Rif et de l'Atlas entre 1000 – 2250 m (Thévenot *et al.* 2003). L'état des populations de Gobe-mouches de l'Atlas n'est pas connu en détail, mais peut être en déclin. L'espèce vit dans une zone géographique limitée, constituée principalement de petites parcelles de forêts fragmentées. Une augmentation significative de la dégradation de chênaies et de cédraie attribuée à une augmentation du pâturage (Ciani *et al.* 2005) et des incendies (Benyacoub & Chabi 2000) a été notée. Cette dégradation représenterait une perte d'habitat et une menace potentielle pour le Gobe-mouches de l'Atlas.





**Figure 05.** Aire de reproduction de Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula speculigera* (taches rouges). La carte est reconstituée sur la base des données de BirdLife International and Nature Serve (2011). Le carré noir est notre zone d'étude.

#### **4. Méthodologies générales**

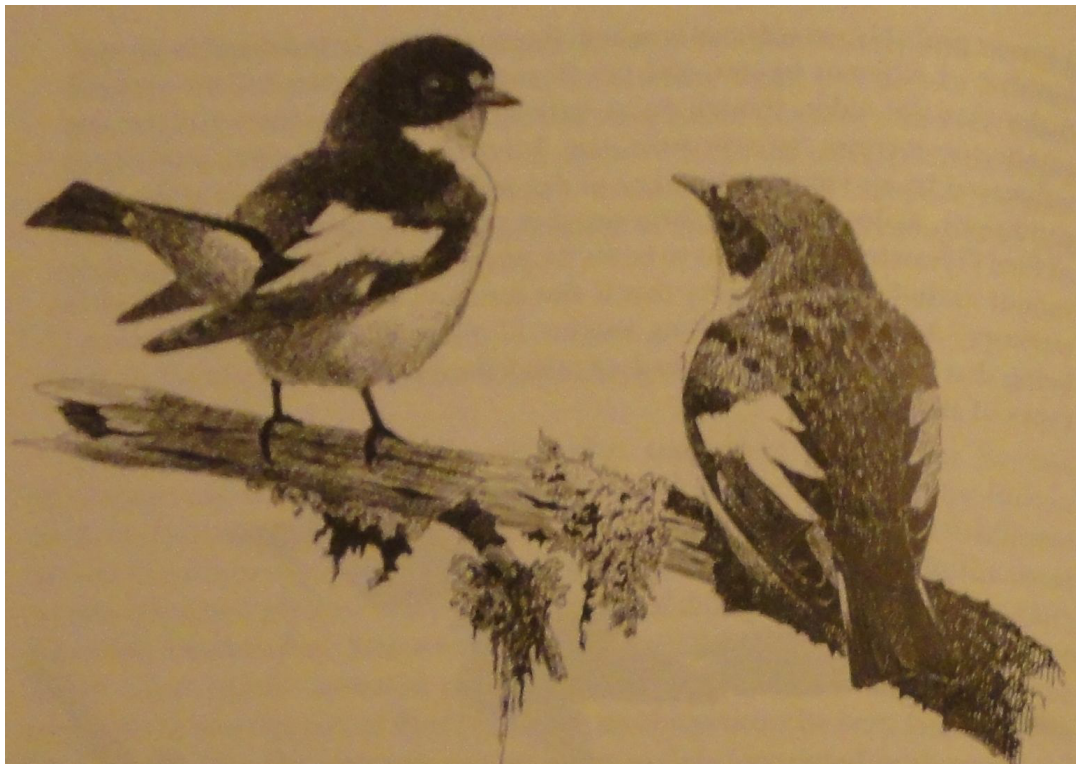
L'étude a été réalisée durant 3 années successives (2010 – 2012) sur la population de Gobe-mouches du Djebel El-Ghorra. Nous avons installé 182 nichoirs durant toute la période d'étude (57 nichoirs en 2010, 67 en 2011 et 58 en 2012 ; La surface du fond du nichoir est de 12,5×11,7 cm). Les nichoirs sont fabriqués à l'aide de planche de 2 cm d'épaisseur, ce qui assure une température ambiante proche de celle des cavités dans les troncs d'arbre. Ces nichoirs ont un trou d'envol de 32 mm permettant l'accès au Gobe-mouches de l'Atlas. Ils ont été installés au cours de la troisième semaine d'avril, juste avant l'arrivée des Gobe-mouches et cela pour éviter leur occupation par des espèces concurrentes (essentiellement, les Mésanges bleues et charbonnières). La surface des sites couverts par les nichoirs est de 6.5 hectares en 2010, 7,5 ha en 2011 et 6,8 ha en 2012. Les nichoirs ont été accrochés sur les troncs des arbres à environ 4 m au-dessus du sol avec une distance approximative de 30 à 35 m les uns des autres. Ils ont été visités régulièrement afin de noter les différents paramètres étudiés. Les détails des protocoles expérimentaux sont décrits au niveau de chaque chapitre.

##### **4. 1. Analyses statistiques des données**

Pour les différents paramètres étudiés, nous avons calculé les moyennes, les écarts types et les valeurs extrêmes. Nous avons utilisé également la régression linéaire, multiple et logistique ainsi que la corrélation de Pearson pour analyser les liens entre les différents paramètres. Nous avons procédé à l'analyse de la variance (ANOVA à un facteur) pour étudier la variation interannuelle des différents paramètres durant toute la période d'étude. Les tests ont été considérés comme significatifs lorsque  $P \leq 0,05$ . Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sous STATISTICA 10 (StatSoft, Inc. 2011) et Excel 2007.

## CHAPITRE 02

# BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE GOBE-MOUCHES DE L'ATLAS DANS LE NORD-EST ALGERIEN



**Boudeffa, K., Brahmia, Z., & Benyacoub, S. (2014).** Breeding ecology of the Atlas Pied Flycatcher *Ficedula speculigera* in an old oak *Quercus suber* forest in northeastern Algeria, *Bird Study*, 61: 1, 73-81.

## 1. INTRODUCTION

D'après Lack (1954), il a été largement admis que les femelles doivent commencer à pondre à un moment approprié pour faire correspondre l'élevage des poussins avec le maximum de disponibilité alimentaire dans le milieu. Par ailleurs, la période optimale de l'abondance de nourriture pour les oiseaux insectivores est plutôt courte en raison de sa dépendance de la période de développement de feuilles fraîches (Lack 1954, Perrins 1970). Les feuilles plus âgées deviennent de moins en moins acceptables pour les insectes herbivores à cause de mécanismes de défense des plantes (Lack 1966, Perrins 1970). En conséquence, de nombreuses espèces ajustent leur grandeur de ponte avec leur période de ponte durant la saison de reproduction (Lack 1954, 1966, Perrins 1970).

Le déclin des performances de reproduction avec l'avancement de la saison a été bien documenté chez les oiseaux (Klomp 1970, Perrins 1970, Daan *et al.* 1989, Verhulst *et al.* 1995, Winkel & Hudde 1997, Mitrus 2003, Goodenough *et al.* 2009). Les couples précoces réalisent habituellement des grandes nichées et ont un succès reproducteur plus élevé que les couples tardifs (voir par exemple, Daan *et al.* 1989). Les deux grandes raisons qui expliquent le déclin saisonnier de la taille des couvées et le succès de reproduction sont (1) les variations saisonnières de l'environnement qui affectent tous les oiseaux et (2) les différences dans la qualité parentale et/ou territoriale entre les couples précoces et tardifs (Verhulst & Tinbergen 1991, Brinkhof *et al.* 1993, Norris 1993, Wiggins *et al.* 1994, Verhulst *et al.* 1995, Moreno *et al.* 1997, Siikamäki 1998).

La grandeur de ponte diminue généralement avec l'avancement de la saison de reproduction (Lack 1954, Berndt & Winkel 1967, von Haartman 1967, Perrin's 1970, Käländer 1975, Järvinen & Lindén 1980, Lundberg *et al.* 1981, Virolainen 1984, Lundberg & Alatalo 1992, Verhulst *et al.* 1995, Blums *et al.* 1997). Crick *et al.* (1993) ont supposé que la baisse saisonnière de la grandeur de ponte peut être liée à des espèces et/ou populations spécifiques qui ont tendance à migrer et à effectuer une seule ponte. Les espèces qui ont une seule ponte et, en particulier, les migrateurs à longue distance devraient montrer une tendance claire à la baisse saisonnière de la grandeur de ponte (Crick *et al.* 1993).

Le succès de reproduction des oiseaux migrateurs, comme le Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula Speculigera*, dépend évidemment de nombreux facteurs qui opèrent au cours

de la migration vers les quartiers de reproduction, ainsi que des facteurs qui influent sur les oiseaux après l'arrivée aux habitats de nidification (Goodenough *et al.* 2009). Lack (1954, 1966), Perrins (1970) et Crick *et al.* (1993) ont suggéré que la meilleure période pour la reproduction et l'élevage des jeunes est au début de la saison de reproduction, de sorte que les espèces migratrices devraient commencer à pondre le plus tôt possible. Cependant, cela peut dépendre de la date d'arrivée, qui elle-même dépend de la condition physique des parents et des conditions écologiques prévalant durant la migration (Both & Visser 2001, Coppack & Both 2002, Ahola *et al.* 2004, Both *et al.* 2004).

Les conditions météorologiques au cours de la période qui précède la ponte peuvent modifier la date de ponte, en particulier dans les régions qui se caractérisent par des conditions météorologiques défavorables (Järvinen & Väisänen 1984, Veistola *et al.* 1997, Mitrus 2003). Les performances de reproduction chez le Gobe-mouches noir sont souvent affectées par les conditions météorologiques à l'échelle locale (Sanz 1995, Laaksonen *et al.* 2006, Goodenough *et al.* 2009) et à l'échelle de la zone géographique de l'espèce (Sanz 2003, Ahola *et al.* 2004, Both *et al.* 2004, Hüppop & Winkel 2006 Ahola *et al.* 2007). Both *et al.* (2004), Dolenc *et al.* (2009) ont suggéré que le réchauffement climatique provoque une instabilité de reproduction pour les oiseaux migrateurs.

Les Gobe-mouches qui se reproduisent dans les forêts caducifoliées et dans les forêts de conifères (sempervirentes) présentent des différences dans les paramètres de reproduction telle que la date de ponte, la grandeur de ponte et le succès de reproduction (Berndt & Winkel 1967, Källander 1975, Lundberg *et al.* 1981, Alatalo *et al.* 1985, Källander *et al.* 1987, Järvinen 1989, Lundberg & Alatalo 1992, Sanz 1995). La composition du régime alimentaire des Gobe-mouches diffère avec les sites de reproduction (Lundberg & Alatalo 1992, Cramp & Perrins 1993, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). L'abondance des insectes et la taille moyenne des items alimentaires sont généralement plus importantes dans les forêts caducifoliées que dans les forêts de conifères (Palmgren 1932, Kuusisto 1941, Lundberg *et al.* 1981, Temrin 1984). Cela peut expliquer les différences de la date de ponte, la taille des couvées et le succès reproductif entre les deux types d'habitats.

Les informations disponibles sur l'écologie de Gobe-mouches de l'Atlas sont très rares, dispersées et ne présente qu'une image générale (Heim de Balsac & Mayaud 1962, Isenmann & Moali 1987, Lundberg & Alatalo 1992). Beaucoup de traits d'histoire de vie importants, comme le succès à l'éclosion et à l'envol, n'ont pas été étudiés et/ou publiés

précédemment. Pour décrire la biologie de cette espèce endémique à l'Afrique du Nord, d'autres données sont également nécessaires.

Dans ce chapitre, nous présentons la phénologie de la reproduction de Gobe-mouches de l'Atlas. Dans ce contexte, nous nous attacherons à : 1) caractériser la période de la ponte et ses conséquences pour d'autres traits d'histoire de vie; 2) déterminer la densité de la population, la taille des couvées, la morphométrie des œufs, le succès à l'éclosion et à l'envol; 3) examiner les corrélations entre le succès de reproduction et les différents traits d'histoire de vie et 4) inspecter les variations interannuelles de la période et des performances de reproduction.

## **2. MATERIEL ET METHODES**

### **2.1. Dates d'arrivées et densité de la population**

L'étude a été menée durant les trois saisons de reproduction (2010 – 2012). Des visites fréquentes sur les sites de reproduction ont été réalisées durant le mois d'avril afin de déterminer avec précision la date d'arrivée de la population. Les dates d'arrivées ont été déterminées à partir des observations directes. Nous avons enregistré le nombre d'individus mâles entendus ou vus dans la région. Les dates d'arrivées des femelles sont déterminées lorsque les matériaux de construction des nids ont été observés dans les nichoirs (Lundberg & Alatalo 1992).

Nous avons vérifié les nichoirs tous les trois à cinq jours, de la fin avril jusqu'à la mi-juillet pour déterminer le début de la construction des nids. La densité de la population est exprimée comme le nombre de nichoirs occupés par le Gobe-mouches de l'Atlas par hectare.

### **2.2. Fidélité au site, au partenaire et polygamie**

L'étude de la fidélité au site et la polygamie a été réalisée durant les deux saisons de reproduction (2011 – 2012). La fidélité au site a été estimée par le taux de retour interannuel d'individus bagués, au nid ; (soit adultes ou poussins), avec des combinaisons de bagues colorées. Cette méthode a, cependant, des limites, car les individus marqués qui n'ont pas été ré-observés dans le site peuvent être soit morts, soit nicher ailleurs, soit présents mais non détectés.

La polygamie est un phénomène dans lequel l'un des deux sexes se reproduit avec plusieurs individus du sexe opposé. On observe deux formes de polygamie, la première est la polygynie : un mâle qui s'accouple avec plusieurs femelles. Le cas inverse, la polyandrie: désigne une femelle qui s'accouple avec plusieurs mâles. La polygynie est beaucoup plus fréquente que la polyandrie.

### **2.3. Caractéristiques et mensurations des nids**

Pour chaque nichoir, nous avons noté les stades et la durée de construction du nid. Juste après la construction, nous avons mesuré la hauteur, le diamètre et la profondeur de la coupe de chaque nid à l'aide d'une réglette graduée. La période de construction du nid a été

déterminée comme le temps qui s'est écoulé depuis le jour où la femelle a commencé la construction du nid et le jour où elle a posé son premier œuf (Lundberg & Alatalo 1992). Les différents matériaux de construction des nids et leurs proportions ont été déterminés en récupérant les nids après l'envol. Ces éléments devraient nous permettre de mesurer les différences d'investissement dans la qualité de construction du nid en rapport avec les traits d'histoire de vie.

#### 2.4. Paramètres démographiques

Les nichoirs occupés ont été visités quotidiennement ou tous les deux jours dès le début de la construction des nids jusqu'à l'envol des poussins afin de déterminer avec précision les paramètres de reproduction. Pour chaque nid, nous avons noté et calculé les paramètres suivants:

- **La date de ponte** qui représente la date à laquelle le premier œuf est pondu; Pour toutes les dates le premier mai correspond par convention au jour 1;
- **La période de ponte** qui correspond à la durée entre la ponte du premier œuf du couple le plus précoce et la ponte du dernier œuf du couple le plus tardif;
- **La grandeur de ponte** qui représente le nombre d'œufs qu'une femelle peut pondre;
- **La durée d'incubation (jours)** qui représente le nombre de jours qu'une femelle passe à couvrir les œufs;
- **Nombre d'œufs éclos** qui représente le nombre des poussins ou la taille de la couvée à l'éclosion;
- **La durée de séjour au nid (jours)** qui correspond à la période qui sépare la date d'éclosion du premier œuf et la date d'envol du dernier oisillon;
- **La mortalité des oisillons** qui représente le nombre des poussins qui sont morts au nid;
- **Nombre de poussins envolés** qui représente le nombre de poussins envolés au minimum 14 jours après l'éclosion.

Ces données vont nous permettre de calculer :

- **Le succès d'éclosion** qui représente le nombre d'œufs éclos sur le nombre total d'œufs pondus;



- **Le succès à l'envol** qui représente le nombre de poussins envolés sur le nombre d'œufs éclos;

- **Le taux de mortalité des poussins** qui représente le pourcentage des poussins qui sont morts au nid;

- **Le succès de la reproduction** qui représente le nombre de poussins envolés sur le nombre total d'œufs pondus.

La période d'incubation a été déterminée à partir du dernier œuf pondu jusqu'à l'éclosion du premier œuf. L'assistance du mâle pendant l'incubation a été examinée chez 30 couples. Nous avons enregistré l'approvisionnement du mâle en filmant les nichoirs avec une caméra vidéo (Sony DCR-HC36) placée devant l'entrée du nichoir à une distance de quatre à six mètres (zoom optique 20×) et camouflée par la végétation autant que possible. Les enregistrements ont été effectués uniquement dans les bonnes conditions météo et ont eu lieu de 8:00 à 12:00 heures. Chaque nichoir a été filmé pendant 62 min pour un temps total d'observation de 31 h 30 min. Les visites des mâles ont été analysées à partir des films et exprimées par une fréquence horaire.

Nous avons collecté les données sur l'asynchronisme d'éclosion par vérification quotidienne des nichoirs à partir de deux jours avant la date probable d'éclosion jusqu'à l'éclosion totale des œufs et de 08:00 à 14:00 heures (les mêmes nids ont été visités au même moment de la journée). Dans notre étude, nous avons défini les nichées asynchrones comme celles dans lesquelles les œufs ont éclos sur une durée supérieure à 24 heures. Les nids où la ponte a été effectuée, avec ou sans succès, ont été considérés comme des nids occupés. Une reproduction a été considérée comme réussie si au moins un jeune s'est envolé.

## 2.5. Les mensurations des œufs

La longueur et la largeur ont été mesurées pour chaque œuf à l'aide d'un pied à coulisse (précision 0,1 mm). Les œufs ont été pesés en utilisant une balance à ressort *Pesola* (précision 0,01 g). Les mesures ont été réalisées dans les trois premiers jours de l'incubation. Nous avons ensuite calculé le volume des œufs en utilisant la formule d'Hoyt (1979):  $V = 0.000507 \times L \times B^2$  et l'indice de forme:  $ES = B / L \times 100$ , où (L) est la longueur, (B) est la largeur de l'œuf. Toutes les caractéristiques relatives aux dimensions des œufs sont présentées comme des moyennes par couvée.

## 2.6. Traitement statistique

Les données ont été analysées par des méthodes paramétriques et non-paramétriques (Sokal & Rohlf 1995). L'analyse du chi-deux a été utilisée pour comparer les différences d'occupation des nichoirs entre les années. Nous avons procédé à l'analyse de la variance (ANOVA à un facteur) pour étudier la variation des différents paramètres durant toute la période d'étude. La régression linéaire a été utilisée pour vérifier l'influence de l'avancement de la saison sur les différentes caractéristiques de la reproduction et pour toutes les analyses, nous présentons les équations de la régression :  $Y = a + b \cdot X$  (où Y = variable dépendante, b = la pente du coefficient de régression, a = valeur constante). La régression multiple a été utilisée pour analyser les effets de plusieurs paramètres de la reproduction simultanément sur le volume de l'œuf, la taille des couvées à l'éclosion, le nombre des poussins à l'envol et le nombre des poussins morts. L'effet simultané de la date de ponte, la grandeur de ponte et le volume de l'œuf sur le taux d'éclosion (la proportion d'œufs éclos par nid, la variable dépendante) a été analysé par une régression logistique en utilisant des modèles linéaires généralisés (GLZM; fonction de lien logit, distribution binomiale). Tous les paramètres étudiés ont été présentés comme des moyennes et écarts types. Les tests ont été considérés comme significatifs lorsque  $P \leq 0,05$ . Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sous STATISTICA 10 (StatSoft, Inc. 2011) et Excel 2007.

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Date d'arrivée de la population

Les observations montrent que les mâles de Gobe-mouches de l'Atlas sont arrivés à partir de la troisième semaine du mois d'avril (tableau 05). Au cours des semaines suivantes, au début du mois de mai, le nombre des mâles augmente. La date moyenne d'arrivée des quinze premiers mâles est 7,8 ( $\pm 1,48$ ) jours plus tôt que les quinze premières femelles. Aucune variation interannuelle dans la date d'arrivée n'a été observée (ANOVA ; date d'arrivée des mâles :  $F_{2,40} = 1,2$ ,  $P = 0,30$ ,  $n = 43$ ; date d'arrivée des femelles :  $F_{2,69} = 1,1$ ,  $P = 0,34$ ,  $n = 72$ ). Parallèlement, nous n'avons pas détecté une corrélation entre la date d'arrivée et la température moyenne du mois d'avril ( $r = 0,467$ ,  $p = 0,079$ ,  $n = 32$ ).

Juste après l'arrivée, les mâles n'occupent pas directement les nichoirs, mais affichent des attitudes et postures de reproduction sous la forme de comportements territoriaux se traduisant par de l'agressivité et des comportements d'attaque vis-à-vis de prédateurs ou de concurrents potentiels pour les sites de nidification. Les comportements d'attaque sont dirigés contre les Mésanges bleue et l'Épervier d'Europe. Ils sont fréquents en début de période de reproduction.

#### 3.2. Polygamie, fidélité au partenaire et au site

Pendant les deux saisons d'étude (2011 – 2012), nous avons enregistré quatre cas de polygamie entre cinq mâles et sept femelles (5,12 % de la population étudiée,  $n = 78$  nids) : deux mâles polygames se sont accouplés avec quatre femelles en 2011 et un mâle avec deux femelles en 2012. Une femelle polyandre s'est accouplée avec deux mâles en 2012 dont l'un était bagué. Aucun cas de trigamie n'a été confirmé dans les deux saisons de reproduction.

Aucune différence dans la date ou la grandeur de ponte n'a été observée entre les couples polygames et les couples monogames (Mann Whitney *U-test*, toutes les valeurs de  $P > 0,20$ ).

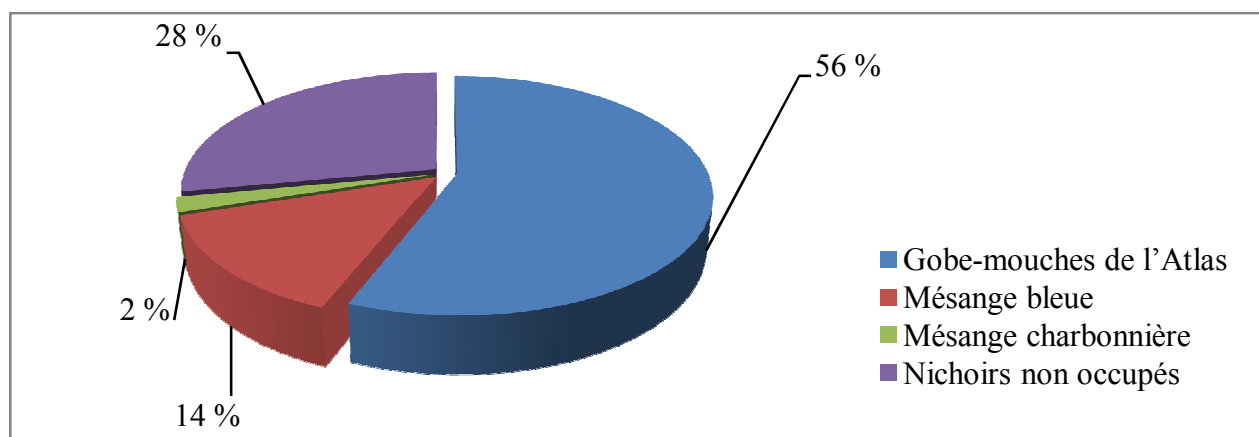
Pendant la saison de reproduction 2011, 11 mâles et 9 femelles ont été bagués dans 13 nichoirs. Parmi ces adultes capturés en 2011, seul un mâle a été re-capturé en 2012.

Parmi les poussins bagués en 2010, un a été re-capturé en 2011 et deux ont été identifiés à l'aide d'une caméra installée pendant le nourrissage. En 2012, un mâle et trois femelles bagués ont été identifiés, à l'aide de la caméra, pendant l'incubation et le nourrissage. Ces adultes ont été identifiés grâce à la combinaison unique de bagues colorées que nous avons appliquée.

### 3.3. Taux d'occupation des niochirs et densité de la population

Sur les 182 niochirs installés, 102 ont été occupés par les Gobe-mouches de l'Atlas, soit un taux d'occupation total de 56.04 % (varie de 24 (42%) occupations en 2010, 40 (60%) en 2011 et 38 (65%) en 2012). Par ailleurs, 25 (13,73%) niochirs ont été occupés par des Mésanges bleues *Cyanistes caeruleus* et 03 (1.65 %) par des Mésanges charbonnières *Parus major* (figure 06). L'occupation des niochirs par le Gobe-mouches de l'Atlas présente une différence significative en fonction des années (test du chi-deux,  $\chi^2 = 12,94$ , dl = 2, p = 0,015).

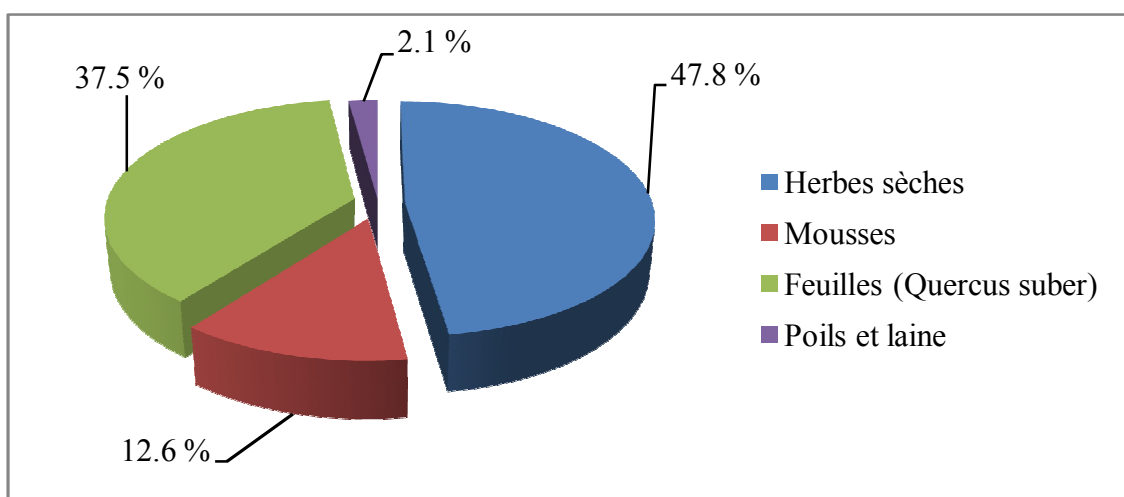
La densité des couples de Gobe-mouches de l'Atlas dans la zone d'étude est en moyenne de 4,87 ( $\pm 1,02$ ) couples /ha. Elle varie de 3,7 couples /ha en 2010, 5,33 couples /ha en 2011 et 5,58 couples /ha en 2012.



**Figure 06.** Taux moyen d'occupation des niochirs durant la période d'étude.

### 3.4. Caractéristiques et mensurations des nids

Les parades nuptiales et l'activité de la construction des nids sont plus élevées durant la première et la deuxième semaine du mois de mai. La durée moyenne de construction du nid est de 8,55 ( $\pm 1,76$  SD,  $n = 72$ ) jours (varie de 5 à 11 jours). La contribution du mâle à la construction du nid a été notée dans cinq nids ( $n = 72$ ). Les principaux matériaux utilisés pour la construction des nids sont : les herbes sèches, les mousses, des feuilles de *Quercus suber*, les poils et la laine du mouton qui sont placés à quelque occasion dans la coupe du nid (figure 07).



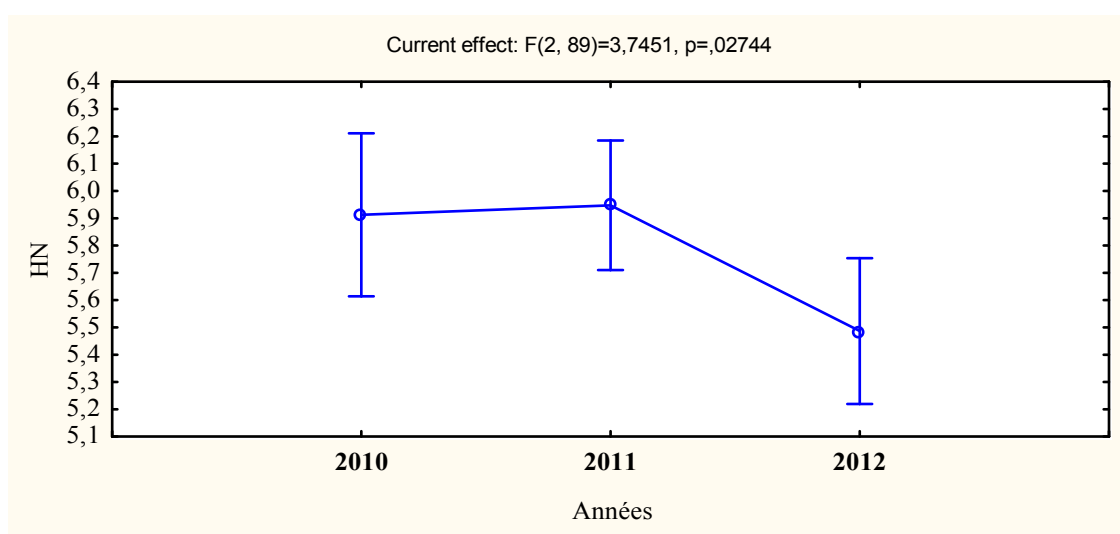
**Figure 07.** Proportions des différents matériaux de construction des nids de Gobe-mouches de l'Atlas.

Les différentes mensurations des nids sont présentées dans le tableau (2). La hauteur et la profondeur de la coupe des nids présentent des variations annuelles relativement faible (ANOVA; hauteur des nids:  $F_{2,89} = 3,75$ ,  $p = 0,027$ ,  $n = 94$ , figure 08; profondeur de la coupe:  $F_{2,91} = 6,98$ ,  $p=0,0015$   $n = 94$ , figure 09). En ce qui concerne le diamètre de la coupe aucune variation n'a été observée.

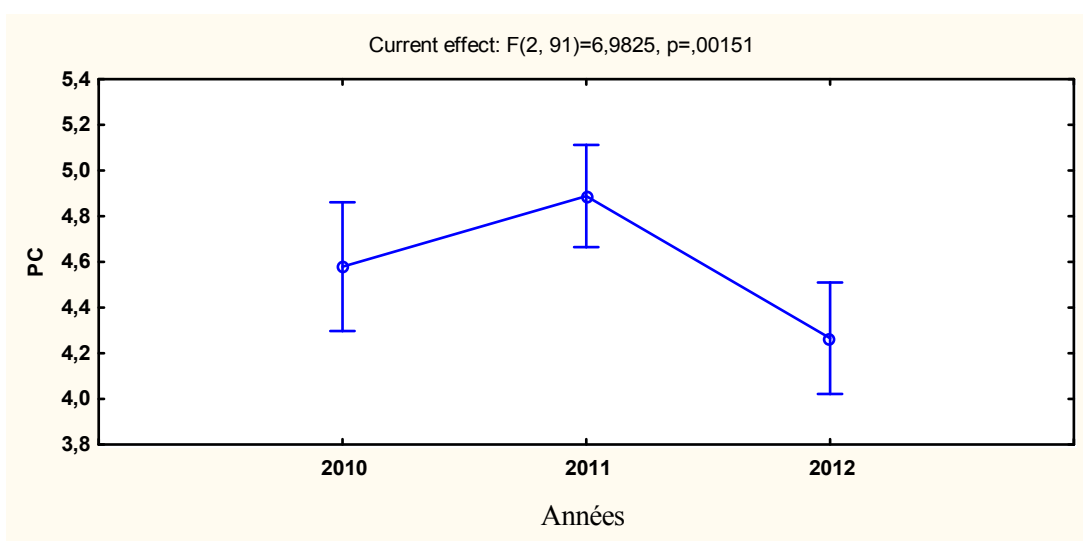
**Tableau 02.** Mensurations des nids de Gobe-mouches de l'Atlas dans la région d'étude.

	2010		2011		2012		ANOVA teste <i>P</i>	Total		
	m ± sd	n	m ± sd	n	m ± sd	n		m ± sd	limites	n
<b>HN</b>	5,9 ± 0,82	24	5,9 ± 0,67	38	5,5 ± 0,73	32	<b>0,027</b>	5,8 ± 0,75	4,0 – 8,0	94
<b>PC</b>	4,6 ± 0,77	24	4,9 ± 0,77	38	4,3 ± 0,50	32	<b>0,002</b>	4,6 ± 0,73	3,0 – 6,5	94
<b>DC</b>	5,6 ± 0,49	24	5,7 ± 0,65	38	5,6 ± 0,51	32	0,915	5,7 ± 0,56	4,2 – 7,5	94

HN: Hauteur du nid (cm), PC: Profondeur de la coupe (cm), DC: Diamètre de la coupe (cm);  
 m ± sd: moyenne ± écart type, n : nombre de nids.



**Figure 08.** Variation de la hauteur des nids (HN) (cm) en fonction des années.

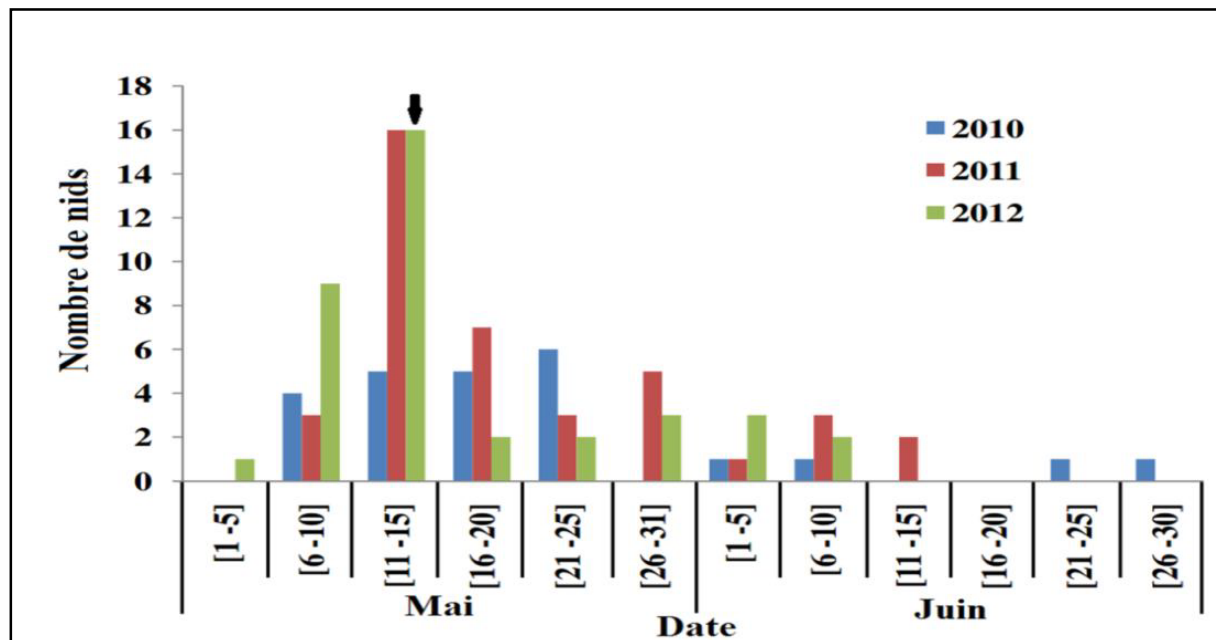


**Figure 09.** Variation de la profondeur de la coupe des nids (PC) (cm) en fonction des années.

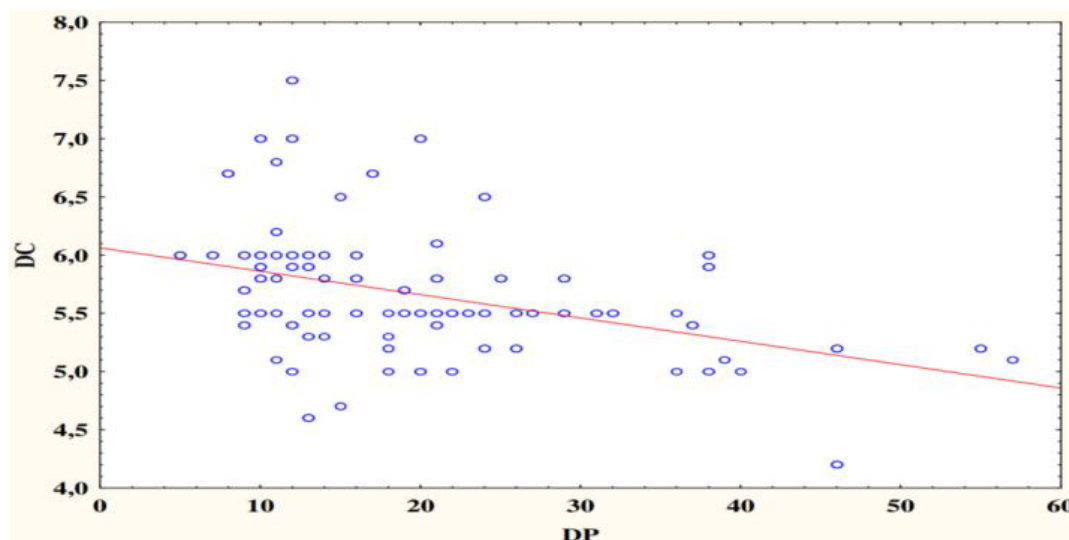
### 3.5. Date et période de ponte

Grace à des visites régulières des nids, nous avons pu enregistrer la date du début de la ponte pour chaque nid. Nous avons enregistré les dates moyennes et extrêmes. La date de ponte moyenne est située vers le 19 mai. La ponte a été étalée du début mai (premier œuf du couple le plus précoce pondu le 05 mai 2012) jusqu'à la fin juin (premier œuf du couple le plus tardif pondu le 26 juin 2010; tableau 05). 50 % des femelles ont commencé la ponte durant la deuxième décade du mois de mai et la date de ponte médiane est environ le 14 mai (figure 10). Aucune variation de la date de ponte n'a été observée entre les trois années d'études (ANOVA :  $F_{2,99} = 1,44$ ,  $p = 0,241$ ;  $n = 102$ ; tableau 05). Par ailleurs, nous n'avons pas confirmé la présence d'une seconde ponte après l'achèvement ou l'échec de la première tentative de nidification dans toutes les saisons de reproduction.

Parmi les dimensions des nids mesurées, seul le diamètre de la coupe présente une relation négative avec la date de ponte (Régression linéaire: Ponte (b) =  $-0,021 \pm 0,07$ ,  $F_{1,91} = 16,76$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,15$ ,  $n = 94$ ; figure 11).



**Figure 10.** Distribution saisonnière de la date de ponte en période de 5 jours. La flèche indique la date médiane de ponte pour toutes les années.



**Figure 11.** *Corrélation entre le diamètre de la coupe (DC) (cm) et la date de ponte (DP).  
 Équation de régression est :  $DC = 6,06 - 0,021 * DP$ . (DP: 1 = 1 mai).*

### 3.6. Grandeur de ponte

La grandeur de ponte chez le Gobe-mouches de l'Atlas est en moyenne de 4,92 œufs par nichée (tableau 05). Elle varie de 2 à 6 œufs d'une couvée à l'autre. Les pontes les plus fréquentes sont ceux de 5 œufs avec un pourcentage de 54,90 % (tableau 03).

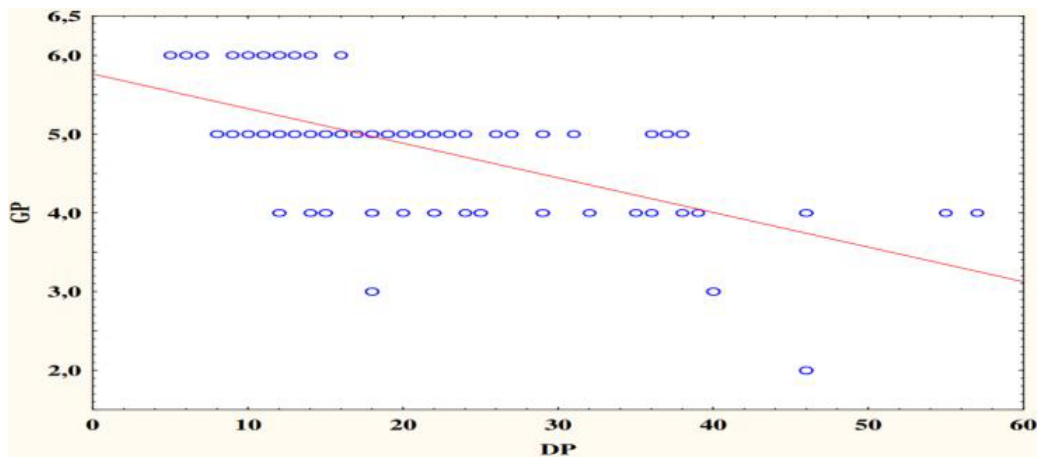
La grandeur de ponte présente une diminution saisonnière très hautement significative et cela pour les trois saisons de reproduction (Régression linéaire: Ponte (b) =  $- 0,044 \pm 0,0054$ ,  $F_{1,100} = 65,2$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,39$ ,  $n = 102$ ; figure 12). Par ailleurs, elle présente une corrélation positive et significative avec les différentes dimensions des nids mesurées (Régression linéaire: hauteur du nid: Ponte (b) =  $0,25 \pm 0,09$ ,  $F_{1,92} = 6,12$ ,  $P = 0,015$ ,  $r^2 = 0,06$ ,  $n = 94$ , figure. 13; diamètre de la coupe: Ponte (b) =  $0,74 \pm 0,12$ ,  $F_{1,92} = 37,69$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,29$ ,  $n = 94$ , figure. 14; profondeur de la coupe: Ponte (b) =  $0,38 \pm 0,11$ ,  $F_{1,92} = 14,23$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,15$ ,  $n = 94$ , figure. 15).

L'analyse statistique montre que la grandeur de ponte ne varie pas entre les trois saisons de reproduction (ANOVA:  $F_{2,99} = 0,04$ ,  $p = 0,958$ ,  $n = 102$ ).

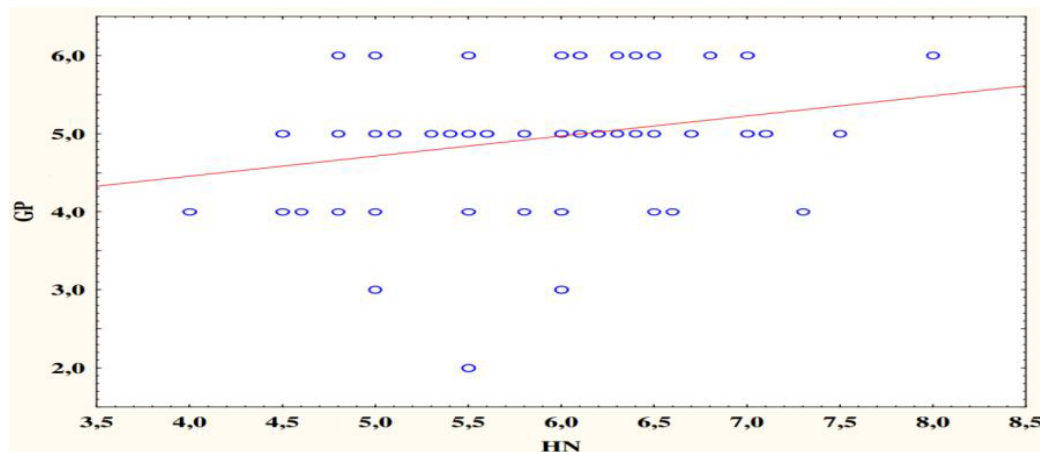


**Tableau 03.** Pourcentage de grandeur de ponte (GP) des femelles de Gobe-mouches de l'Atlas.

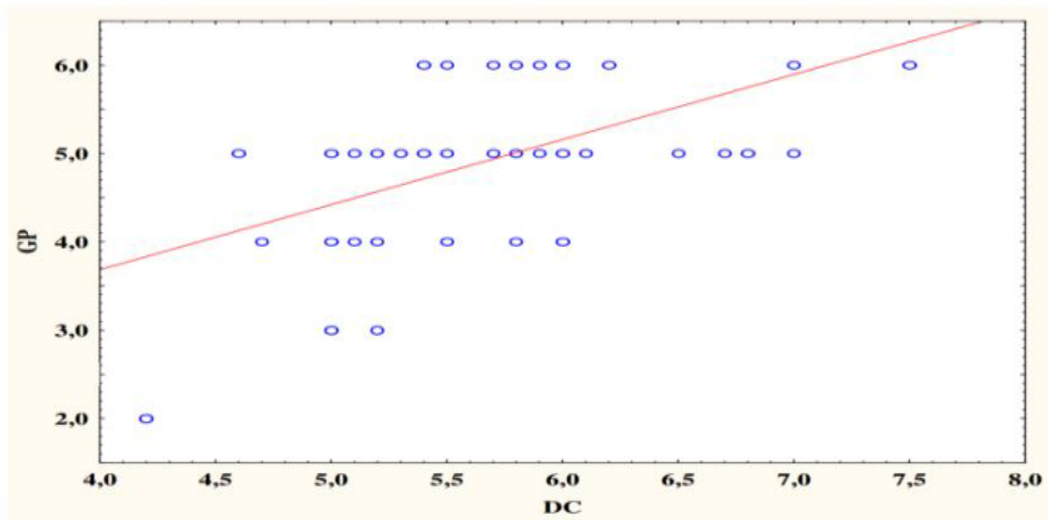
GP \ Années	2	3	4	5	6	n
2010	0	0	5	15	4	24
2011	1	1	7	23	8	40
2012	0	1	10	18	9	38
Total	1	2	22	56	21	102
(En %)	0,98	1,96	21,57	54,90	20,59	



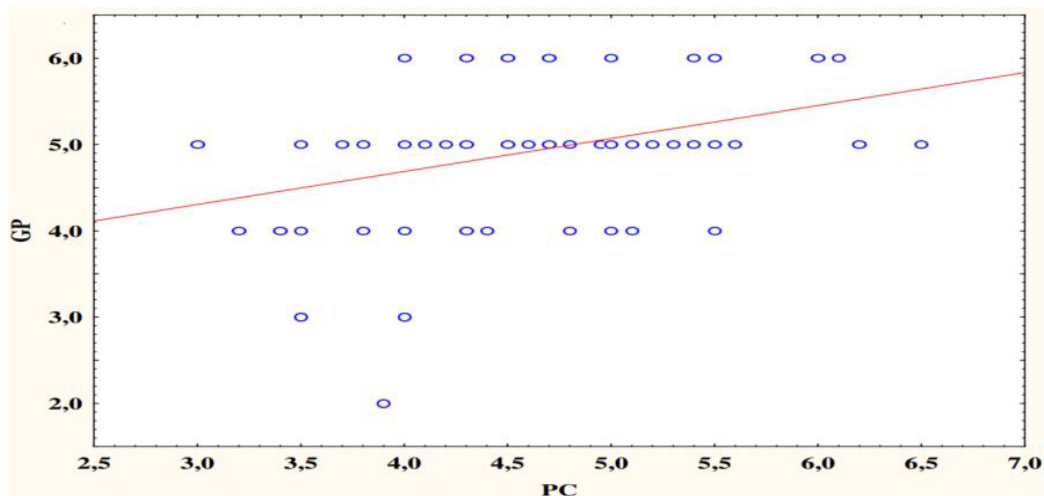
**Figure 12.** Corrélation entre la grandeur de ponte (GP) et la date de ponte (DP). Équation de régression:  $GP = 5,76 - 0,044 * DP$ . (DP: 1 = 1 mai)



**Figure 13.** Corrélation entre la grandeur de ponte et la hauteur du nid (cm). Équation de régression est  $Grandeur\ de\ ponte = 3,43 + 0,256\ hauteur\ du\ nid$ .



**Figure 14.** Corrélation entre la grandeur de ponte et le diamètre de la coupe (cm). Équation de régression:  $\text{Grandeur de ponte} = 0,72 + 0,74 \text{ diamètre de la coupe}$ .



**Figure 15.** Corrélation entre la grandeur de ponte et la profondeur de la coupe (cm). Équation de régression:  $\text{Grandeur de ponte} = 3,16 + 0,382 \text{ profondeur de la coupe}$ .

### 3.7. Morphométries des œufs

Durant les trois saisons de reproduction, nous avons pu mesurer 497 œufs. Trois paramètres sont mesurés pour les œufs de chaque nid à savoir; la longueur, la largeur et la masse afin de pouvoir calculer le volume et l'indice de forme de ces derniers (voir tableau 04). Aucune variation interannuelle des valeurs moyennes de la longueur, la largeur, la masse ou le volume des œufs n'a été observée (ANOVA: toutes les valeurs de  $p > 0.09$ ; tableau 04). L'analyse statistique montre que la date et la grandeur de ponte n'ont aucun effet sur le volume des œufs (Régression multiple:  $F_{2,80} = 0,9$ ,  $p = 0,45$ ,  $r^2 = 0,02$ ,  $n = 83$ ).

**Tableau 04.** Mensurations des œufs de Gobe-mouches de l'Atlas.

Variables	2010		2011		2012		ANOVA P	Total		
	m ± sd	n	m ± sd	n	m ± sd	n		m ± sd	[limites]	n
LO	17,6 ± 0,68	24	17,6 ± 0,62	37	17,9 ± 0,72	22	0,247	17,7 ± 0,67	15,6 – 19,4	83
BO	13,2 ± 0,37	24	13,2 ± 0,36	37	13,3 ± 0,37	22	0,346	13,2 ± 0,37	12,2 – 14,2	83
PO	01,6 ± 0,14	24	01,6 ± 0,13	37	01,6 ± 0,14	22	0,095	01,6 ± 0,14	01,2 – 02,0	83
VO	01,6 ± 0,13	24	01,5 ± 0,11	37	01,6 ± 0,13	22	0,199	01,56 ± 0,13	01,2 – 01,9	83
ES	74,7 ± 2,42	24	74,9 ± 2,47	37	74,5 ± 2,58	22	0,803	74,7 ± 2,46	67,9 – 79,4	83

LO: Longueur des œufs (mm), BO: Largeur des œufs (mm), PO: Masse des œufs (g),

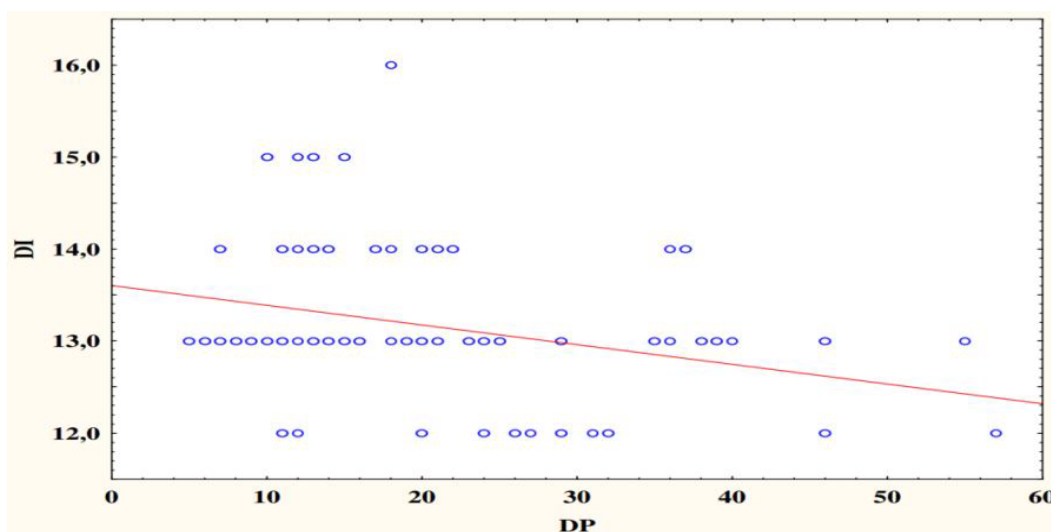
VO: Volume des œufs (cm<sup>3</sup>), ES: l'indice de forme des œufs (%),

m ± sd: moyenne ± écart type, n: nombre de nids.

### 3.8. Durée de l'incubation

Seules les femelles incubent les œufs et les mâles s'occupent de leurs femelles dans 90 % des nids observés. Au cours de la période d'incubation, nous avons enregistré les visites des mâles avec-et-sans la nourriture. Le taux de visite moyen est de 4,4 ( $\pm 1,07$ ) visites / heure. La femelle reste dans le nichoir et ne ressort en général que lorsque le mâle arrive pour la nourrir.

La durée moyenne d'incubation des œufs est de ( $13,19 \pm 0,82$  jours,  $n = 96$ ) et varie de 12 à 16 jours. La durée d'incubation diminue au cours de la saison de reproduction (Régression linéaire:  $\text{Ponte (b)} = -0,0214 \pm 0,01$ ,  $F_{1,94} = 8,7$ ,  $P = 0,004$ ,  $r^2 = 0,08$ ,  $n = 96$ , figure 16). Cependant, aucun effet de la grandeur de ponte ou le volume des œufs sur la durée d'incubation n'a été enregistré (Régression multiple:  $F_{2,77} = 1,7$ ,  $p = 0,19$ ,  $r^2 = 0,04$ ,  $n = 80$ ). L'analyse statistique de ce paramètre montre qu'il ne varie pas entre les trois saisons d'étude (ANOVA:  $F_{2,93} = 2,74$ ,  $p = 0,070$ ,  $n = 96$ ).



**Figure 16.** Corrélation entre la durée d'incubation (jours) et la date de ponte. Équation de régression:  $\text{durée d'incubation} = 13,6 - 0,0214 \text{ date de ponte}$ .

### 3.9. Succès à l'éclosion

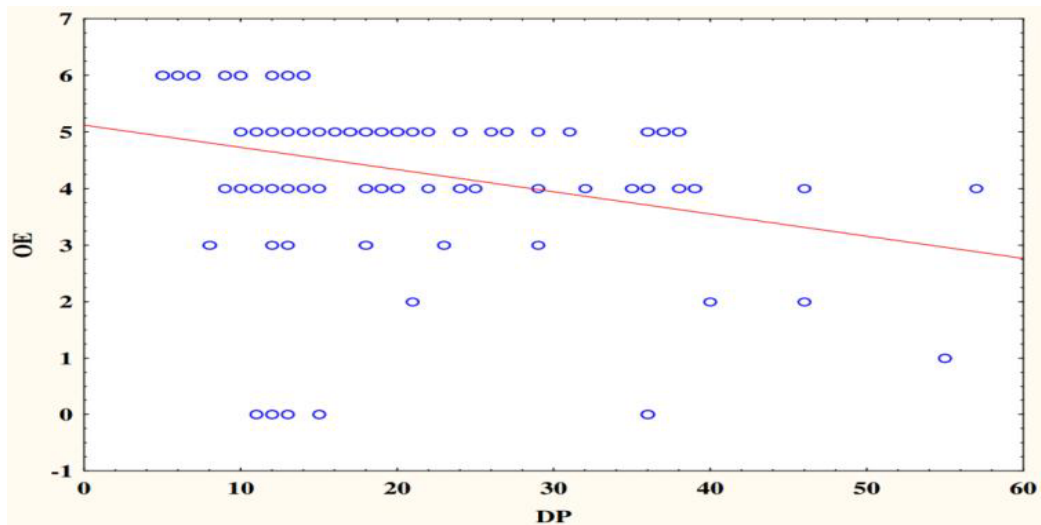
Le suivi des nichées nous a permis de noter la présence de l'asynchronisme d'éclosion dans 33 (32.3%) nids. L'intervalle d'éclosion moyen est estimé à 1,48 ( $\pm 0,51$ ) jours (varie de 1 à 2 jours). La date de ponte moyenne des couvées asynchrones est plus tardive par rapport à celles des couvées synchrones ( $23,6 \pm 11,92$  mai Vs.  $17,5 \pm 10,09$  mai, *t-test*:  $t = 2,6$ ,  $p = 0,012$ ,  $dl = 88$ ).

Sur les 497 œufs pondus dans 101 nids, 441 œufs ont éclos et ont aboutie à un succès moyen d'éclosion de 88,73 % (tableau 05).

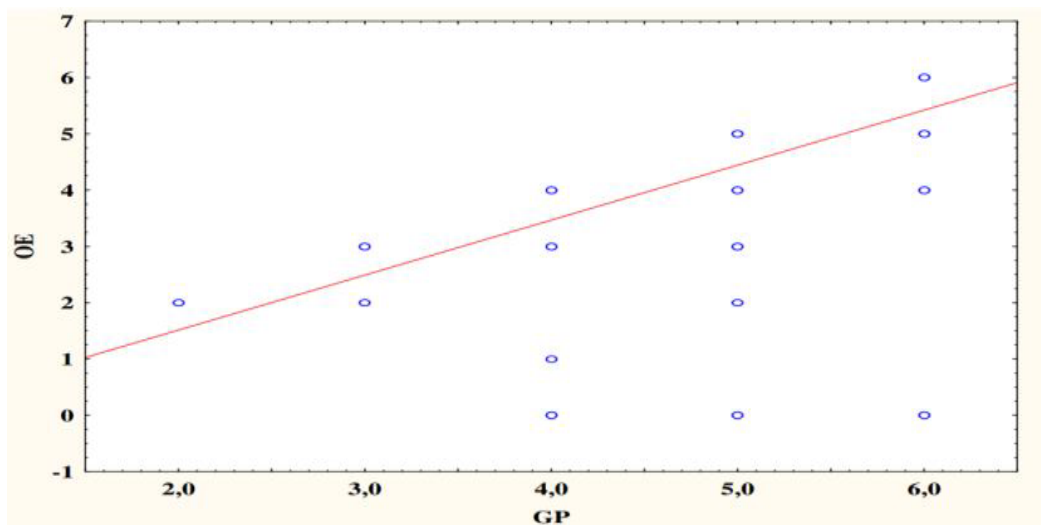
Le taux d'échecs à l'éclosion est de (4,90 %, 5 nids) dont quatre nids ont connu un échec en 2012. Ces échecs ont été causés probablement par l'abandon du nid ou la mort de la femelle. Si ces nids sont exclus de l'analyse, le succès d'éclosion passe à 93.23%. Par ailleurs, certaines femelles (cinq cas observés) ont procédé à la réduction de la taille de ponte en déplaçant un œuf sur le bord du nid.

Nous n'avons pas confirmé un effet de la date de ponte, la grandeur de ponte ou le volume des œufs sur le taux d'éclosion (Régression logistique: date de ponte: Wald = 0,2,  $dl = 1$ ,  $P = 0,68$ ; grandeur de ponte: Wald = 0,7,  $dl = 1$ ,  $P = 0,41$ ; volume des œufs: Wald = 3,3,  $dl = 1$ ,  $P = 0,06$ ).

La taille des couvées à l'éclosion varie de 0 à 6 poussins (tableau 05). Ce paramètre présente une corrélation négative et significative avec la date de ponte (Régression linéaire: Ponte (b) =  $-0,04 \pm 0,012$ ,  $F_{1,99} = 10,40$ ,  $P = 0,002$ ,  $r^2 = 0,095$ ,  $n = 101$ , figure 17) et positive avec la grandeur de ponte (Régression linéaire: Ponte (b) =  $0,98 \pm 0,153$ ,  $F_{1,99} < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,29$ ,  $n = 101$ , figure 18). L'analyse des résultats obtenus de ce paramètre durant les trois saisons de reproduction, montre qu'il ne présente aucune variation annuelle (ANOVA:  $F_{2, 98} = 0,63$ ,  $p = 0,537$ ;  $n = 101$ ).



**Figure 17.** Corrélation entre le nombre d'œuf éclos (OE) et la date de ponte. Équation de régression:  $\text{Œuf éclos} = 5,12 - 0,0392 * \text{date de ponte}$ .



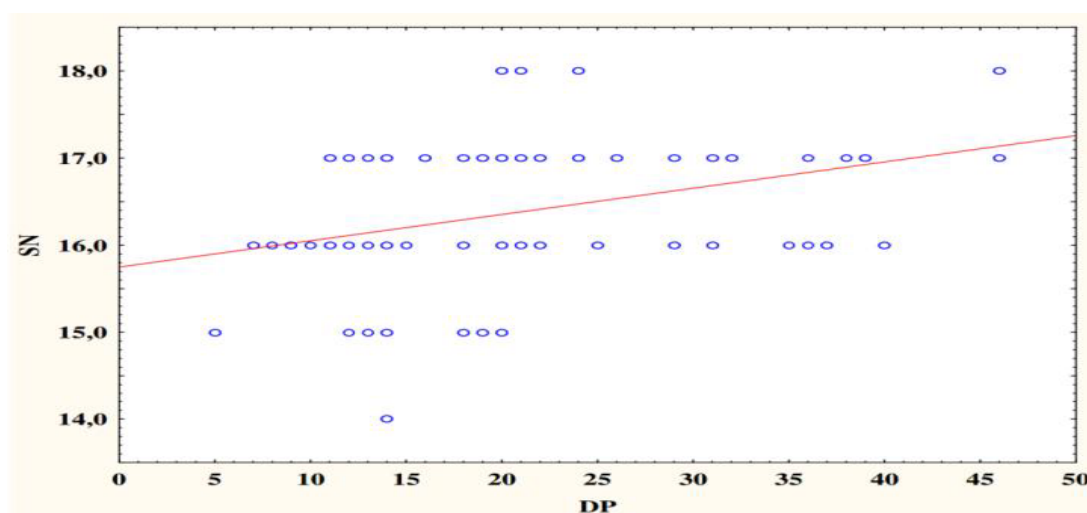
**Figure 18.** Corrélation entre le nombre d'œuf éclos et la grandeur de ponte. Équation de régression:  $\text{Œuf éclos} = - 0,435 + 0,976 * \text{grandeur de ponte}$ .

### 3.10. Séjour au nid et succès à l'envol

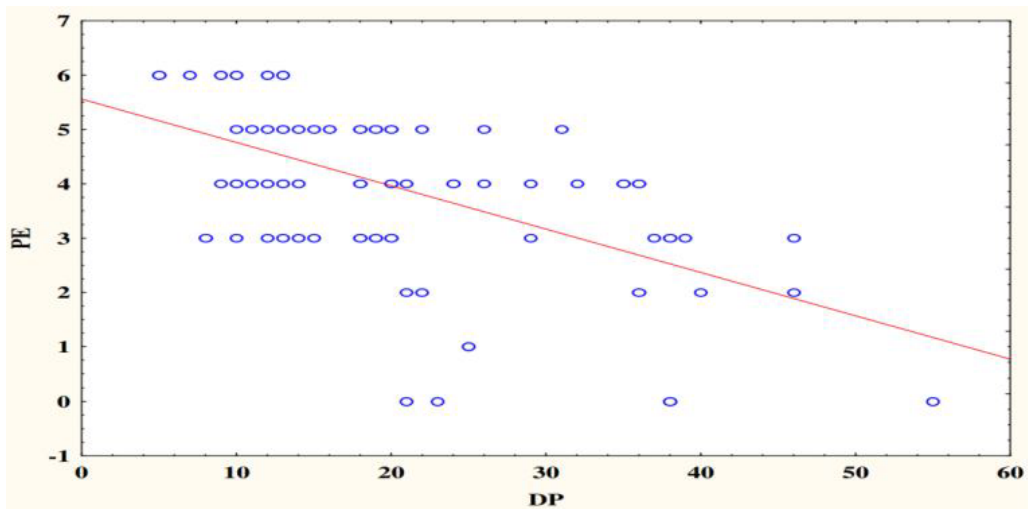
Les oisillons quittent les nids entre 14 et 18 jours après l'éclosion (la moyenne est de 16,29 jours  $\pm$  0,91, n = 84). Cette durée augmente avec l'avancement de la saison (régression linéaire : ponte (b) = 0,03  $\pm$  0,008,  $F_{1,82} = 12,8$ ,  $P = 0,001$ ,  $r^2 = 0,13$ , n = 84; figure 19). Les envols des oisillons d'un nid sont le plus souvent simultanés mais parfois 1 ou 2 jours peuvent séparer le premier du dernier envol.

Un total de 355 jeunes envolés a été noté. Ce qui donne un succès moyen à l'envol de 83,52 % avec des limites qui varient entre 0 et 100 % (n = 93, tableau 05). Le nombre de jeunes envolés par nid présente une relation négative et très hautement significative avec la date de ponte (régression linéaire : ponte (b) = - 0,075  $\pm$  0,013,  $F_{1,91} = 30,8$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,25$ , n = 93; figure 20). Cependant, le succès à l'envol est corrélé positivement avec la grandeur de ponte et la taille des couvées à l'éclosion (régression linéaire : grandeur de ponte: ponte (b) = 0,819  $\pm$  0,21,  $F_{1,91} = 15,06$ ,  $P < 0,001$ ,  $r^2 = 0,14$ , n = 93; figure 21; taille des couvées à l'éclosion: ponte (b) = 0,83  $\pm$  0,151,  $F_{1,91} = 29,96$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,25$ , n = 93; figure 22).

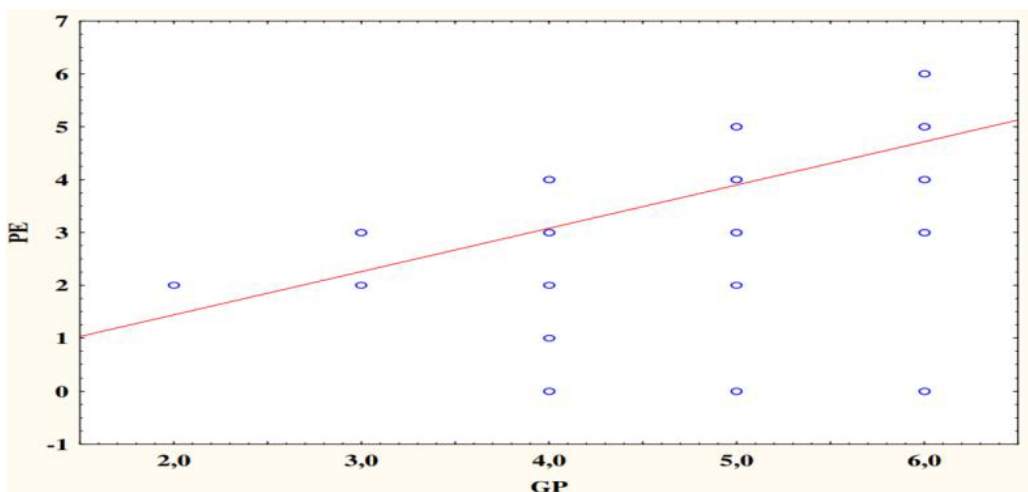
Le succès à envol varie considérablement entre les trois années d'études (ANOVA :  $F_{2,90} = 6,65$ ,  $p = 0,002$ , n = 93 ; figure 23).



**Figure 19.** *Corrélation entre la durée du séjour au nid (SN) (jours) et la date de ponte. Équation de régression: séjour au nid = 15,7 + 0,03 date de ponte.*

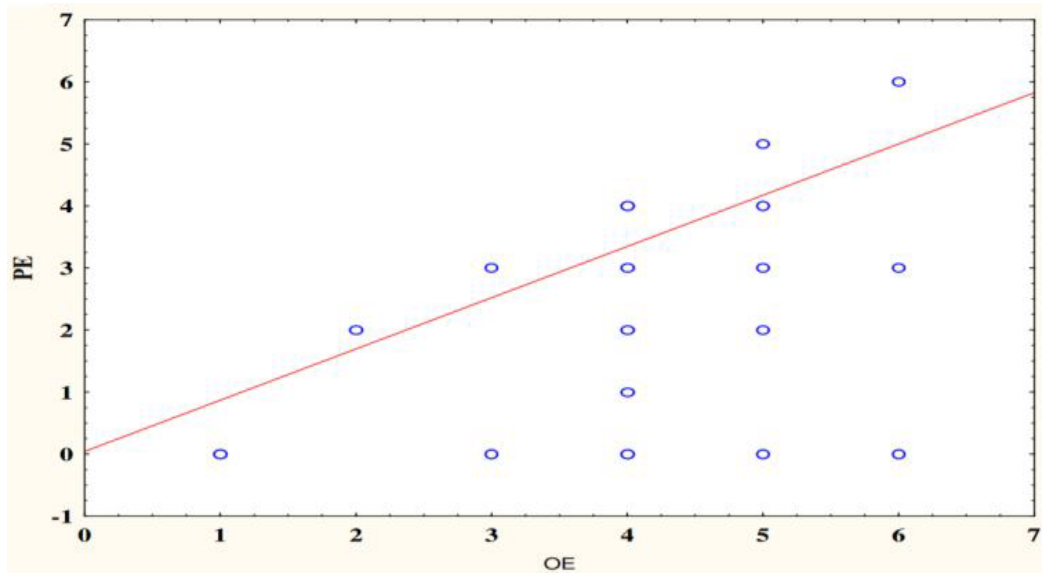


**Figure 20.** Corrélation entre le nombre des poussins envolés (PE) et la date de ponte.  
 Équation de régression: nombre des poussins envolés = 5,28 - 0,075\*date de ponte.

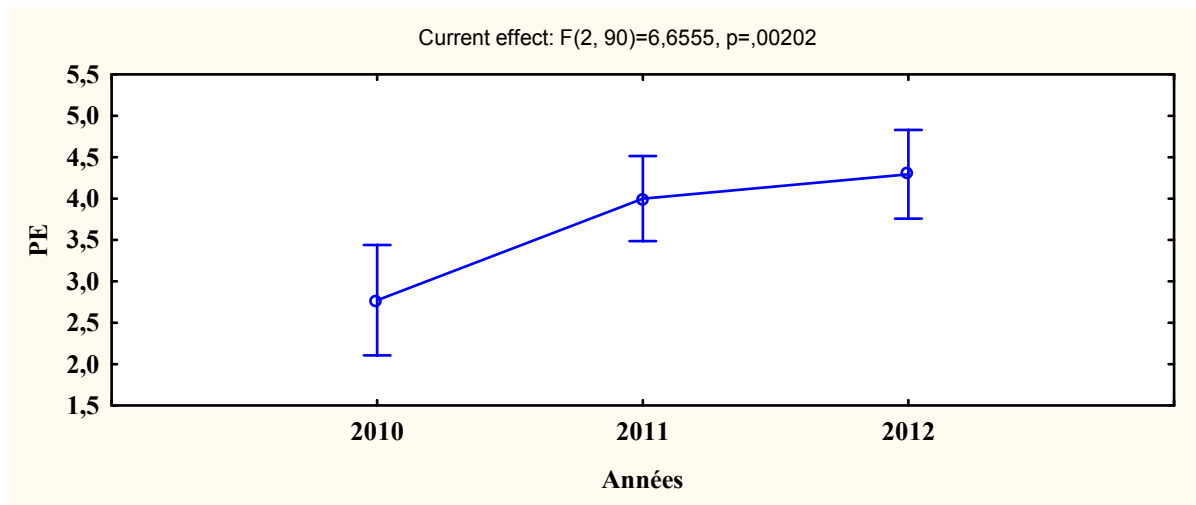


**Figure 21.** Corrélation entre le nombre des poussins envolés et la grandeur de ponte.  
 Équation de régression: nombre des poussins envolés = - 0,20 + 0,819 grandeur de ponte.





**Figure 22.** Corrélation entre le nombre des poussins envolés (PE) et la taille des couvées à l'éclosion (OE). L'équation de régression est le nombre des poussins envolés =  $0,041 + 0,826 * \text{la taille des couvées à l'éclosion}$ .



**Figure 23.** Variation du nombre de poussins envolés en fonction des années.

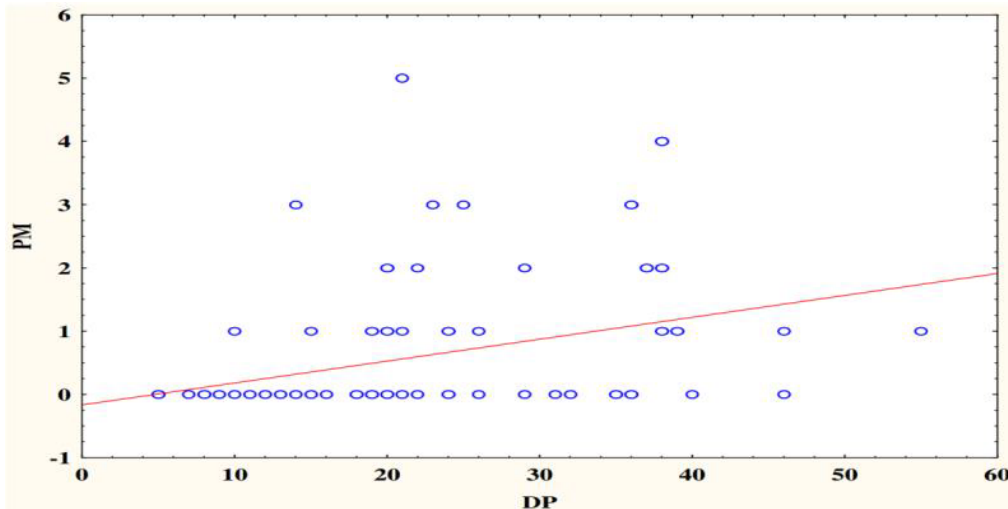
### 3.11. Mortalité des poussins

Plus de 82 % des nids ont réussi (au moins un oisillon prend l'envol ; tableau 05) dont la réussite totale (l'envol de tous les oisillons) a été notée dans 46 % des nids. Les couvées réussies et non réussies ne diffèrent pas en ce qui concerne la date de ponte, la grandeur de ponte ou le volume d'œufs (Mann-Whitney *U*-test : toutes les valeurs de  $P > 0,11$ ).

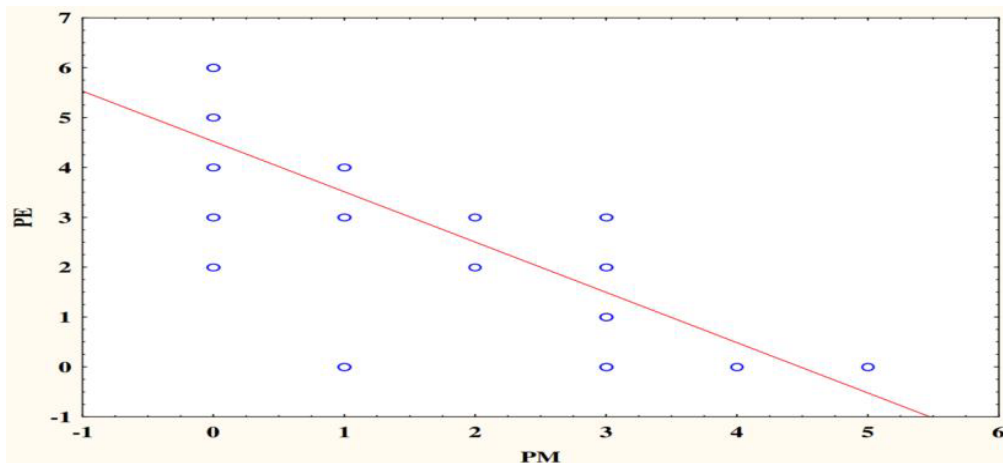
18 nids ont connu un échec total au cours des 3 années. Parmi ces nids, cinq ont échoué en raison de l'abandon par les parents. Tous les cas d'abandon ont eu lieu avant l'éclosion. Trois nids ont été perdus par la prédation. Ces événements de prédation ont été enregistrés en 2012 du fait du Lézard Ocellé *Timon pater* et des attaques de fourmis rouges. Dans deux nichées, les poussins ont quitté le nid 9 à 11 jours après l'éclosion. Trois nichoirs sont tombés à terre en raison de vents violents la nuit du 14 juin 2010. Un nichoir a été complètement détruit par des bergers. Quatre nichoirs ont révélé une mortalité de tous les oisillons qu'ils contenaient.

Le taux de mortalité naturelle des poussins présente une augmentation saisonnière (Régression linéaire: Ponte (b) =  $0,035 \pm 0,01$ ,  $F_{1,85} = 12,9$ ,  $P = 0,001$ ,  $r^2 = 0,13$ ,  $n = 87$ ; figure 24). Cependant, aucune relation n'a été trouvée entre le taux de mortalité et la grandeur de ponte ou la taille des couvées à l'éclosion (Régression multiple:  $F_{2,84} = 0,4$ ,  $p = 0,64$ ,  $r^2 = 0,01$ ,  $n = 87$ ). La mortalité des poussins est corrélée négativement avec le nombre de poussins à l'envol (Régression linéaire: Ponte (b) =  $-1,01 \pm 0,11$ ,  $F_{1,85} = 88,52$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,51$ ,  $n = 87$ , figure 25). Le taux de mortalité est plus élevé dans les couvées asynchrones que dans les synchrones (Mann-Whitney *U*-test :  $Z = 2,08$ ,  $P = 0,01$ ). La mortalité des poussins présente des variations interannuelles hautement significatives (ANOVA :  $F_{2,86} = 8,30$ ,  $p = 0,0005$ ,  $n = 90$ ; figure 26); la saison 2010 a été la moins productive avec un taux d'envol qui ne dépasse pas 65 % (tableau 05).

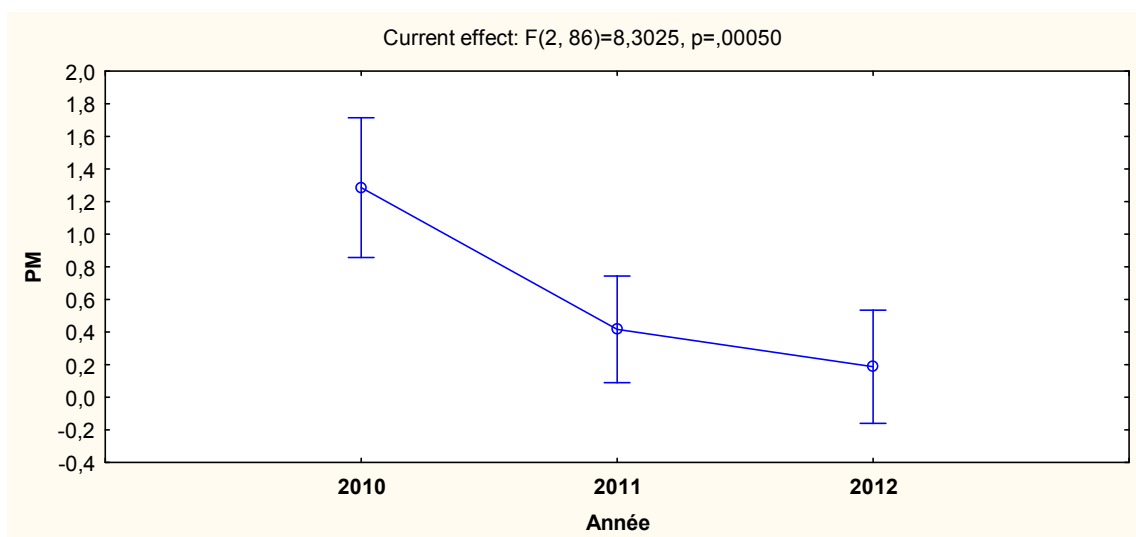
Le suivi exhaustif des couples sur la période 2010 – 2012 a permis de calculer le succès reproducteur de la population, un paramètre important en dynamique des populations, ce succès moyen de la reproduction est de 71,43 % et présente une diminution saisonnière. Elle est causée par une réduction de la grandeur de ponte et une augmentation saisonnière du taux de mortalité.



**Figure 24.** *Corrélation entre le nombre des poussins morts (PM) et la date de ponte.*  
*L'équation de régression est la mortalité des poussins = - 0,165 + 0,035 date de ponte.*



**Figure 25.** *Corrélation entre le nombre des poussins envolés et le nombre des poussins morts.*  
*L'équation de régression est : PE = 4,52 - 1,01\*PM.*



**Figure 26.** Variation du nombre moyen des poussins morts en fonction des années.

**Tableau 05.** Paramètres basiques de la reproduction de Gobe-mouches de l'Atlas dans la région d'étude.

Paramètres	2010	2011	2012	Total
Arrivée du 1 <sup>er</sup> mâle	19 avril	17 avril	16 avril	/
Arrivée de la 1 <sup>ère</sup> femelle	24 avril	20 avril	23 avril	/
DP du couple précoce	08 mai	06 mai	05 mai	/
Date de ponte moyenne*	21,04 ± 12,97	20,23 ± 10,27	16,79 ± 10,13	19,14 ± 10,96
	[24]	[40]	[38]	[102]
Période de ponte (jours)	52	44	38	44,66 ± 7,09
	(8 mai – 27 juin)	(6 mai – 19 juin)	(5 mai – 12 juin)	/
Grandeur de ponte	4,96 ± 0,62	4,90 ± 0,84	4,92 ± 0,78	4,92 ± 0,77
	[24]	[40]	[38]	[102]
Nombre d'œufs éclos	4,33 ± 1,05	4,46 ± 1,23	4,29 ± 1,74	4,37 ± 1,40
	[24]	[39]	[38]	[101]
Mortalité des poussins (%)	28,23	11,90	10,43	14,66
	[20]	[37]	[34]	[91]
Nbr, Poussins envolés/ nid réussi	3,81 ± 0,65	4,11 ± 1,16	4,56 ± 1,27	4,23 ± 1,15
	[16]	[36]	[32]	[84]
Nbr, poussins envolés / couples nicheurs	2,77 ± 1,82	4,00 ± 1,33	4,29 ± 1,64	3,81 ± 1,66
	[22]	[37]	[34]	[93]

\*1 = 1 mai.

Les données sont présentées comme des moyennes ± écart types.

La taille de l'échantillon (n) est indiquée entre crochets.

#### 4. DISCUSSION

Cette étude éclaire une grande partie de la biologie de reproduction d'une espèce encore peu renseignée. Nos données ont révélé que l'espèce arrive dans la zone de reproduction à partir de la troisième semaine du mois d'avril et commence à pondre entre le début du mois de mai et la fin du mois de juin avec un pic distinct à la mi-mai. La population étudiée présente une forte densité qui dépasse les 4,5 couples / ha. L'espèce est caractérisée par des petites pontes qui ne dépassent pas six œufs, mais elle semble néanmoins avoir une productivité relativement élevée avec un succès à l'envol qui dépasse 83 %. Plusieurs paramètres de la reproduction, telle que la grandeur de ponte, la durée d'incubation et le succès à l'éclosion et à l'envol, ont montré des diminutions intra-saisonnières. Cependant, autres paramètres telle que la durée du séjour au nid et le nombre des poussins morts ont montré une augmentation saisonnière. En outre, les différences interannuelles sont beaucoup moins marquées. Les résultats de la présente étude vont donc être comparés, si possible, aux données disponibles à travers certaines régions de l'aire de reproduction de Gobe-mouches de l'Atlas et essentiellement à des données disponibles sur le Gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca* et le Gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis* dans différentes régions d'Europe.

Les dates d'arrivées de la population étudiée (à partir du 16 avril) sont similaires aux valeurs rapportées au Maroc (l'espèce est présente à Jbel Bou-Iblane, altitude 1500 – 1600 m, dans l'Est du Moyen Atlas à partir du 21 avril; Brosset 1961). Par ailleurs, elles sont beaucoup plus précoce que celles mentionnées dans le nord-ouest de la Tunisie (altitude entre 500 – 1000 m, où l'espèce est présente du 16 au 22 mai; Lundberg & Alatalo 1992). Ce qui semble à priori étrange étant donné la proximité de la zone d'étude (Djebel Ghorra) avec la Tunisie! Est-ce-que une conséquence de l'effet du réchauffement climatique?! Lundberg & Alatalo (1992) ont signalé qu'aucun individu n'est arrivé entre le 19 et 24 avril 1985 près d'Ifrane 33° N, 5° W dans l'Ouest du Moyen Atlas, à environ 1500 m d'altitude. Cependant, ces valeurs sont basées sur des études avec des échantillons très petits ce qui nous a conduits à une comparaison moins utile.

Les dates d'arrivées de la population étudiée sont semblables à celles rapportées chez des populations espagnoles de Gobe-mouches noir (Potti 1998a). Cependant, elles sont en retard par rapport à celles rapportées chez plusieurs populations de Gobe-mouches noir d'Europe occidentale (latitude entre 50° et 55° N, Both 2010).

L'arrivée précoce des gobe-mouches en Europe occidentale, par rapport à notre population, est souvent rapportée (Lehikoinen *et al.* 2004, Rubolini *et al.* 2007). Néanmoins, cette précocité n'est pas toujours suffisante pour permettre l'exploitation d'autres niveaux trophiques. Durant les deux dernières décennies, les Gobe-mouches noirs reviennent de plus en plus tôt; mais cela ne suffit pas pour bien profiter du pic de disponibilité de nourriture, dans leurs sites de nidification. Ce qui a lui-même avancé d'environ 15 jours pendant cette période (Both *et al.* 2009). Both (2010) a mentionné que les dates de migration, des populations européennes de gobe-mouches, à travers l'Afrique du Nord ont changé depuis 1950, avec un retard initial jusqu'en 1980 et un avancement net d'environ 10 jours, après 1980. Une avance similaire dans les dates de migration depuis 1980 a été rapportée pour les Gobe-mouches noirs, les Gobe-mouches à collier ainsi que d'autres migrateurs de longue-distance en Italie (Jonzén *et al.* 2006). Ces auteurs ont suggéré que l'avancement de la date de migration est probablement dû à une réponse évolutive causée par le changement climatique qui provoque une production précoce de la nourriture dans les sites de reproduction qui sont généralement des forêts caducifoliés.

Les mâles de Gobe-mouches de l'Atlas arrivent sur les territoires de reproduction environ une semaine avant les femelles, un aspect commun pour plusieurs espèces migratrices (Francis & Cooke 1986). Les mâles arrivent tôt pour établir et défendre un territoire de reproduction (Potti 1998a).

La densité de la population enregistrée dans notre zone d'étude (487 couples par km<sup>2</sup>) est nettement plus élevée que celles obtenues dans des forêts caducifoliées (9.5 couples par km<sup>2</sup>) et des forêts humides (38 paires par km<sup>2</sup>) au Maroc (Thévenot 1982). Cette forte densité est dans la gamme de celle observée chez des populations de Gobe-mouches noir nichant dans des zones saturées de nichoirs (Lundberg & Alatalo 1992).

Le taux important d'occupation des nichoirs chez la population étudiée indique que le nombre de cavités de nidification naturelles est un facteur limitant la densité des couples nicheurs. Dans notre zone d'étude, les cavités naturelles ont été occupées d'abord par d'autres

espèces nidicoles principalement les Mésanges bleues qui ont une densité élevée et une date de ponte moyenne d'environ deux semaines plus précoce que celle rapportée pour les Gobe-mouches de l'Atlas (Chabi & Isenman 1997). Les Gobe-mouches de l'Atlas arrivent dans la zone d'étude fin avril et occupent massivement les nichoirs vides (récemment installés), ce qui a abouti à un taux d'occupation élevé. Une autre raison pour laquelle des fortes densités de reproduction peuvent être atteintes, est que le Gobe-mouches de l'Atlas, comme d'autres espèces nidicoles préfère les nichoirs parce qu'ils seraient probablement de meilleure qualité que les cavités naturelles (réduction du parasitisme et de la prédation) (Oppliger *et al.* 1994, Lundberg & Alatalo 1992). Les oiseaux choisissent les nichoirs pour optimiser leurs performances reproductrices (Lack 1968, Martin 1987, Perrins 1990). Une autre raison peut expliquer cette surdensité c'est que le Gobe-mouches de l'Atlas, comme le Gobe-mouches noir, défend un territoire assez petit et sature donc les sites favorables disponibles (Von Haartman 1956).

L'augmentation annuelle de la densité de la population étudiée a eu lieu à la suite de l'installation de nichoirs entre 2010 et 2012 de manière consécutive. Ces résultats ont été observés pour les Mésanges bleues dans le même site (Chabi 1998). Les mêmes résultats ont été notés aussi chez des populations de Gobe-mouches noir dans différentes régions d'Europe tempérée ainsi que chez d'autres espèces et cela dans différents types de forêts (Slagsvold 1975, Alatalo & Lundberg 1984, Svensson 1987, Torok & Toth 1988).

Le début de la ponte chez la population étudiée est moins synchronisé par rapport aux populations de Gobe-mouches noir d'Europe centrale et nordique (Järvinen & Lindén 1980, Skwarska *et al.* 2012). Notre site d'étude est une forêt de chêne liège qui est caractérisée par un feuillage persistant avec un renouvellement annuel lent qui n'est que de 30 % (Floret *et al.* 1989). Cet habitat est caractérisé par un pic large mais faible d'abondance des chenilles (Ziane *et al.* 2006). Cela diminue l'importance de synchroniser les pontes, et peut également expliquer les différences avec les populations européennes qui se reproduisent principalement dans les forêts caducifoliées qui sont caractérisées par un pic étroit et important d'abondance des chenilles (Visser *et al.* 2006).

Le début de la ponte chez notre population, au début du mois de mai, est similaire aux données rapportées par Heim de Balsac & Mayaud (1962) dans les montagnes du Moyen Atlas au Maroc où la ponte est débutée à la première semaine de mai. Nos observations sont

aussi similaires aux observations de Thévenot *et al.* (2003) où la ponte à Ifran au Maroc est commencée à partir de la première semaine du mois de mai jusqu'au la fin du mois de juin.

Nos données sont similaires aux valeurs rapportées chez des populations espagnoles de Gobe-mouches noir (Sanz & Potti 2003). Néanmoins, la date de ponte moyenne de l'espèce (19 mai) est plus tardive d'environ deux semaines par rapport à celles de pontes moyennes de populations de Gobe-mouches noir d'Europe occidentale qui se situent autour du 7 mai (Both *et al.* 2004, Both 2010).

Nos résultats confirment que la date de ponte est généralement liée à l'arrivée des zones d'hivernage, de façons que les populations qui arrivent en avance aux sites de nidification se reproduisent plus tôt que les populations tardives. Cette tendance a été observée chez le Gobe-mouches noir ainsi que chez d'autres espèces en Europe occidentale (Kamiński & Wołoskiuk 1995, Górska 2001, Both *et al.* 2004, Both *et al.* 2005). Cependant, d'autres études ont montré que la date de ponte dans les régions sud du paléarctique occidental, est liée aux températures du printemps (Järvinen 1989). Cela force les Gobe-mouches et d'autres espèces d'oiseaux d'adopter une date de ponte plus précoce en raison de la production précoce de nourriture (Järvinen 1989). Isenmann *et al.* (1990) ont suggéré que les Mésanges bleues au sud de l'Espagne avancent leurs dates de pontes parce qu'elles doivent terminer leur cycle de reproduction avant le mois de mai pour éviter les températures élevées.

Les dates de ponte dans notre zone d'étude ne présentent aucune variation interannuelle et restent toujours dans une fourchette de moyennes stable ne dépassant pas le début de la dernière décade du mois de mai. Cette stabilité peut s'expliquer par une stabilité du timing du développement des ressources trophiques qui est directement lié aux conditions météorologiques telles que la température et les précipitations enregistrées avant la période de ponte (Lundberg & Alatalo 1992, Laaksonen *et al.* 2006).

En outre, le Gobe-mouches de l'Atlas produit une seule couvée par saison. La même tendance a été observée chez le Gobe-mouches noir et le Gobe-mouches à collier (Lundberg & Alatalo 1992).

La grandeur de ponte moyenne dans la présente étude ( $4,92 \pm 0,77$  œufs) est proche de celles observées chez d'autres populations en Afrique du Nord (5,15 œufs,  $n = 20$ , Heim de Balsac & Mayaud 1962; 5,0 œufs,  $n = 6$ , Etchépar & Hüe 1964; 5,22 œufs,  $n = 35$ , Thévenot 2003). Néanmoins, elle est légèrement inférieure à la grandeur de ponte moyenne



signalée à Tizi Ouzou (36 ° 35'N / 4 ° 10'E) en Algérie (5,83, n = 6) par Isenmann & Moali (1987).

La grandeur de ponte moyenne de la population étudiée est inférieure à celle de Gobe-mouches noir observée dans différentes régions d'Europe tempérée qui peut atteindre une moyenne de 6,92 œufs par nichée (Sanz 1997). La petite grandeur de ponte notée chez la population étudiée pourrait s'expliquer par la faible qualité de l'habitat. La population étudiée se reproduit dans une forêt sempervirente caractérisée par un faible surplus de la disponibilité alimentaire pendant la période de reproduction, comparativement aux forêts caducifoliées (Chabi & Isenmann 1997, Ziane *et al.* 2006). Cela ne permet à la femelle que de réaliser des grandeurs de ponte faibles. Sanz (1997) a rapporté que les grandeurs de pontes moyennes de Gobe-mouches noir dans le Paléarctique occidentales, y compris l'Afrique du Nord (l'étude est avant la séparation des deux espèces), ont montré une répartition géographique caractérisée par une augmentation de la grandeur de ponte avec la latitude. Ces résultats soutiennent la généralisation de Lack (1947) dérivé de nombreuses observations antérieures sur différentes espèces aviaires. Par conséquent, une ponte de cinq œufs semble être typique pour le Gobe-mouches de l'Atlas à cette latitude. Plusieurs hypothèses ont été présentées pour expliquer l'augmentation de la grandeur de ponte avec la latitude chez les passereaux. Les hypothèses les plus largement acceptées pour expliquer la petite grandeur de ponte notée chez le Gobe-mouches de l'Atlas en Afrique du Nord sont celle de la durée du jour et celle de la diversité de la nourriture, proposées par Von Haartman (1973) et Owen (1979) respectivement. Les courtes journées de printemps dans le nord de l'Algérie (la réduction est de deux à trois heures par jour) comparativement à celle de l'Europe centrale réduisent probablement le temps de chasse et nourrissage des poussins (voir Lack 1966). La position méridionale et périphérique de l'Afrique du Nord au sein des aires de reproduction, conduit probablement à une réduction de la saisonnalité des ressources alimentaires et donc à de moins bonnes conditions pour la reproduction (Järvinen 1986). La grandeur de ponte est donc ajustée au niveau des ressources trophiques disponibles durant la période de reproduction. Lorsque le milieu est moins productif, la grandeur de ponte doit être réduite selon le nombre de jeunes qu'un couple peut élever avec succès (Lack 1966, Haartman 1971, O'Connor 1978, Turner 1980).

Par ailleurs, dans la population étudiée, le nombre d'œufs diminue au cours de la saison (- 0,04 œufs / jour). Cette variation est inférieure à celle observée chez le Gobe-

mouches noir qui se reproduit dans les forêts caducifoliées d'Europe: -0,13 œufs / jour (varie entre -0,07 et -0,19) aux Pays-Bas (Both & Visser 2005), environ -0,08 œufs / jour en Finlande (Järvinen & Lindén 1980). Encore une fois, la raison probable est la saisonnalité de l'habitat: forêt sempervirente caractérisée par un pic large mais faible en abondance des chenilles comparativement à la forêt caducifoliée qui est caractérisée par un pic étroit et important en abondance des chenilles au début du printemps.

Le déclin saisonnier de la grandeur de ponte est aussi lié à une différence dans la qualité des individus qui se reproduisent plus tôt, généralement les femelles âgées, par rapport à ceux qui se reproduisent tard dans la saison (jeunes femelles). En outre, ce déclin est lié à une dégradation des conditions environnementales où les conditions d'élevage les plus pauvres apparaissent tard dans la saison (Crick et al. 1993). La faible disponibilité alimentaire en fin de saison de reproduction explique la réduction de la grandeur de ponte (Boyd 1936, Adams 1957, Cody 1966, Lohl & Gustscher 1973, Bryant 1978, Kondelka 1978, McGinn & Clark 1978, McGinn 1979, Møller 1984, Losk 1989, Bañbura & Zieliński 1998).

Seules les femelles incubent les œufs et les mâles nourrissent leurs partenaires pendant l'incubation. L'assistance des mâles a été rapportée chez différentes populations européennes de Gobe-mouches noir (Lundberg & Alatalo 1992, Sanz 1996). La période d'incubation moyenne enregistrée dans cette étude (13,19 jours) est inférieure à celle rapportée chez les populations de Gobe-mouches noir dans les zones tempérées (varie de 13,9 à 14,7 jours dans sept régions d'Europe tempérée, Järvinen 1990). Les données sur la durée d'incubation d'autres populations de Gobe-mouches de l'Atlas sont inexistantes ce qui nous a empêché d'établir une comparaison entre nos données et celles d'autres régions de l'aire de reproduction nord africaine. Sanz (1996) a conclu que les femelles de Gobe-mouches noir qui sont ravitaillées avec de la nourriture pendant l'incubation avaient des périodes d'incubation beaucoup plus courtes. Dans notre étude, les mâles nourrissent leurs partenaires dans la majorité des nids observés. Cela peut conduire à une réduction de la période d'incubation.

Conformément à Slagsvold (1986), nous avons observé des déclin saisonniers dans les périodes d'incubation. La raison pour laquelle les premières nichées prennent plus de temps à éclore pourrait être qu'ils ont des grandeurs de ponte supérieures que les nichées de fin de saison (Moreno & Carlson 1989). Cependant, nous n'avons trouvé aucune corrélation entre la durée d'incubation et la grandeur de ponte. Il est également possible que cette tendance est le résultat d'une incubation plus efficace avec l'augmentation de la température

avec la saison. Une autre raison est que les femelles précoces retardent l'incubation pour coïncider l'éclosion avec le pic d'alimentation, comme chez les mésanges charbonnières (Cresswell & McCleery 2003).

Le succès d'éclosion chez la population étudiée (88%) est relativement élevé. Cependant, les résultats pour le Gobe-mouches noir dans différentes régions d'Europe sont légèrement plus élevés (Lundberg & Alatalo 1992). Les causes courantes de l'échec d'éclosion sont le mauvais temps pendant la phase d'incubation (Järvinen & Väisänen 1984) et/ou le mauvais état des parents pendant l'incubation, généralement les femelles, conduisant à l'abandon des nids (Wiggins *et al.* 1994). Les cas d'abandon du nid observés dans notre zone d'étude qui ont eu lieu en 2012 ont été causés par des perturbations humaines intenses survenaient durant la saison de reproduction.

Le taux d'éclosion chez le Gobe-mouches de l'Atlas n'est pas lié à la date de ponte, alors que cette tendance a été observée chez les populations espagnoles de Gobe-mouches noir (Potti & Merino 1996). D'autre part, (Potti & Merino 1996) ont indiqué que le taux d'éclosion a diminué avec la diminution du volume des œufs et avec l'augmentation de la grandeur de ponte, ce qui n'a pas été confirmé par les résultats de notre étude.

L'éclosion asynchrone observée chez la population étudiée est similaire à ce qui est observée chez les populations européennes de Gobe-mouches noir et à collier, ainsi que d'autres espèces d'oiseaux (Slagsvold 1986, Ricklefs 1993, Tilgar & Mänd 2006, Stenning 2008). Une des raisons possibles de l'éclosion asynchrone est le commencement de l'incubation (Slagsvold 1986, Ricklefs 1993, Veiga & Vinuela 1993, Tilgar & Mänd 2006, Slagsvold & Wiebe 2007, Mitrus 2008, Stenning 2008). Le début de l'incubation des œufs par les femelles avant la fin de la ponte entraîne un décalage des éclosions et donc de l'âge des poussins dans une même nichée (Wiebe *et al.* 1998, Stoleson & Beissinger 1999).

La proportion d'éclosion asynchrone observée dans la population étudiée (33 %) est inférieure à celle rapportée chez les populations de Gobe-mouches noir nichant dans des forêts caducifoliées au centre de l'Espagne (entre 36 % et 89 %; Potti 1998b) ainsi que celle rapportée chez des populations de mésange bleue dans une forêt de chêne pédonculé *Quercus robur* (caducifolié) en Angleterre (plus de 70 %; Stenning 2008). La proportion de l'éclosion asynchrone peut varier selon la qualité de l'habitat (Slagsvold & Lifjeld 1989), les conditions météorologiques (Slagsvold 1986) et aussi selon la qualité de la femelle (Potti 1998b). Slagsvold & Lifjeld (1989) ont suggéré que l'asynchronisme d'éclosion est plus observable

en forêt caducifoliée (meilleur habitat) par rapport aux forêts de conifères (habitat pauvre). Stenning (2008) a rapporté que les Mésanges bleues commencent l'incubation avant la pose du dernier œuf afin d'éviter de manquer la courte durée d'abondance des chenilles dans les forêts caducifoliées, ce qui conduit à une forte proportion des couvées asynchrones.

Plusieurs études ont montré que l'éclosion asynchrone peut être considérée comme un ajustement de la taille de la nichée aux variations des conditions du milieu (Slagsvold 1986, Slagsvold & Lifjeld 1989, Stouffer & Power 1990, Stoleson & Beissinger 1995, Stenning 1996, Stenning 2008). L'augmentation de la mortalité des poussins dans les couvées asynchrones observée dans notre population est similaire à celle rapportée chez le Gobe-mouches noir européen (Slagsvold 1986) ainsi que chez d'autres espèces (Clark & Wilson 1981, Stouffer & Power 1990, Ricklefs 1997, Rosivall *et al.* 2005, Stenning 2008). L'asynchronisme d'éclosion a un effet sur les conditions corporelles des oisillons et leurs capacités de compétition (Cotton *et al.* 1999, Clotfelter *et al.* 2000). Dans la population étudiée, la mortalité est observée chez les petits poussins qui sont faibles (Hahn 1981). Cette mortalité est le résultat d'une chute progressive du taux de croissance (Bryant 1979) causée par l'incapacité d'avaler les gros objets alimentaires apportés par les parents pour les oisillons supérieurs prévalents dans la couvée (Hahn 1981, Slagsvold & Wiebe 2007). L'asynchronisme produit donc moins de jeunes à l'envol, mais ils sont de meilleures qualités (Amundsen & Slagsvold 1991).

Le succès à l'envol de la population étudiée (83,5 %) est relativement élevé et dans l'intervalle signalé pour le Gobe-mouches noir dans de nombreuses régions d'Europe (entre 60 % et 99,8 %, Lundberg & Alatalo 1992; voir aussi Sanz 1997). Le nombre de jeunes à l'envol chez le Gobe-mouches noir est affecté par l'habitat où les valeurs inférieures sont observées dans les forêts de conifères par rapport aux forêts caducifoliées (Sanz 1995) et/ou les conditions météorologiques pendant la saison de reproduction (Lundberg & Alatalo 1992). Le faible succès à l'envol observé en fin de saison dans notre étude est la conséquence d'une mortalité naturelle. En absence d'une forte prédation, la qualité et la disponibilité de la nourriture, la dégradation des conditions environnementales et la qualité parentale (femelles âgées vs jeunes) semblent affecter la survie des oisillons. Une autre raison explique l'augmentation du taux de mortalité des poussins: en fin de saison nous assistons en effet, à une augmentation de la fréquence d'éclosion asynchrone. D'après Stenning (2008), ce phénomène a pour effet de provoquer une réduction des couvées plus efficace pour permettre la survie

d'au moins un ou deux pullis. Le climat sec des habitats méditerranéens est soupçonné de constituer de mauvaises conditions pour l'élevage des oisillons en fin de saison (voir par exemple, Belda 1991). Cela a également été suggéré par (Blondel *et al.* 1987) pour expliquer les résultats de la fin de la saison de reproduction en Corse. Le faible succès à l'envol observé en 2010, lorsque le taux de mortalité des poussins était élevé, a été causé par de mauvaises conditions météorologiques (vents violents) survenues au cours de quelques nuits pendant la période de nidification. Une autre raisons qui explique le faible succès à l'envol en 2010 c'est : la période de ponte qui a été prolongée par rapport aux saisons de reproduction suivantes (52 jours en 2010 contre 44 en 2011 et 38 en 2012).

Dans la population étudiée, le succès à l'envol est positivement corrélée à la grandeur de ponte, un résultat qui n'a pas été rapporté très souvent (Williams 1994). Une explication possible pourrait être que les couples de Gobe-mouches de l'Atlas de bonne qualités, principalement les sujets âgés, arrivent tôt et choisissent les meilleurs territoires et produisent de grandes couvées et beaucoup de jeunes à l'envol. Ces effets ont été décrits chez le Gobe-mouches noir et certaines espèces aviaires (Askenmo 1982, Goodburn 1991, Lundberg & Alatalo 1992, Wang *et al.* 2007).

## 5. CONCLUSION

Notre étude fournit pour la première fois des données fondamentales sur l'écologie de la reproduction d'une population de Gobe-mouches de l'Atlas nichant dans une subéraie d'altitude dans le Nord-est Algérien. Nous montrons que les caractéristiques de cette population (par exemple, une seule ponte, l'assistance des mâles pendant l'incubation et le taux de mortalité) sont similaires à des populations européennes de Gobe-mouches noir et à d'autres espèces de passereaux, tandis que d'autres caractéristiques telles que la densité de la population, la date d'arrivée et de ponte, la grandeur de ponte et le taux de prédation sont distincts. Nous pensons que certaines de ces différences sont dues à la qualité de l'habitat (sempervirente vs caducifoliée) et aux conditions environnementales (température élevée dans la région du nord-est Algérien par rapport au climat des zones tempérées, qui conduit à une disponibilité trophique inférieure en quantité et en qualité).

Les résultats obtenus dans la présente étude suggèrent que la faible grandeur de ponte observée chez notre population de Gobe-mouches de l'Atlas a été compensée par un succès d'envol relativement élevé, assurant ainsi le succès de reproduction global de cette espèce. Cette tendance suggère que les populations de Gobe-mouches de l'Atlas peuvent avoir une dynamique durable.

Le déclin du succès de reproduction observée chez notre population avec l'avancement de la saison est dû à une réduction de la grandeur de ponte et une augmentation saisonnière du taux de mortalité des poussins. Cela confirme l'idée que chez les oiseaux migrateurs de longue distance qui font une seule ponte, les performances de reproduction devraient diminuer avec l'avancement de la saison de reproduction en raison de la détérioration progressive des conditions alimentaires.

La faible grandeur de ponte observée dans la population étudiée peut être expliquée par l'adaptation à la faible densité de la nourriture disponible dans la forêt sempervirente. Cependant, la faible saisonnalité de l'habitat sempervirent (un pic large mais faible en

abondance des chenilles) explique la plus longue période de ponte, la petite baisse saisonnière de la grandeur de ponte et la faible proportion de l'éclosion asynchrone.

Nos résultats justifient d'autres recherches principalement sur la composition de l'alimentation, l'effort parental, la synchronisation entre le moment de la reproduction et de l'abondance de nourriture (voir chapitre 3). Il est important également de disposer de données sur les parasitoses et leur effet sur les performances reproductrices ainsi que sur les conditions morphologique des poussins (voir chapitre 4). Ces données sont utiles pour mieux comprendre l'écologie de la reproduction et de la phénologie de l'espèce. Il serait également intéressant de comparer nos résultats avec des données d'autres populations de Gobe-mouches de l'Atlas nichant dans d'autres types de forêts Nord-africaines.

## **CHAPITRE 03**

# **CROISSANCE ET ECOLOGIE ALIMENTAIRE DES POUSSINS DE GOBE-MOUCHES DE L'ATLAS**





## 1. INTRODUCTION

La disponibilité alimentaire présente des variations spatio-temporelles importantes qui influent le fonctionnement des populations et les traits d'histoire de vie des organismes (Martin 1987). Chez les oiseaux nidicoles, l'investissement des parents pour nourrir leurs poussins est très important puisqu'il détermine la survie et la croissance. La qualité et la quantité de pullis produits dépendent de la capacité des parents à apporter assez de nourriture au nid (Van Balen 1973, Dias & Blondel 1996, Blondel *et al.* 2006).

Pour les oiseaux insectivores, l'abondance des arthropodes au moment de l'exigence maximum de nourriture de leurs jeunes est un facteur essentiel du succès de la reproduction (Lack 1968, Perrins 1991). Par ailleurs, la température du printemps détermine le pic d'abondance des chenilles de lépidoptères, la principale nourriture des oisillons en croissance (Cramp & Perrins 1993, Bureš 1995, Visser *et al.* 1998, Visser & Holleman 2001, Wiley *et al.* 2007, Veen *et al.* 2010, Burger *et al.* 2012). La période optimale de l'abondance des chenilles est plutôt courte en raison de sa dépendance de la période du développement de feuilles fraîches (Lack 1954, Perrins 1970, Van Dongen *et al.* 1997, Visser & Holleman 2001). La synchronisation entre le pic d'abondance des chenilles et la phénologie de la reproduction des oiseaux est la principale pression de sélection sur le calendrier de nidification des passereaux (Blondel *et al.* 1993, Noordwijk *et al.* 1995).

La phénologie de reproduction de la plupart des oiseaux et le pic de leurs ressources alimentaires progressent lorsque la température augmente (Dunn & Winkler 2010). Au cours des deux dernières décennies, les preuves des effets écologiques du réchauffement climatiques sur les populations d'oiseaux ont augmenté (Järvinen 1994, Crick *et al.* 1997, Winkel & Hudde 1997, Forchhammer *et al.* 1998, McCleery & Perrins 1998, Visser *et al.* 1998, Brown *et al.* 1999, Crick & Sparks 1999, Slater 1999, Przybylo *et al.* 2000, Sæther *et al.* 2000, Silleet *et al.* 2000, Both & Visser 2001, Moss *et al.* 2001). Le changement climatique est donc perçu comme un phénomène qui peut entraîner à long terme des perturbations sur la phénologie de reproduction (Parmesan & Yohe 2003, Visser Holleman & Gienapp 2006). Buse & Good (1996), Buse *et al.* (1999) ont démontré que les températures élevées

provoquent un débourrement précoce de chênes. Une augmentation de la température printanière ne semble pas affecter la synchronisation entre le débourrement et l'émergence des chenilles (Buse & Good 1996, Buse *et al.* 1999, Visser & Holleman 2001), mais la période de développement des chenilles peut être raccourcie (Buse *et al.* 1999). Ces auteurs ont prédit que le réchauffement climatique pourrait changer la synchronisation entre le moment de la reproduction et celui de la disponibilité alimentaire. Møller *et al.* (2008) ont émis l'hypothèse que les populations d'oiseaux migrateurs qui n'ont pas présenté une synchronie entre la période de ponte et le pic de nourriture peuvent décliner. Both *et al.* (2006) ont constaté un déclin d'environ 90 % chez des populations du gobe-mouches qui présentent une forte asynchronie avec le pic alimentaire, et seulement de 10% pour les populations qui présentent une certaine asynchronie.

Face à cette situation, certaines populations d'oiseaux insectivores ont montré des réponses phénologiques (Buse *et al.* 1999). Par exemple, les Mésanges charbonnières *Parus major* et les Gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca* aux Pays-Bas avancent leur période de reproduction avec l'avancement du pic de leur proie préférée (les chenilles) (Visser *et al.* 1998, Both *et al.* 2009). Les Mésanges charbonnières à Oxford en Angleterre ajustent leur période de reproduction en parfaite synchronie avec le moment du pic des chenilles (Cresswell & Mccleery 2003, Charmantier *et al.* 2008), tout comme les Mésanges charbonnières et les Gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis* en République Tchèque (Bauer *et al.* 2010). Pour la Mésange charbonnière qui hiverne dans les zones où elle niche, le défi semble simple, mais pour les Gobe-mouches, rien ne permet de prévoir la précocité ou le retard du printemps depuis ses zones d'hivernage (Hüppop & Winkel 2006).

La variation saisonnière de la disponibilité alimentaire peut affecter la croissance des poussins et par conséquent leur survie et leur recrutement. Le taux de croissance des poussins est aussi influencé par la taille de la couvée, la date de ponte, l'habitat, la localisation géographique (Ricklefs 1983), ainsi que la santé des oisillons (Brisbin *et al.* 1986). L'étude de la croissance des poussins peut être un outil utile pour déterminer le succès de la reproduction dans une population ainsi que la qualité de son habitat (y compris la disponibilité alimentaire; Gibb 1950, van Balen 1973 et les effets de variation de l'environnement McCarty & Winkler 1999). La période de nidification est l'un des moments les plus difficiles énergétiquement dans la vie d'un oiseau (Ricklefs 1983, Lepczyk & Karasov 2000); donc l'étude de la croissance des oisillons nidicoles peut également fournir des informations importantes sur les perspectives d'une population pour la croissance et/ou sa stabilité future (Visser 1998).

La région méditerranéenne a été identifiée comme le point chaud "*Hotspot*" le plus important du changement climatique dans le monde entier avec un déclin de plus de 20% des précipitations entre avril et septembre (Gibelin & Deque 2003, Giorgi 2006). Selon l'IPCC (2001), le changement climatique provoque dans les écosystèmes méditerranéens, des conditions plus chaudes et plus sèches qui vont forcer les espèces à changer.

Du fait de ce changement climatique, les populations du Gobe-mouches de l'Atlas, comme d'autres populations d'oiseaux en Afrique du Nord, subissent des conditions plus chaudes et plus sèches au début de l'été. Cela pourrait nous amener à prédire une série de perturbations au niveau de la disponibilité alimentaire, la reproduction et l'élevage des poussins.

Dans ce chapitre, nous avons examiné si la période d'élevage des poussins du Gobe-mouches de l'Atlas est en bonne synchronie avec le maximum de la disponibilité alimentaire. De plus, nous avons procédé à une étude détaillée du régime alimentaire et sa variation saisonnière, ainsi que des conditions morphologiques des poussins en croissance et les stratégies adoptées par les parents pour compenser les effets des variations trophiques saisonnières.

## 2. MATERIEL ET METHODES

### 2. 1. Abondance des chenilles et synchronisation avec la période de reproduction

L'étude a été réalisée durant la saison de reproduction 2012 où nous avons suivi la phénologie de débourrement des arbres de *Quercus suber*, en inspectant à chaque sortie 15 à 20 arbres pris au hasard dans le site d'étude. Pour cela, nous avons utilisé une échelle établie par Du Merle et Mazet (1983).

### 2. 2. Etude du régime alimentaire des poussins

Pour l'étude du régime alimentaire, nous avons utilisé la technique des colliers. Cette technique a déjà été utilisée par Willson (1966), Faivre (1986), Auger & Faivre (1993), Sakraoui (2000), Bouslama (2002), Lahlah (2011) pour étudier le régime alimentaire des poussins de la Mésange bleue et ceux de l'Hirondelle de fenêtre *Delichon urbica meridionalis*. Elle consiste à placer un fil métallique fin et gainé autour du cou des oisillons (âgés de 5 à 13 jours; les poussins quittent le nid entre 14 et 16 jours) pour retenir les proies sans bloquer leur respiration. Les colliers ont été placés le matin durant une heure entre 8:00 et 12:00 hrs). Les proies sont collectées par la suite dans le gosier des poussins à l'aide d'une pince accompagnée par de légères pressions avec le pouce sur le cou (Chabi 1998).

Les proies collectées ont été conservées dans des boîtes numérotées remplies d'éthanol à 70 % pour une quantification volumétrique et une identification taxonomique. Le volume des proies a été mesuré à l'aide d'un tube gradué rempli d'eau.

Les proies de petite taille ont été examinées sous loupe binoculaire afin de déterminer l'ordre auquel elles appartiennent. En raison de détérioration des quelques proies ou à cause de leur très petite taille, l'identification s'est avérée impossible et ces proies ont été classées dans le groupe «Autre» dans le régime alimentaire.

Le régime alimentaire des poussins a été étudié à différents moments de la saison (entre le 05 mai, date de ponte du couple le plus précoce et 15 juin date de ponte du couple le plus tardif): 10 nichées en début de saison DDS (date de ponte entre le 05 mai et le 18), 10 nichées au milieu de saison MDS (date de ponte du 19 mai au 01 juin) et 10 nichées en fin de saison FDS (date de ponte du 02 juin au 15 juin).

### **2. 3. Fréquence de nourrissage des poussins**

Les fréquences de nourrissage ont été suivies pour des nichées à différents âges et à différents moments de la saison en utilisant une caméra vidéo Sony DCR-HC36 installée 3 à 4 m en face du trou d'envol du nichoir tôt le matin (utiliser un zoom de X20). Nous n'avons comptabilisé que les visites où les parents avaient des proies au bec.

L'enregistrement a duré 1 heure pour chaque nichée, ce qui nous a faits 148 heures d'observation, dont 76 heures en début de saison, 41 en milieu et 31 en fin de saison. Ces observations ont permis de calculer la fréquence de nourrissage des poussins qui est le rapport entre le nombre de visite parentale et le nombre de poussins présents aux nids durant l'élevage pour une heure de temps.

### **2. 4. Paramètres morphologiques et croissance des oisillons**

Un à deux oisillons de la couvée, de différentes périodes, ont été sélectionnés pour une étude détaillée de la croissance. Les oisillons ont été pesés et leur longueur du tarse, de l'aile et du bec mesurées quotidiennement entre 08:00 et 13:00 h (les mêmes nids ont été visités au même moment de la journée). Les oisillons ont été identifiés individuellement jusqu'au sixième jour, quand ils ont été bagués avec des bagues en plastique colorées, en coupant des touffes de duvet sur la tête ou les ailes. Les oisillons âgés de 0 - 5 jours ont été pesés avec une balance à ressort Pesola 10 g (précision 0,05 g) et les oisillons âgés de plus de 5 jours avec une balance à ressort Pesola 30 g (précision 0,1 g). La longueur de l'aile (étalée et pliée) et des rectrices extérieures a été mesurée par la méthode de corde maximale (Svensson 1975). La longueur du tarse et du bec a été mesurée avec un pied à coulisse avec une précision de 0.1 mm.

### **2. 5. Paramètres morphologiques des adultes**

Les femelles ont été capturées sur les œufs après au moins 10 jours d'incubation, ou sur les jeunes fraîchement éclos. En s'approchant discrètement du nichoir, on bouche le trou d'envol et la couveuse est délicatement capturée à la main, baguée et mesurée avant d'être replacée sur ses œufs. Certaines femelles s'envolent lors de notre approche et ne peuvent alors être capturées de cette manière.

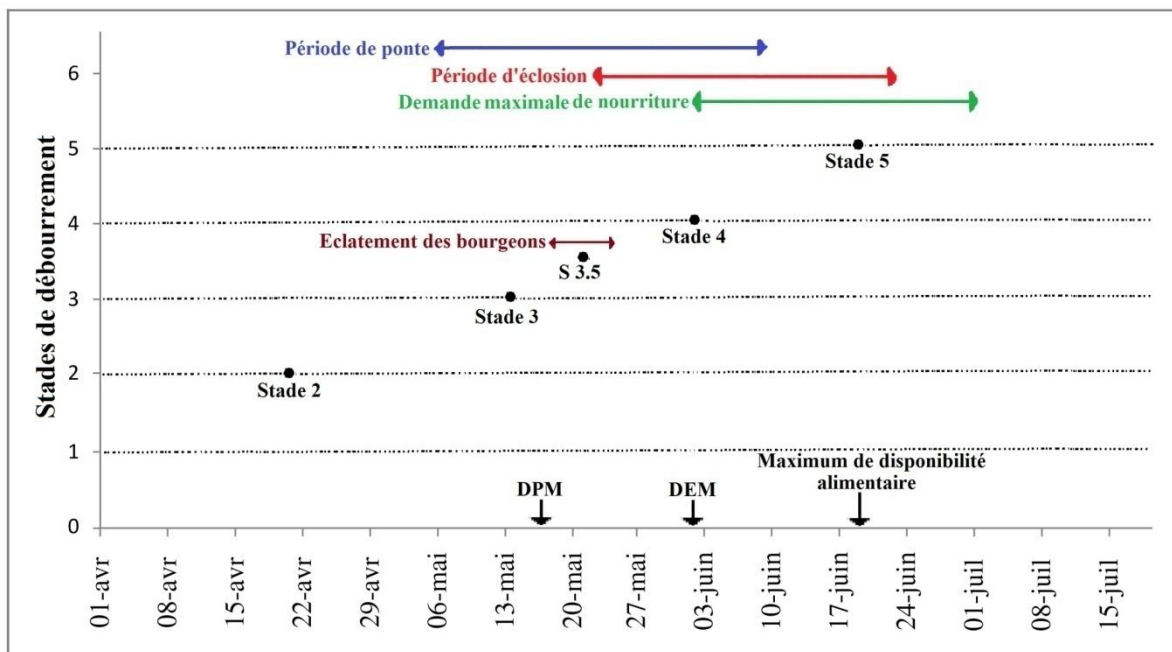
Les mâles (et les femelles qui n'auraient pas été capturées avant) sont capturés lors du nourrissage, alors que les jeunes ont entre 4 et 10 jours. Ces procédures de capture permettent

d'éviter l'abandon du nid (Ravussin *et al.* 2007). Une planchette pivotante clouée sur le nichoir, reliée à un fil de pêche est actionnée par l'observateur de manière à fermer le trou d'envol lorsque l'adulte est à l'intérieur. Le nichoir est ensuite entouré d'un petit filet dans lequel l'oiseau est pris lorsqu'on ouvre le piège ou la porte de contrôle. Cette technique nécessite beaucoup d'attention et de précision dans l'action de capture, mais, par rapport à un piège automatique, elle présente l'avantage du choix de la capture. Les oiseaux adultes ont été bagués pesés et mesurés (longueur du tarse, de l'aile, de la queue, du bec et la tache frontale chez les mâles). Les adultes capturés ont été marqués à l'aide d'une combinaison unique de bagues en plastique colorées.

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Synchronisation de la période de reproduction avec le débourrement du chêne-liège

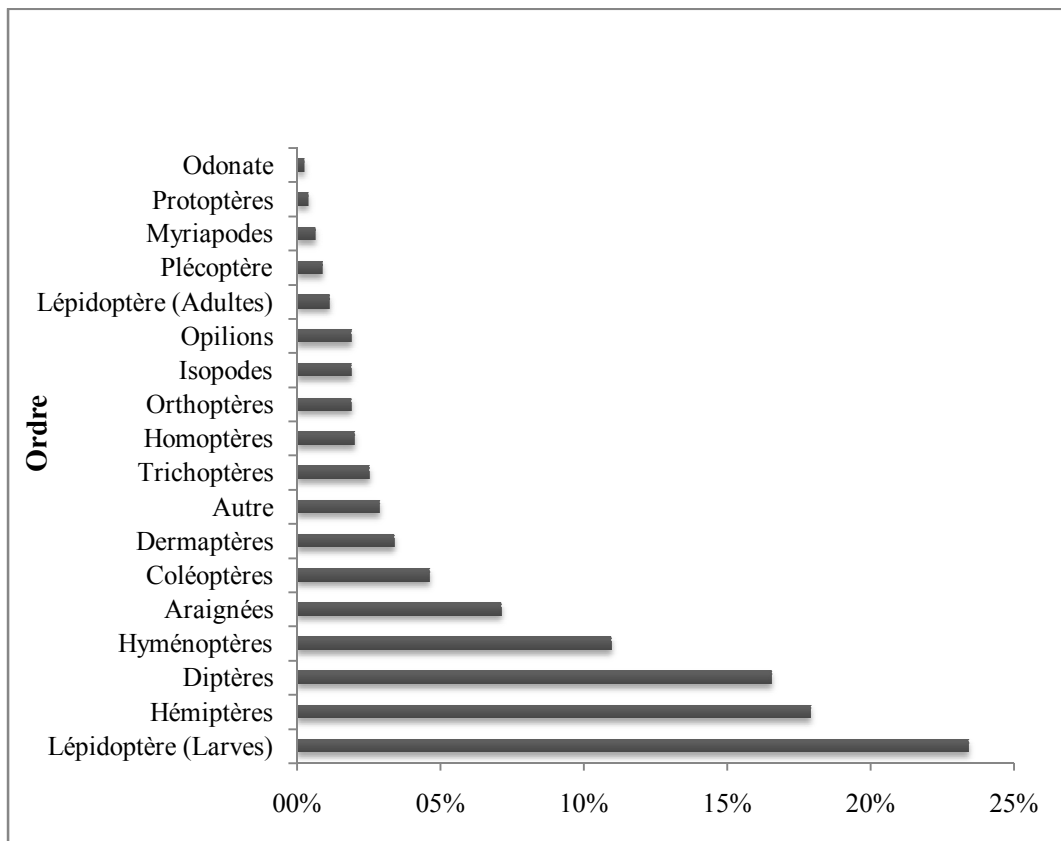
La date de ponte moyenne se situe vers le 16 mai 2012 et la date d'éclosion moyenne se situe vers le 02 juin. Le maximum de ponte est observé entre les stades 3 et 3,5 du débourrement. Le stade 5 (jeunes feuilles) qui représente le pic d'abondance des chenilles est atteint le 19 juin, soit 33 jours après la date de ponte moyenne et 17 jours après la date d'éclosion moyenne (figure 27). Il semble exister une bonne synchronisation entre la période d'élevage des jeunes et le pic d'abondance des chenilles dans notre zone d'étude.



**Figure 27.** Phénologie du débourrement du chêne-liège dans la subéraie d'El Ghoora et de la reproduction de Gobe-mouches de l'Atlas. DPM: date de ponte moyenne, DEM: date d'éclosion moyenne.

### 3.2. Composition et structure du régime alimentaire

Le total des proies collectées durant les deux saisons de reproduction (2011 – 2012) est de 804 items, elles ont été récoltées auprès de 125 oisillons âgés de 5 à 13 jours dans 30 couvées. Le régime alimentaire des oisillons est principalement composé par des larves de lépidoptères (23,4 %). Les Hémiptères représentent le deuxième groupe le plus abondant des items identifiés avec une proportion de 17,9 % (représenté principalement par les punaises de bois). Les Diptères occupent le troisième rang dans la composition du régime alimentaire de l'espèce avec un pourcentage de 16,5 % parmi les proies apportées. Le reste du régime est composé d'Hyménoptères, d'Araignées et de Coléoptères, à divers stades de développement. Les proportions des différentes catégories de proies apportées sont présentées dans la (figure 28).



**Figure 28.** Proportions (%) de différentes catégories de proies dans le régime alimentaire des poussins de Gobe-mouches de l'atlas.



La proportion de chenilles dans le régime alimentaire présente une forte diminution saisonnière et cela au profit d'Hémiptères (ANOVA,  $F_{2,18} = 120,78$ ,  $P < 0,0001$ ). Celle-ci passe de 38,13 % au début de saison (D.D.S) à 10,3 % en fin de saison (F.D.S) (tableau 06).

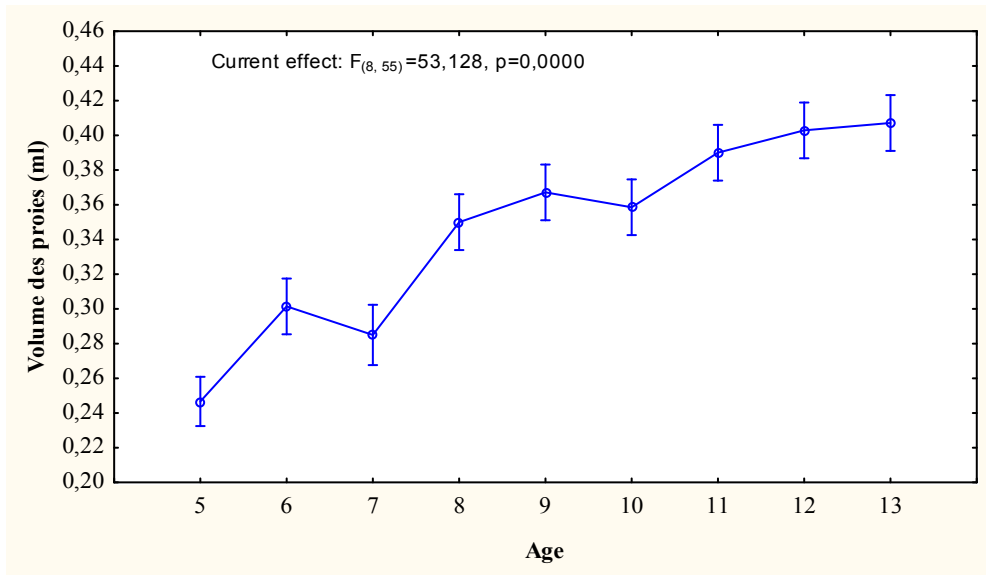
**Tableau 06.** Variation saisonnière du régime alimentaire des poussins du Gobe-mouches de l'atlas.

ORDRE	DDS	MDS	FDS	ANOVA	TOTAL	EN %
Lépidoptère (Larves)	114	49	25	$P < 0,0001^{***}$	188	23,4
Hémiptères	6	42	96	$P < 0,0001^{***}$	144	17,9
Diptères	71	40	22	$P = 0,001^{**}$	133	16,5
Hyménoptères	41	31	16	$P = 0,001^{**}$	88	10,9
Araignées	27	18	12	$P = 0,009^*$	57	7,1
Coléoptères	10	16	11	n.s	37	4,6
Dermaptères	4	12	11	n.s	27	3,3
Trichoptères	3	10	7	n.s	20	2,5
Homoptères	0	7	9	n.s	16	2
Orthoptères	2	6	7	n.s	15	1,9
Isopodes	5	6	4	n.s	15	1,9
Opilions	3	5	7	n.s	15	1,8
Lépidoptère (Adultes)	2	4	3	n.s	9	1,1
Plécoptère	0	3	4	n.s	7	0,9
Myriapodes	0	2	3	n.s	5	0,6
Protoptères	0	0	3	n.s	3	0,4
Odonate	0	0	2	n.s	2	0,2
Autre	6	12	5	n.s	23	2,8
Total	294	263	247	n.s	804	100

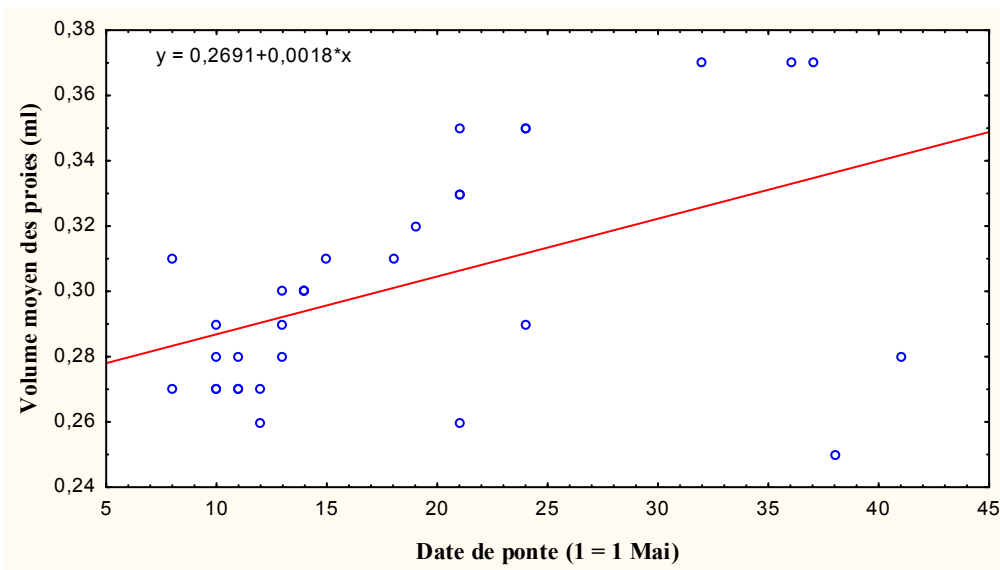
DDS : Début de saison, MDS ; Milieu de saison, FDS : Fin de saison.

\* significative; \*\* hautement significative; \*\*\* très hautement significative; n.s : non significative.

Le volume des proies apportées a évolué en fonction de l'âge des poussins (ANOVA:  $F_{8,55} = 53,13$ ,  $P < 0,0001$ , figure 29). Nous constatons que celui-ci augmente avec l'âge de ces derniers (figure 29). Le volume moyen des proies a varié de 0,25 ml en J<sub>5</sub> à 0,40 ml en J<sub>13</sub> (figure 29). Le volume moyen des proies apportées entre J<sub>5</sub> et J<sub>13</sub> a tendance à augmenter avec l'avancement de la saison (Régression linéaire:  $\text{Ponte} = 0,0018 \pm 0,0006$ ,  $F_{1,30} = 8,95$ ,  $P = 0,005$ ,  $r^2 = 0,23$ , figure 30). Le volume moyen des proies en fin de saison est supérieur à celle du début de saison.



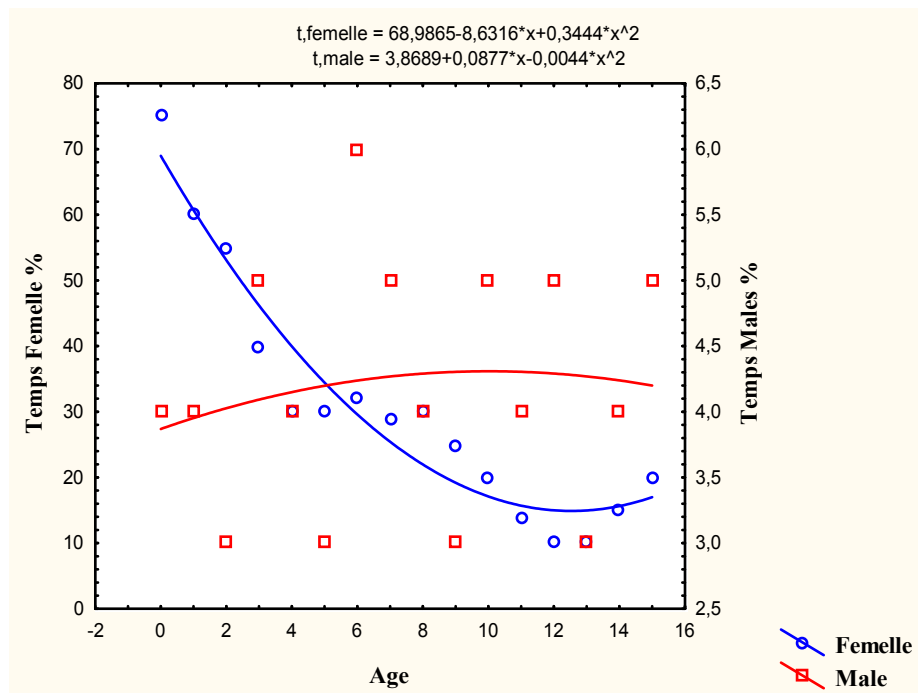
**Figure 29.** Variation du volume moyen des proies apportées en fonction de l'âge des poussins.



**Figure 30.** Corrélation entre le volume moyen des proies et la date de ponte.

### 3.3. Fréquence de nourrissage des poussins

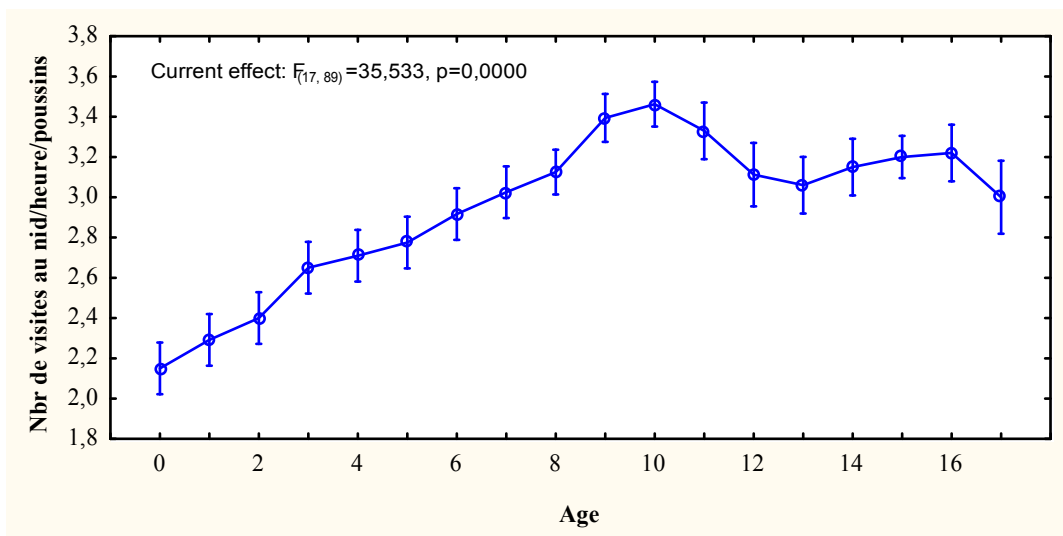
Le suivi réalisé à partir de sessions d'enregistrement des couples permet d'analyser plus précisément les différents comportements associés à l'élevage des poussins et de chercher à identifier les facteurs susceptibles d'influencer les soins parentaux. Ainsi, le temps alloué par la femelle au nid évolue au cours de la période d'élevage: à l'éclosion elle y consacre 70 % de son temps. Elle y passe encore près de 45 % au troisième jour après l'éclosion. Ensuite elle ne protège pratiquement plus les poussins et ne fréquente le nichoir que de 10 à 20 % de son temps essentiellement pour leur toilette et leur alimentation. A partir de l'âge de 14 jours le temps alloué par la femelle au nid présente une légère augmentation et cela pour assister les poussins à l'envol (figure 31). Le mâle lui n'est présent au nid que 3 à 6 % de son temps quel que soit le stade de la nichée (figure 31).



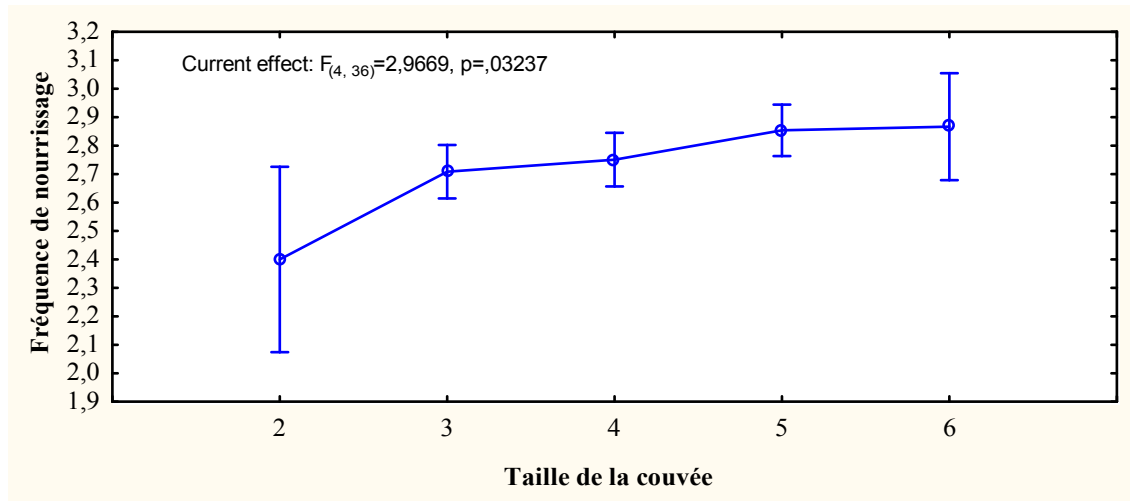
**Figure 31.** Proportion du temps passé par les parents au nid au cours de la période d'élevage. n = 42 nichées.

La fréquence de nourrissage noté sur l'ensemble de l'étude est en moyenne de 2,95 visites au nid /heure /poussin  $\pm$  0,40 SD et varie de 2 visites au nid/ heure /poussin à 3,7 visites au nid /heure /poussin. La fréquence moyenne de nourrissage varie de façon significative en fonction de l'âge des poussins (ANOVA:  $F_{17,89} = 35,53$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n = 107$  poussins, figure 32). Elle passe de 2,3 visites /heure /oisillon pour des poussins âgés de 1 jour à 3.46 visites à l'âge de 10 jours, à partir duquel elle diminue jusqu'aux 13<sup>ème</sup> jours où nous observons une légère augmentation et cela jusqu'à l'envol (figure 32).

Les fréquences de nourrissage présentent des variations significatives en fonction de la taille de la couvée (nombre de poussins dans le nid) (ANOVA:  $F_{4,36} = 2,97$ ,  $p = 0,032$ ,  $n = 41$ , figure 33). De plus, les fréquences de nourrissage enregistrées sont nettement plus élevées en début qu'en fin de saison, et ce pour différentes classes d'âge (DDS:  $21,9 \pm 2,7$  vs FDS:  $10,5 \pm 2,3$  visites / heure).



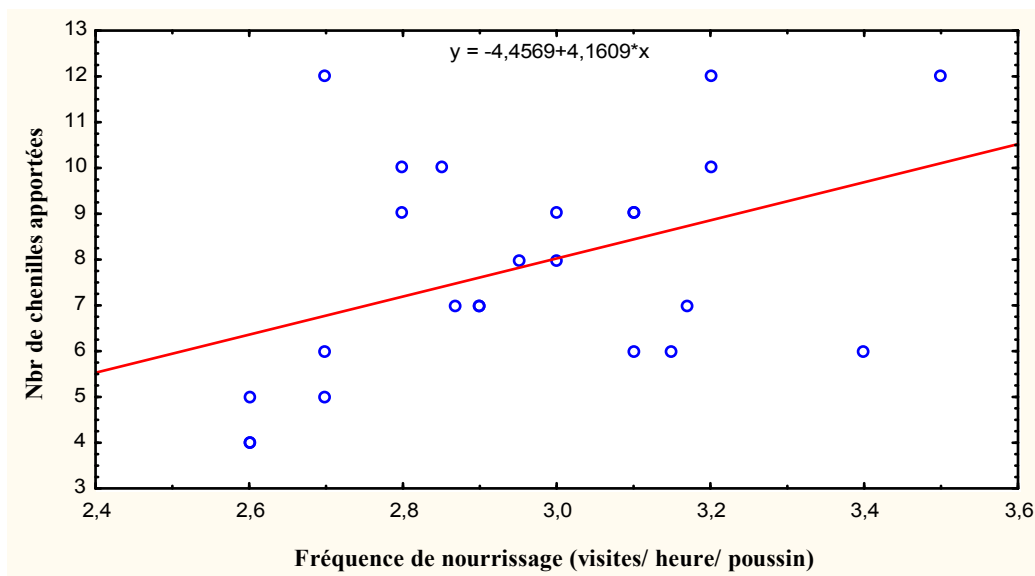
**Figure 32.** Variation de la fréquence moyenne de nourrissage en fonction de l'âge des poussins.



**Figure 33.** Variation de la fréquence moyenne de nourrissage en fonction de la taille de couvée.

Les deux parents nourrissent leurs jeunes et aucune différence de la fréquence de nourrissage n'a été observée entre les deux parents (échantillons appariés *t-test*,  $t = 0,89$ ,  $p = 0,12$ ,  $dl = 62$ ). Le taux moyen d'alimentation par heure est de  $7,9 \pm 1,2$  visites (varie de 6,0 à 11,  $n = 43$ ) chez les femelles et de  $7,7 \pm 1,4$  visites (varie de 6,0 à 10,  $n = 41$ ) chez les mâles.

Parmi les 2310 visites enregistrées sur la période d'enregistrement, 1170 ont été faites par les femelles et 1140 par des males. La durée, entre deux visites au nid, notée dans cette étude varie d'un jour à l'autre (ANOVA:  $F_{17,46} = 1,21$ ,  $p = 0,03$ ) mais ne présente aucune relation avec l'âge des poussins ( $r = 0,37$ ,  $P = 0,078$ ). La plus grande durée entre deux visites au nid notée est de 34 minutes. Nous avons observé une relation positive entre le nombre de chenilles apportées et la fréquence de nourrissage ( $r = 0,428$   $p = 0,037$ ,  $n = 24$ , figure 34).



**Figure 34.** Corrélation entre le nombre de chenilles apportées et la fréquence de nourrissage.

### 3.4. Paramètres morphométriques des poussins

Aucune différence significative, dans les taux de croissance moyens et les mesures à l'éclosion et à l'envol de tous les paramètres morphométriques étudiés, a été trouvée entre les années d'études (ANOVA: toutes les valeurs de P sont supérieures à 0,05), de sorte que toutes les données ont été rassemblées pour d'autres analyses.

### 3.4.1. Masse des poussins

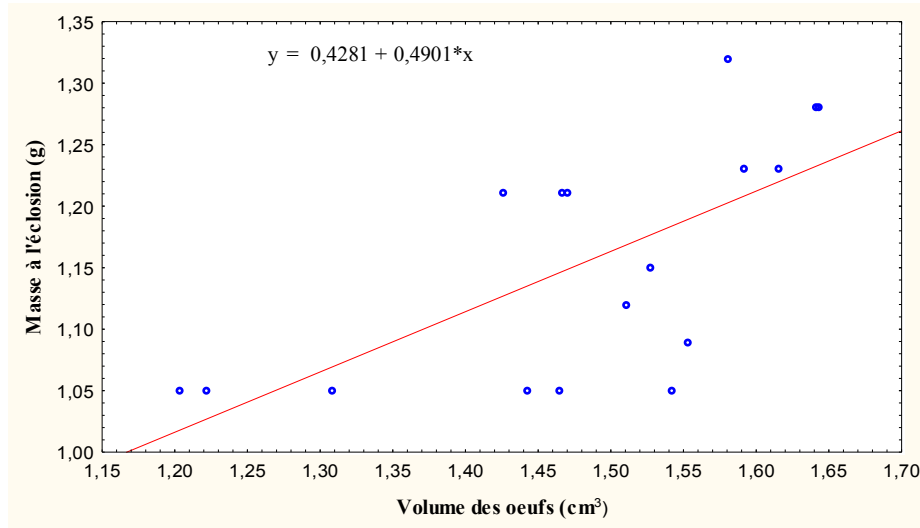
A l'éclosion, les poussins de Gobe-mouches de l'Atlas pèsent en moyenne  $1,17 \pm 0,094$  g ( $1,05 - 1,32$  g), soit 73 % environ du poids moyen des œufs et 9,5 % de la masse moyenne à l'envol ( $J_{15}$ ) qui est de  $12,47 \pm 1,18$  g (varie de  $8,75 - 14,5$  g).

La masse moyenne à l'éclosion ne diffère pas significativement en fonction de la saison (tableau 07). Le volume moyen des œufs de chaque nichée est le seul paramètre qui présente une corrélation positive avec la masse moyenne des poussins à l'éclosion (Régression linéaire:  $\text{Ponte} = 0,428 \pm 0,006$ ,  $F_{1,15} = 12,29$ ,  $P = 0,003$ ,  $r^2 = 0,41$ , figure 35).

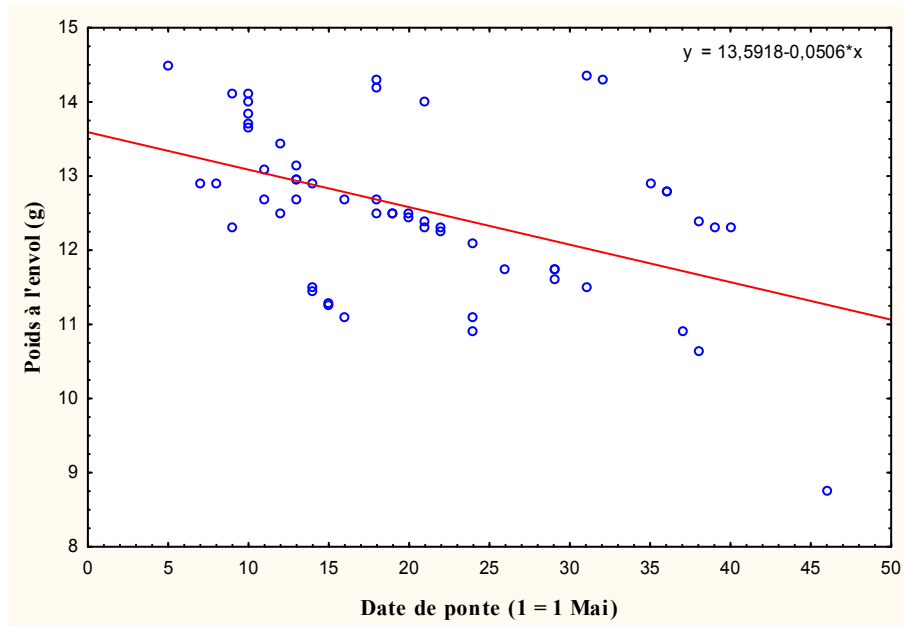
La masse des poussins à l'envol est corrélée négativement avec la date et la grandeur de ponte (Régression linéaire: date de ponte:  $\text{Ponte} = 0,051 \pm 0,0131$ ,  $F_{1,55} = 14,91$ ,  $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,21$ , figure 36, tableau 07 ; grandeur de ponte:  $\text{Ponte} = - 0,451 \pm 0,15$ ,  $F_{2,55} = 8,92$ ,  $P = 0,004$ ,  $r^2 = 0,14$ , figure 37).

**Tableau 07.** Variation de la masse des poussins à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.

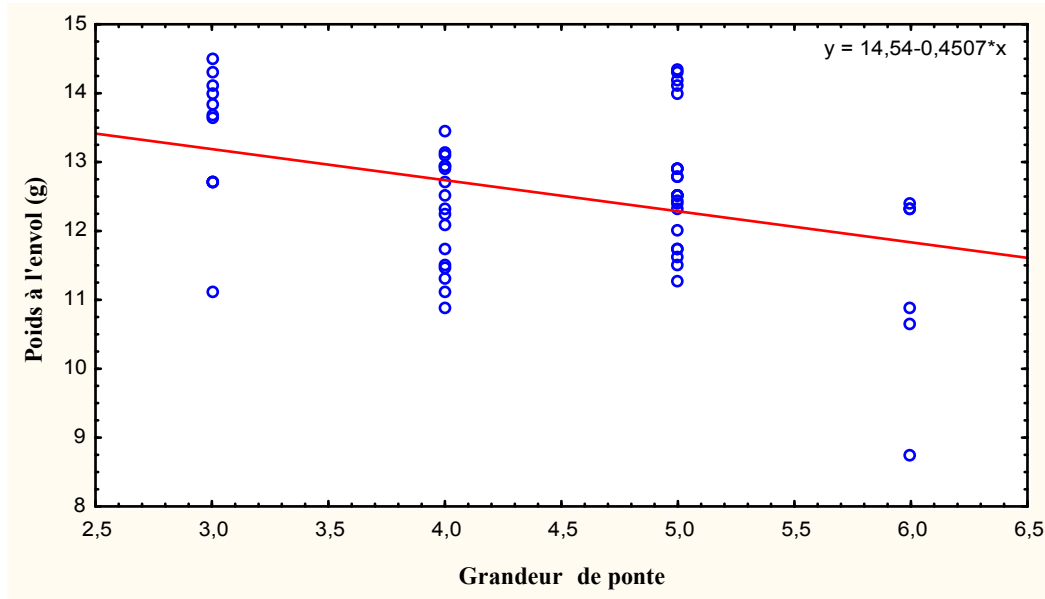
Paramètres	DDS	MDS	FDS	n	ANOVA
Masse à l'éclosion $J_0$ (g)	1,15	1,13	1,11	17 poussins	$F_{2,15} = 1,64$ , $p = 0,187$
Masse à l'envol $J_{15}$ (g)	13,1	12,42	11,84	57 poussins	$F_{2,55} = 33,06$ , $P < 0,0001$ ***



**Figure 35.** *Corrélation entre la masse moyenne des poussins à l'éclosion et le volume moyen des œufs de chaque nichée.*

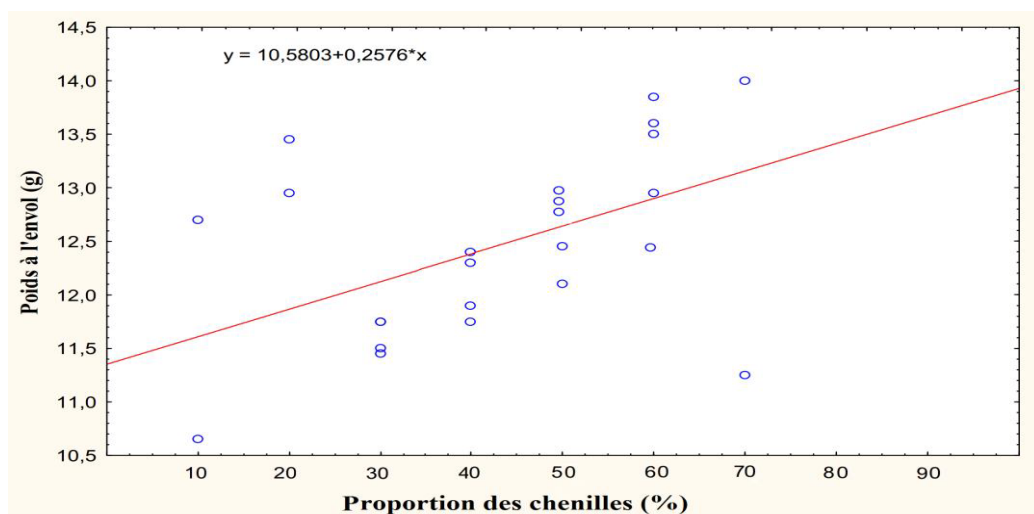


**Figure 36.** *Corrélation entre la masse moyenne des poussins à l'envol et la date de ponte.*



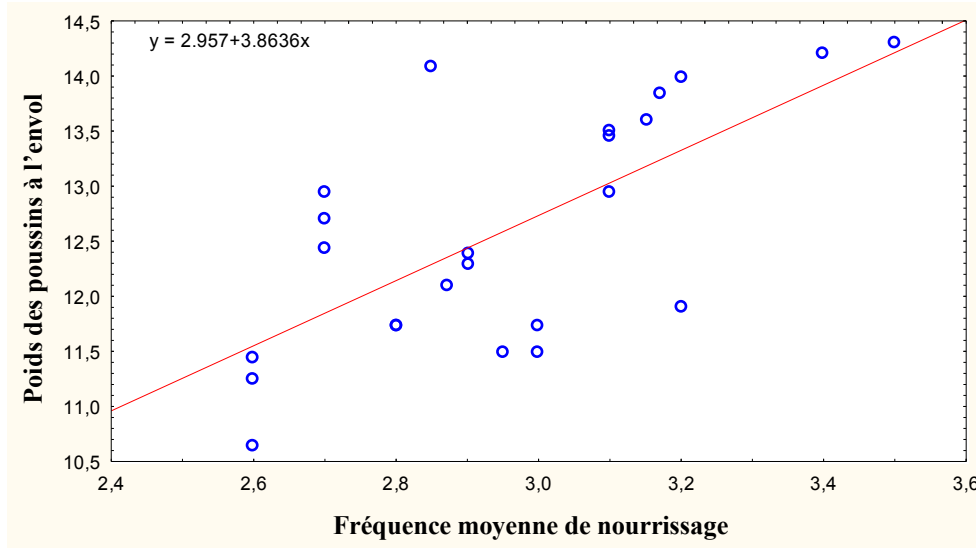
**Figure 37.** *Corrélation entre la masse moyenne des poussins à l'envol et la grandeur de ponte.*

La masse moyenne à l'envol est positivement corrélée avec la proportion de chenilles dans le régime alimentaire (Régression linéaire:  $\text{ponte} = 0,26 \pm 0,077$ ,  $F_{1,22} = 11,06$ ,  $p = 0,003$ ,  $r^2 = 0,58$ ,  $n = 24$  nichées, figure 38). En outre, il y a une forte corrélation entre la masse à l'envol et les performances de recherche de nourriture des parents (Régression linéaire:  $\text{ponte} = 2,96 \pm 0,67$ ,  $F_{1,22} = 19,28$ ,  $p = 0,0002$ ,  $r^2 = 0,46$ ,  $n = 24$  nichées, figure 39).



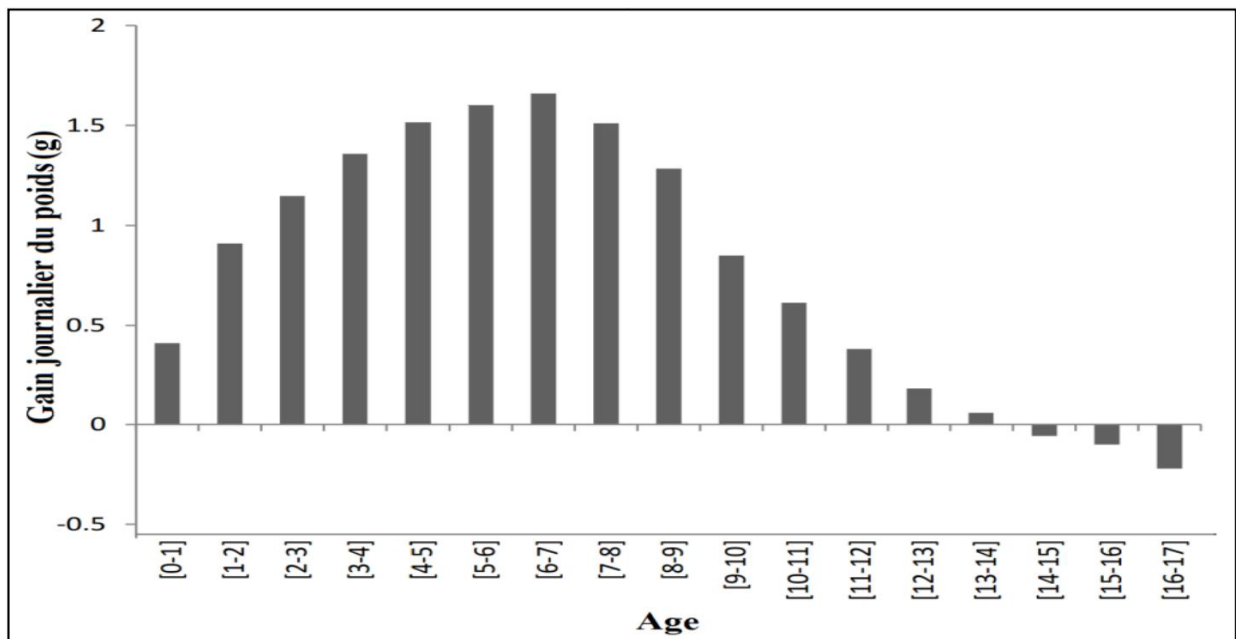
**Figure 38.** *Corrélation entre la masse moyenne à l'envol et la proportion (%) de chenilles dans le régime alimentaire.*





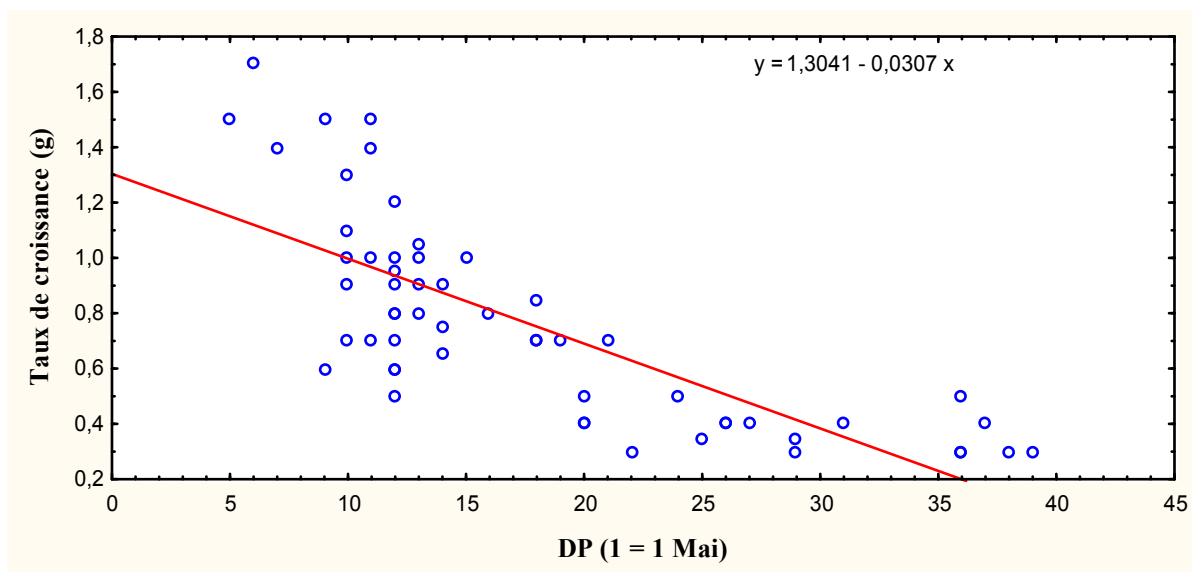
**Figure 39.** Corrélation entre la masse moyenne à l'envol (g) et la fréquence moyenne de nourrissage.

Le taux de croissance journalier moyen du poids des poussins est de  $0,75 \pm 0,62$  g, et le gain journalier maximum peut atteindre 1,7 g (figure 40). Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, on note une augmentation du taux de croissance journalier en fonction de leur âge et cela jusqu'au sixième jour. A partir du septième jour, une diminution très hautement significativement du taux de croissance est observée ( $r = -0,918$ ,  $p < 0,0001$ , figure 40).



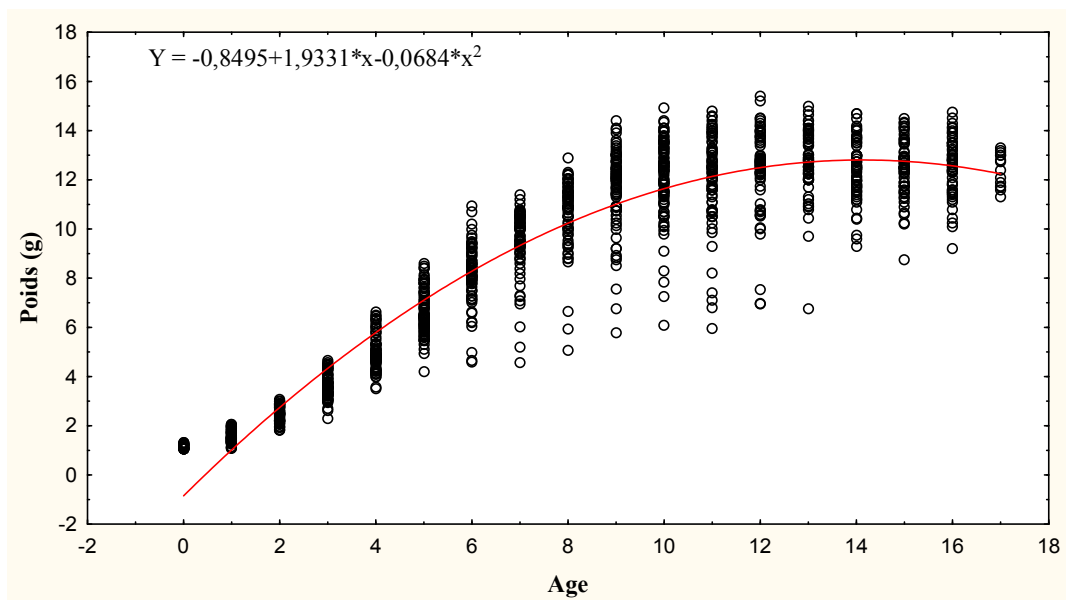
**Figure 40.** Evolution du taux de croissance journalier moyen du poids des poussins.

Le taux de croissance journalier moyen de chaque nichée a tendance à diminuer avec la date de ponte (Régression linéaire:  $\text{ponte} = -0,031 \pm 0,0042$ ,  $F_{1,54} = 75,36$ ,  $p < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,58$ ,  $n = 56$  nichées, figure 41). En revanche, aucune corrélation n'a été observée entre le taux de croissance quotidien moyen et la grandeur de ponte ( $r = 0,29$ ,  $P = 0,11$ ,  $n = 55$  nichées).



**Figure 41.** Corrélation entre le taux de croissance journalier moyen du poids et la date de ponte.

La courbe de croissance pondérale des poussins est représentée dans la figure 42. Nous avons estimé qu'il fallait 8,6 jours pour les oisillons pour grandir entre 10 et 90 % de la masse à l'envol. La courbe montre qu'elle est caractérisée par la présence de trois phases de croissance: une phase de croissance rapide entre le 1<sup>er</sup> et le 10<sup>ème</sup> jour, suivie d'une phase de ralentissement jusqu'au 15<sup>ème</sup> jour, puis d'une phase de décroissance jusqu'au 17<sup>ème</sup> jour.



**Figure 42.** Croissance pondérale des poussins de Gobe-mouches de l'Atlas.

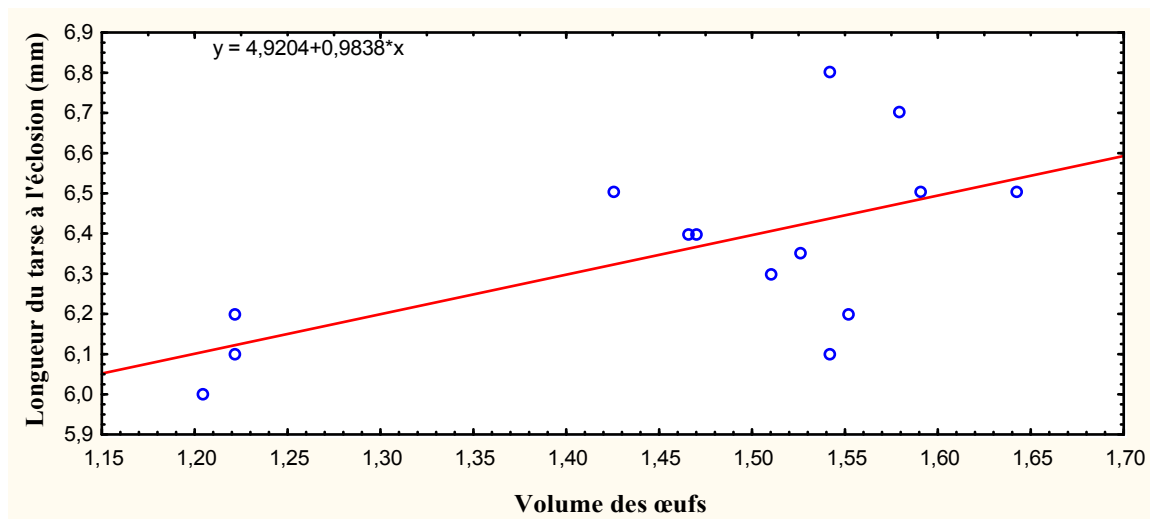
### 3.4.2 Longueur des tarse des poussins

A l'éclosion, la longueur moyenne des tarse des poussins est de  $6,36 \pm 0,23$  mm (varie de 6 à 6,8 mm). Elle est 69 % plus petite que la longueur moyenne à l'envol qui est en moyenne de  $20,18 \pm 0,5$  mm (varie de 19,3 à 21,15 mm).

La longueur moyenne des tarse à l'éclosion ne diffèrent pas en fonction de la saison (ANOVA:  $F_{2,11} = 0,19$ ,  $p = 0,82$ ,  $n = 14$ , tableau 08). Seul le volume moyen des œufs est corrélé négativement avec la longueur des tarse des poussins à l'éclosion (Régression linéaire:  $\text{Ponte} = 0,984 \pm 0,36$ ,  $F_{1,12} = 7,44$ ,  $P = 0,018$ ,  $r^2 = 0,38$ ,  $n = 14$ , figure 43).

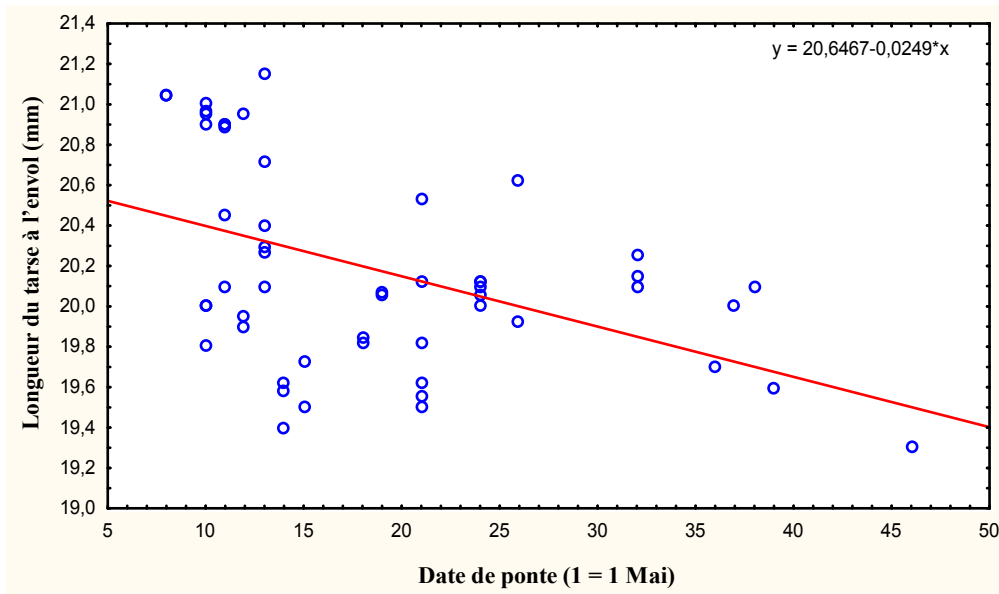
**Tableau 08.** Variation de la longueur des tarse des poussins à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.

Longueur du tarse (mm)	DDS	MDS	FDS	N	ANOVA
A l'éclosion $J_0$	6,7	6,5	6,5	14 poussins	$F_{2,11} = 0,19$ , $p = 0,82$
A l'envol $J_{15}$	20,13	19,7	19,15	53 poussins	$F_{2,51} = 13,59$ , $P = 0,001^{**}$

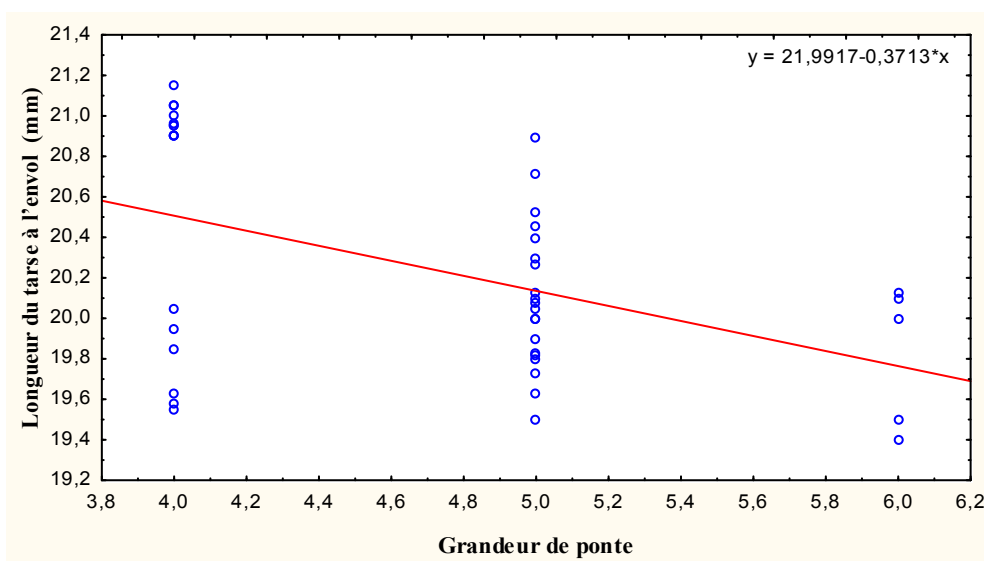


**Figure 43.** Corrélation entre la longueur moyenne des tarse à l'éclosion (mm) et le volume des œufs ( $cm^3$ ).

La longueur moyenne des tarse à l'envol diminue significativement en fonction de la saison (Régression linéaire:  $\text{Ponte} = -0,025 \pm 0,007$ ,  $F_{2,51} = 13,59$ ,  $P = 0,001$ ,  $r^2 = 0,21$ ,  $n = 53$ , figure 44, tableau 08). Par ailleurs, la grandeur de ponte est corrélée négativement avec la longueur du tarse à l'envol ( $r = -0,469$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 34$  nichées, figure 45).

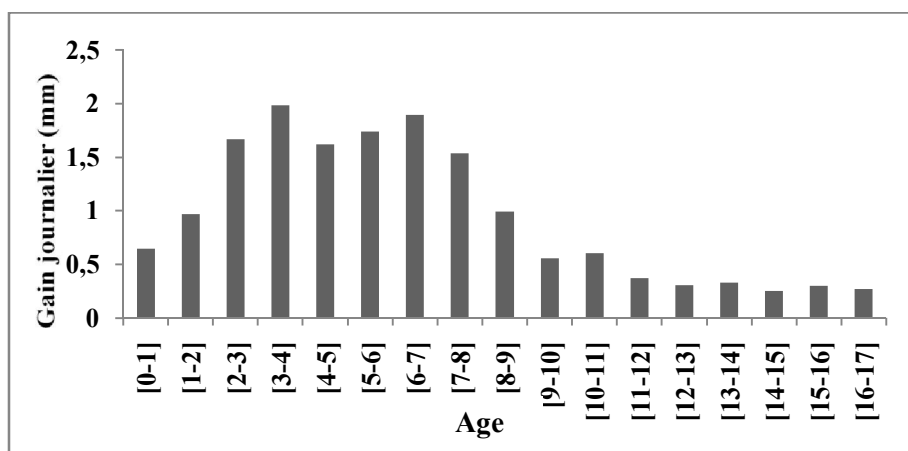


**Figure 44.** Corrélation entre la longueur moyenne des tarse à l'envol (mm) et la date de ponte.

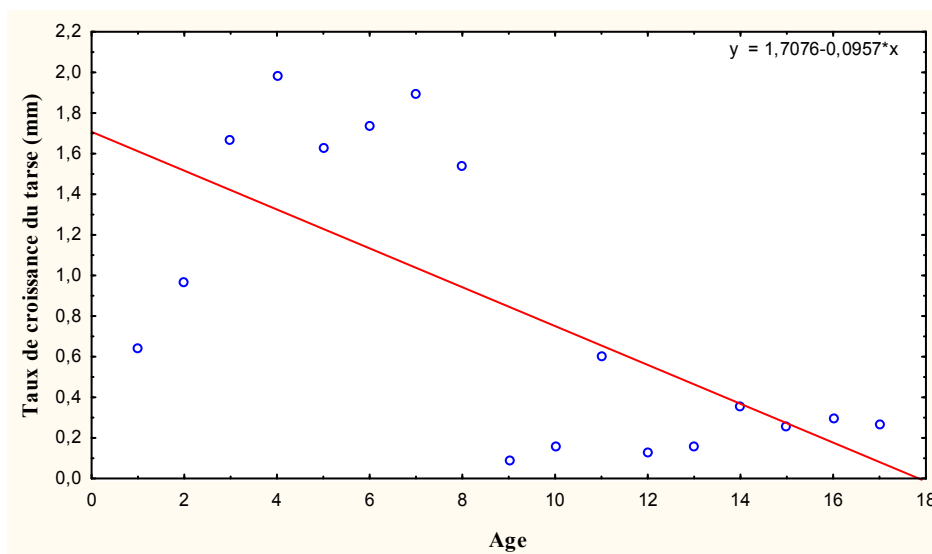


**Figure 45.** Corrélation entre la longueur moyenne des tarse à l'envol (mm) et la grandeur de ponte.

Le taux de croissance journalier moyen des tarses est de  $0,85 \pm 0,72$  mm, et la croissance maximale journalière peut atteindre 1,98 mm (figure 46). A partir du septième jour d'élevage, le taux de croissance journalier des tarses diminue significativement avec l'âge des poussins (corrélation de Pearson:  $r = - 0,670$ ,  $p = 0,003$ , figure 47). L'avancement de la saison et l'augmentation de la taille de la couvée sont corrélées négativement avec le taux de croissance quotidien des tarses des oisillons (Régression linéaire: date de ponte:  $\text{Ponte} = 0,02 \pm 0,005$ ,  $F_{1,24} = 12,77$ ,  $P = 0,002$ ,  $r^2 = 0,34$ ,  $n = 26$ , figure 48; taille de la couvée:  $\text{Ponte} = - 0,187 \pm 0,002$ ,  $F_{1,24} = 30,74$ ,  $P = 0,001$ ,  $r^2 = 0,56$ ,  $n = 26$ , figure 49).



**Figure 46.** Evolution du taux de croissance journalier moyen des tarses des poussins (mm).



**Figure 47.** Corrélation entre le taux moyen de croissance des tarses (mm) et l'âge des poussins.

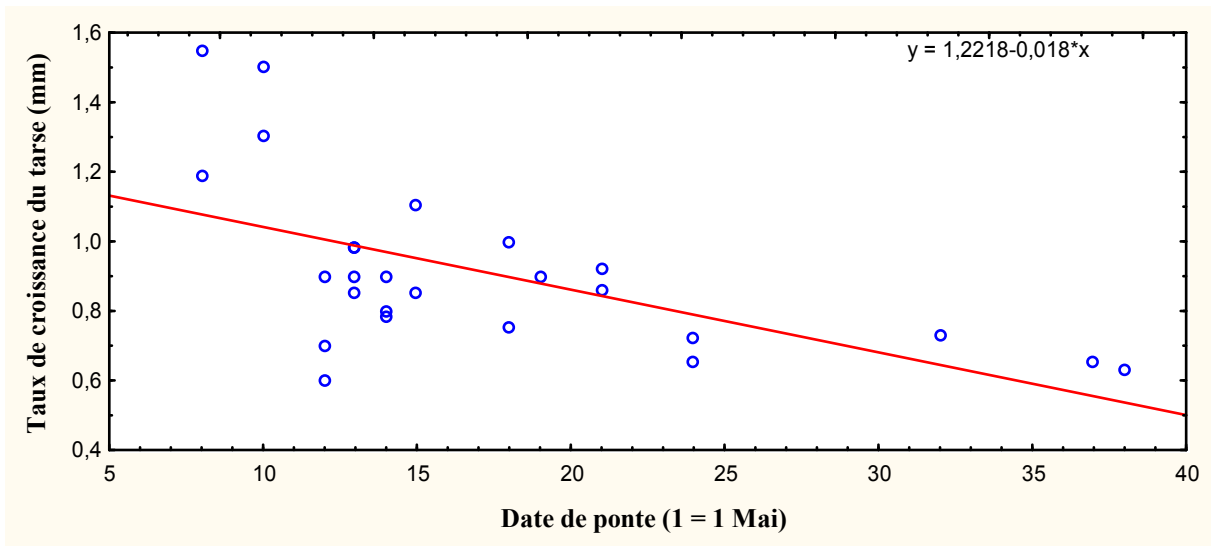


Figure 48. Corrélation entre le taux moyen de croissance des tarse (mm) et la date de ponte.

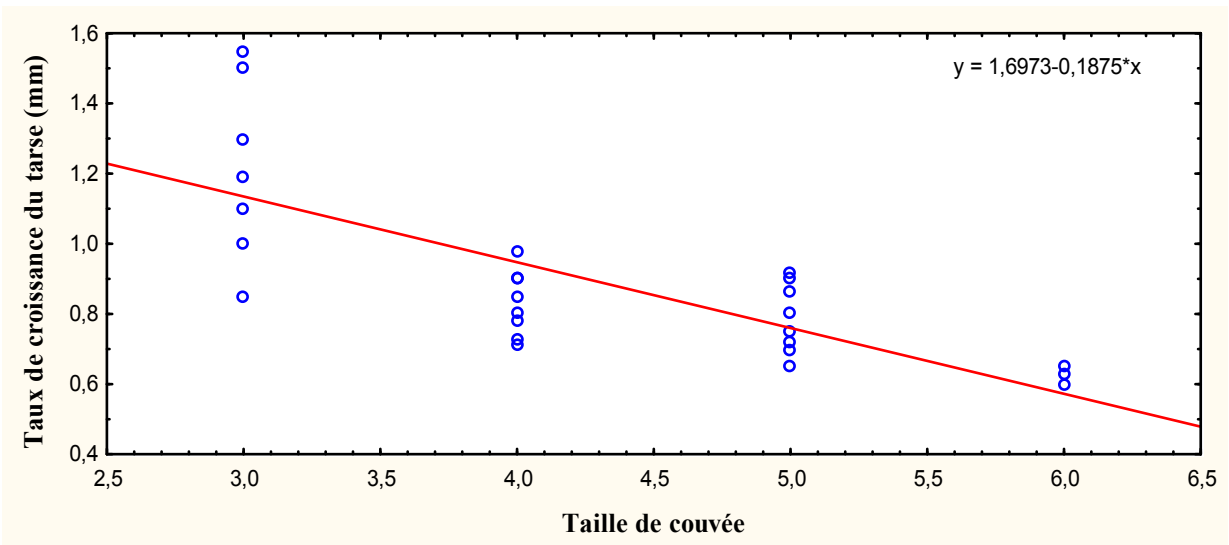
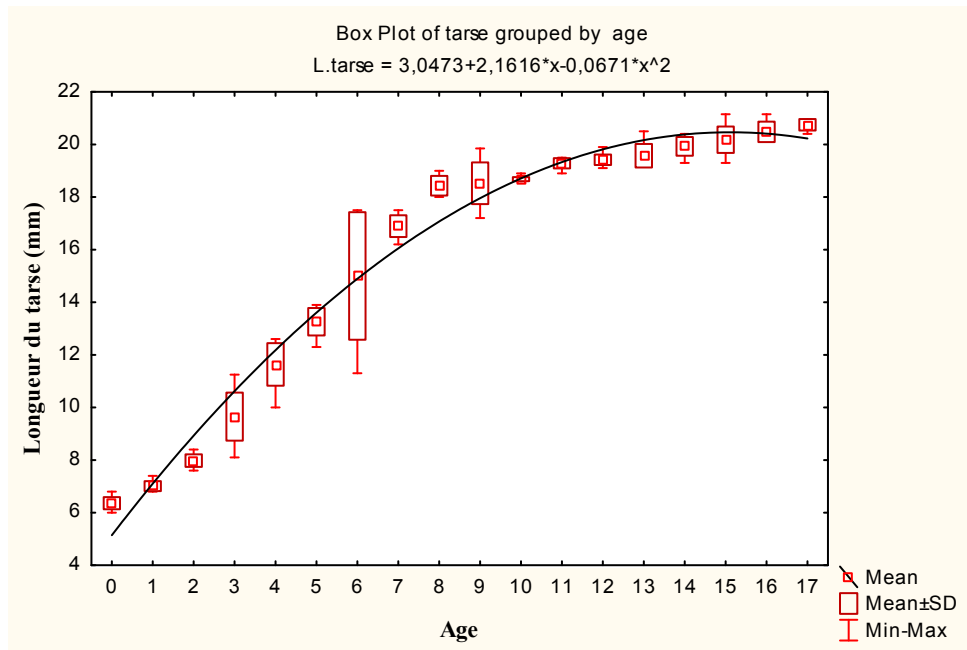


Figure 49. Corrélation entre le taux moyen de croissance des tarse (mm) et la taille de la couvée.

La courbe de croissance de la longueur des tarse des poussins est représentée dans la figure 50. Cette longueur passe de 30 % à 90 % de la longueur à l'envol en 08 jours. La courbe est caractérisée par une phase de croissance rapide entre le 1<sup>er</sup> et le 8<sup>ème</sup> jour, suivie d'une phase de ralentissement jusqu'à l'envol.



**Figure 50.** Variation de la longueur des tarse (mm) en fonction de l'âge des poussins.

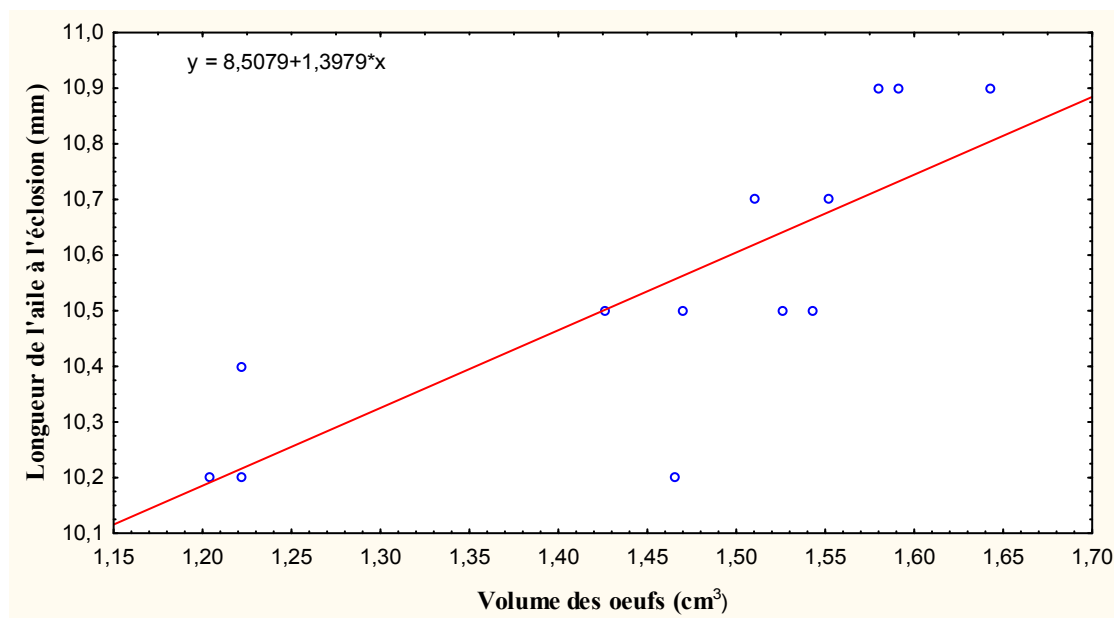


### 3.4.3. Longueur de l'aile des poussins

A l'éclosion, la longueur moyenne des ailes étalées des poussins est de  $10,57 \pm 0,24$  mm (varie de 10,2 à 10,9 mm,  $n = 13$  poussins) soit 85 % plus petit de la longueur moyenne à l'envol qui est en moyenne de  $73,52 \pm 4,38$  mm (varie de 65,0 à 79,0 mm,  $n = 50$  poussins). L'avancement de la saison ne semble pas affecter la longueur de l'aile des poussins à l'éclosion (tableau 09). Le volume moyen des œufs de chaque nichée est le seul paramètre qui présente une corrélation positive avec la longueur moyenne des ailes des poussins à l'éclosion (Régression linéaire:  $\text{Ponte} = 1,40 \pm 0,47$ ,  $F_{1,11} = 19,69$   $P = 0,001$ ,  $r^2 = 0,64$ ,  $n = 13$ , figure 51).

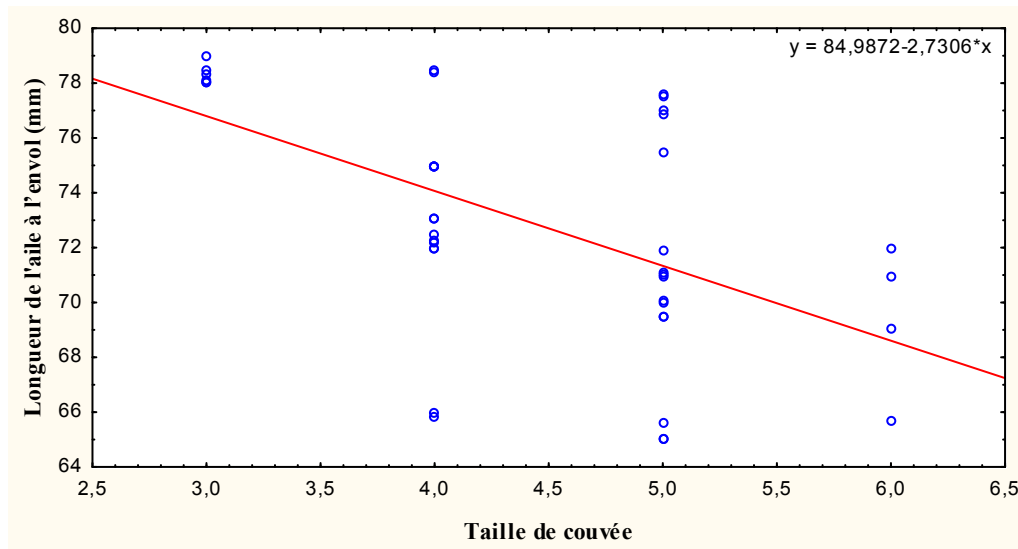
**Tableau 09.** Variation de la longueur de l'Aile (mm) des poussins à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.

Longueur de l'Aile (mm)	DDS	MDS	FDS	N	ANOVA
A l'éclosion $J_0$	10,3	10,5	10,2	13 poussins	$F_{2,10} = 1,14$ , $P = 0,32$
A l'envol $J_{15}$	80,5	76,5	71,5	50 poussins	$F_{2,48} = 7,81$ , $P = 0,02^*$

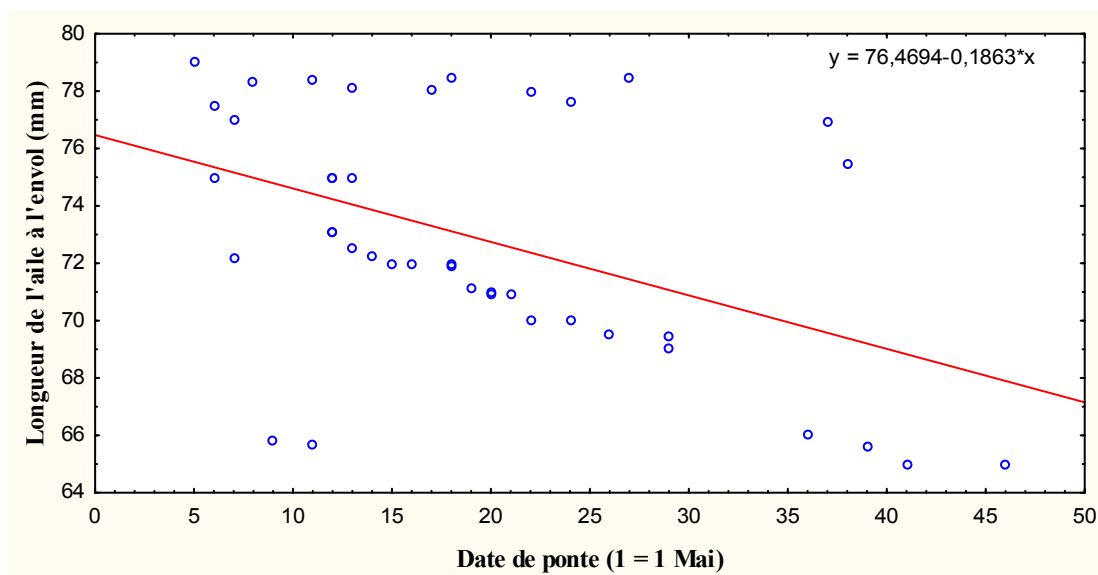


**Figure 51.** Corrélation entre la longueur moyenne de l'aile à l'éclosion (mm) et le volume moyen des œufs.

La taille de la couvée est corrélée négativement avec la longueur de l'aile des poussins à l'envol (Régression linéaire:  $\text{Ponte} = 2,73 \pm 0,66$ ,  $F_{2,39} = 16,93$   $P < 0,0001$ ,  $r^2 = 0,30$ ,  $n = 41$  nichées, figure 52). La relation entre la date de ponte et la longueur moyenne de l'aile des oisillons à l'envol a également été négative (Régression linéaire:  $\text{Longueur de l'aile à envol} = 76,5 - 0,186 \text{ Date de ponte}$ ,  $F_{1,39} = 10,42$ ,  $P = 0,003$ ,  $r^2 = 0,21$ ,  $n = 41$  nichées, figure 53, tableau 09). L'avancement de chaque jour de la date de ponte correspond à une différence de  $-0,19 \pm 0,058$  mm de la longueur moyenne.



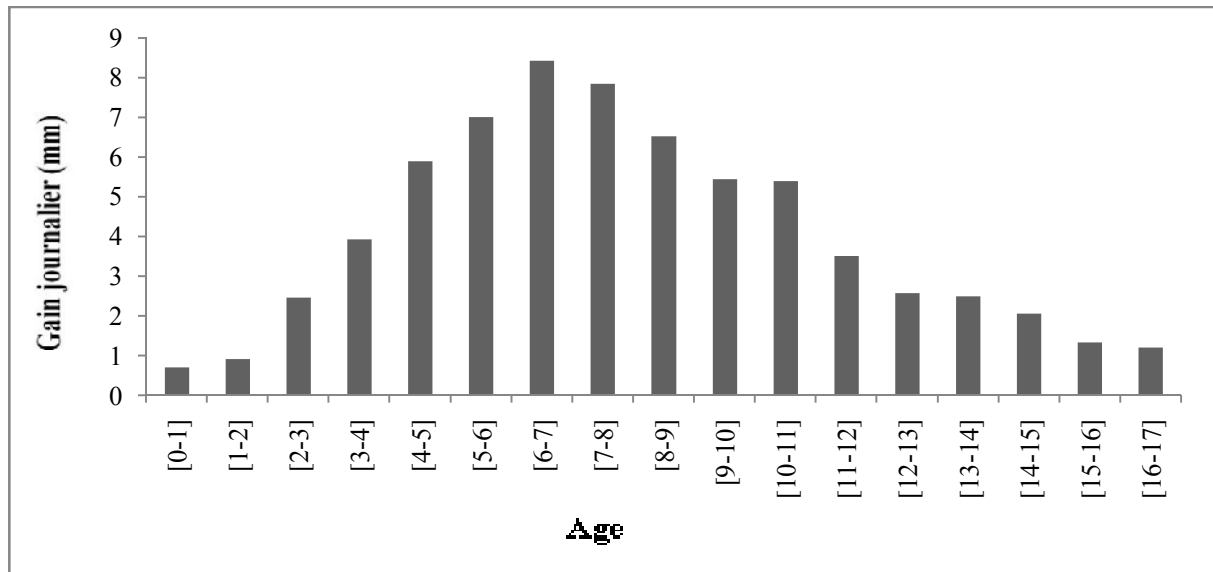
**Figure 52.** *Corrélation entre la longueur moyenne de l'aile à l'envol (mm) et la taille de couvée.*



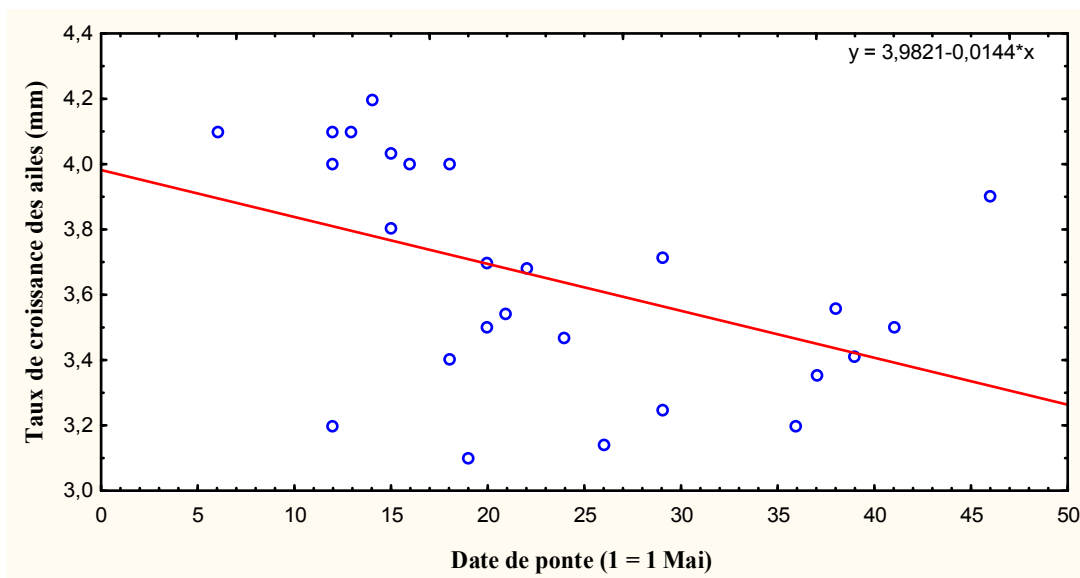
**Figure 53.** *Corrélation entre la longueur moyenne de l'aile à l'envol (mm) et la date de ponte.*

Le taux de croissance journalier moyen des ailes est de  $3,98 \pm 2,31$  mm, et la croissance maximale journalière peut atteindre 8,42 mm (figure 54). Pour l'ensemble du séjour au nid des poussins, on note une augmentation du taux de croissance des ailes en fonction de leur âge et cela jusqu'au septième jour où une diminution du taux est observée (figure 54).

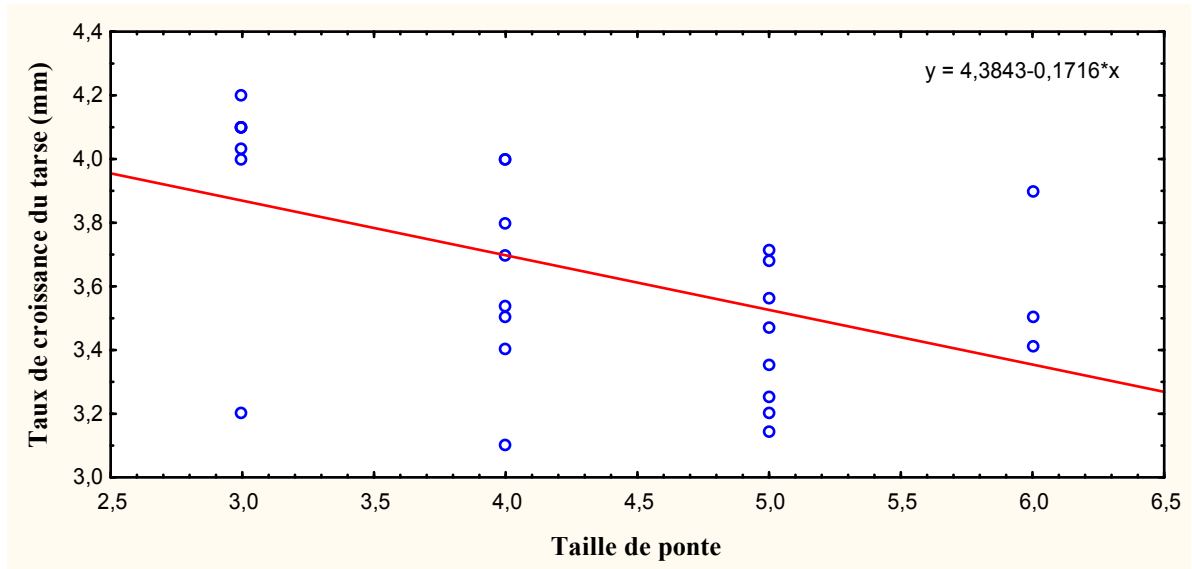
Le taux de croissance moyen des ailes des poussins est négativement lié à la date de ponte ( $r = -0,449$ ,  $p = 0,021$ ,  $n = 26$  nichées, figure 55) et à la taille de ponte ( $r = -0,501$ ,  $P = 0,009$ ,  $n = 26$  nichées, figure 56).



**Figure 54.** Evolution du taux de croissance journalier moyen des ailes des poussins (mm).

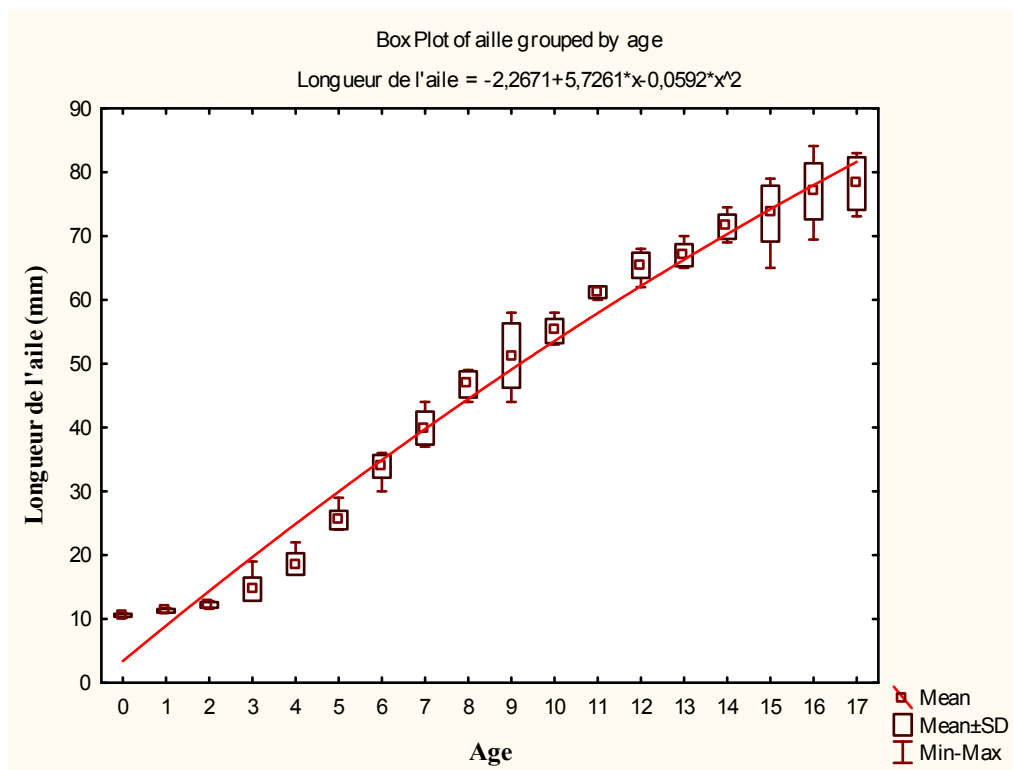


**Figure 55.** Corrélation entre le taux moyen de croissance des ailes (mm) et la date de ponte.



**Figure 56.** *Corrélation entre le taux moyen de croissance de l'aile (mm) et la taille de ponte.*

La courbe de croissance de la longueur des ailes des poussins est montrée dans la figure 57. Cette longueur passe de 15 à 90 % de la longueur à l'envol en 13 jours. La courbe est caractérisée par une croissance rapide à partir du 2<sup>ème</sup> jour et cela jusqu'à l'envol.



**Figure 57.** *Variation de la longueur de l'aile (mm) en fonction de l'âge des poussins.*

### 3.4.4. Longueur des becs des poussins

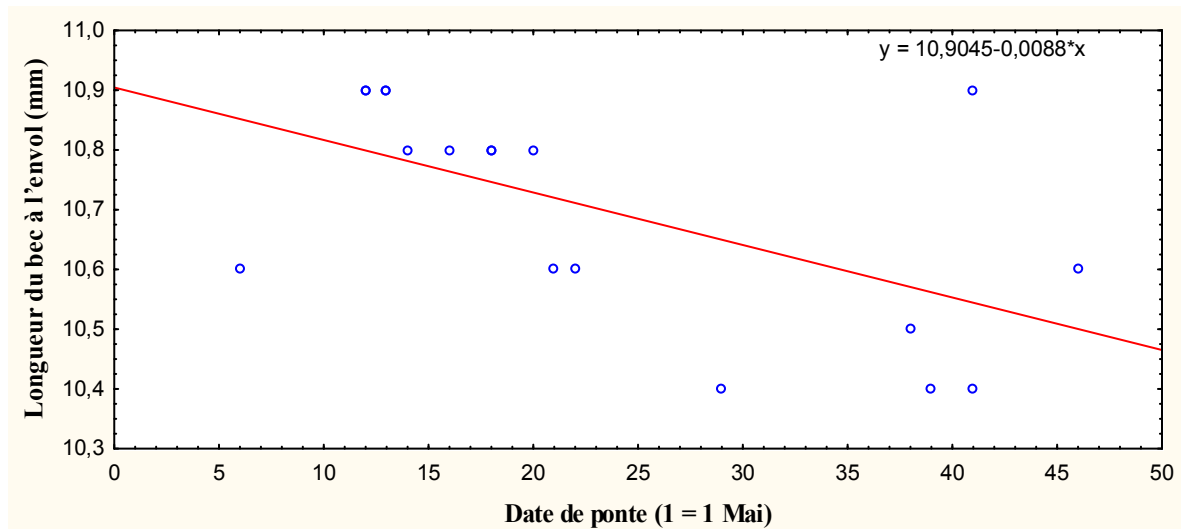
A l'éclosion, la longueur moyenne des becs des poussins est de  $3,52 \pm 0,093$  mm (varie de 3,35 à 3,65 mm) soit 67 % plus petit de la longueur moyenne à l'envol qui est en moyenne de  $10,7 \pm 0,18$  mm (varie de 10,4 à 10,9 mm).

La longueur moyenne des becs à l'éclosion ne diffère pas significativement en fonction de la saison (tableau 10). Le volume moyen d'œufs, contrairement au paramètres morphologiques précédents, ne présente aucune corrélation avec la longueur moyenne des becs des poussins à l'éclosion (Corrélation de Pearson:  $r = 0,46$ ,  $P = 0,08$ ,  $n = 14$  poussins).

**Tableau 10.** Variation de la longueur du bec (mm) des poussins à l'éclosion et à l'envol en fonction de la saison.

Longueur du Bec (mm)	DDS	MDS	FDS	n	ANOVA
A l'éclosion $J_0$	3,55	3,54	3,51	14 poussins	$F_{2,11} = 0,11$ , $p = 0,87$
A l'envol $J_{15}$	9,66	9,58	9,23	20 poussins	$F_{2,16} = 8,13$ , $P = 0,01^*$

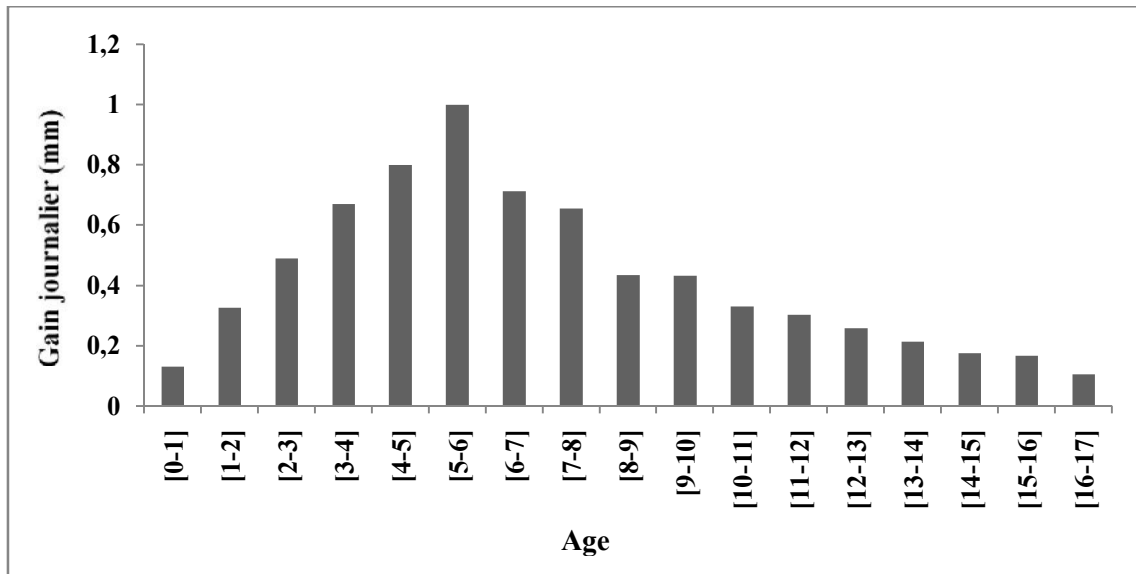
La longueur moyenne des becs à l'envol diminue significativement avec l'avancement de la saison (Régression linéaire:  $\text{Pente} = -0,01 \pm 0,0003$ ,  $F_{2,16} = 8,13$ ,  $P = 0,012$ ,  $r^2 = 0,33$ ,  $n = 20$  poussins, figure 58, tableau 10). La taille de ponte ne présente aucune corrélation avec la longueur du bec des poussins à l'envol ( $r = -0,44$ ,  $p = 0,21$ ,  $n = 20$  poussins).



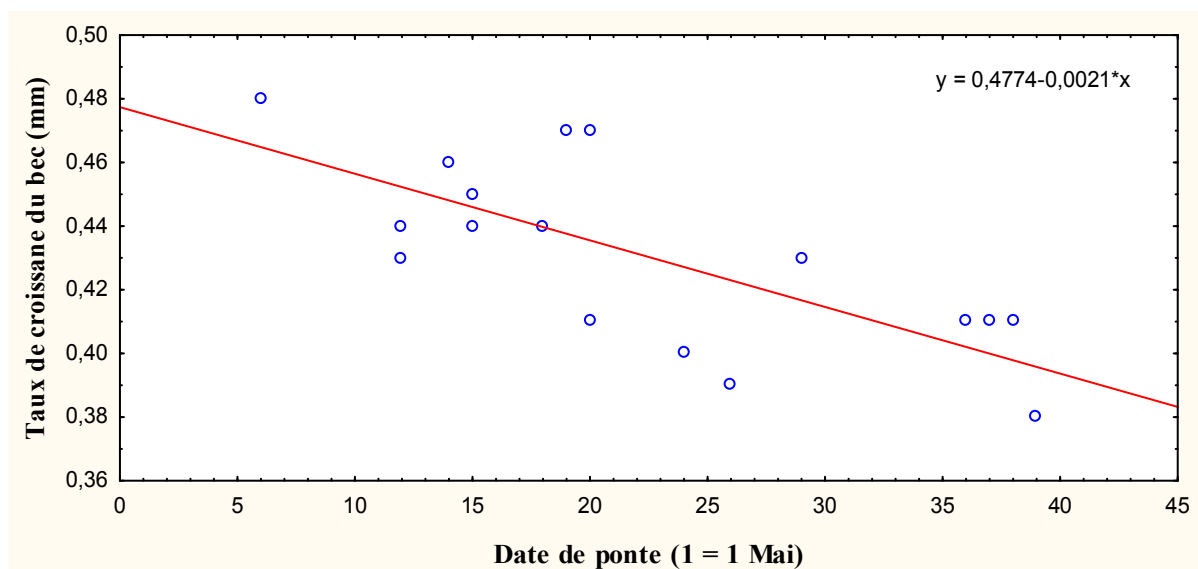
**Figure 58.** Corrélation entre la longueur moyenne du bec à l'envol (mm) et la date de ponte.

Le taux de croissance journalier moyen des becs est de  $0,43 \pm 0,30$  mm, et la croissance maximale peut atteindre 1,0 mm / jour (figure 59). Une diminution significative du taux de croissance journalier des becs est observée à partir du sixième jour de l'élevage (Pearson corrélation :  $r = -0,764$ ,  $p < 0,001$ , figure 59).

Seule la date de ponte est corrélée négativement avec le taux de croissance quotidien des becs (Pearson corrélation:  $r = -0,73$ ,  $p = 0,001$ , figure 60).

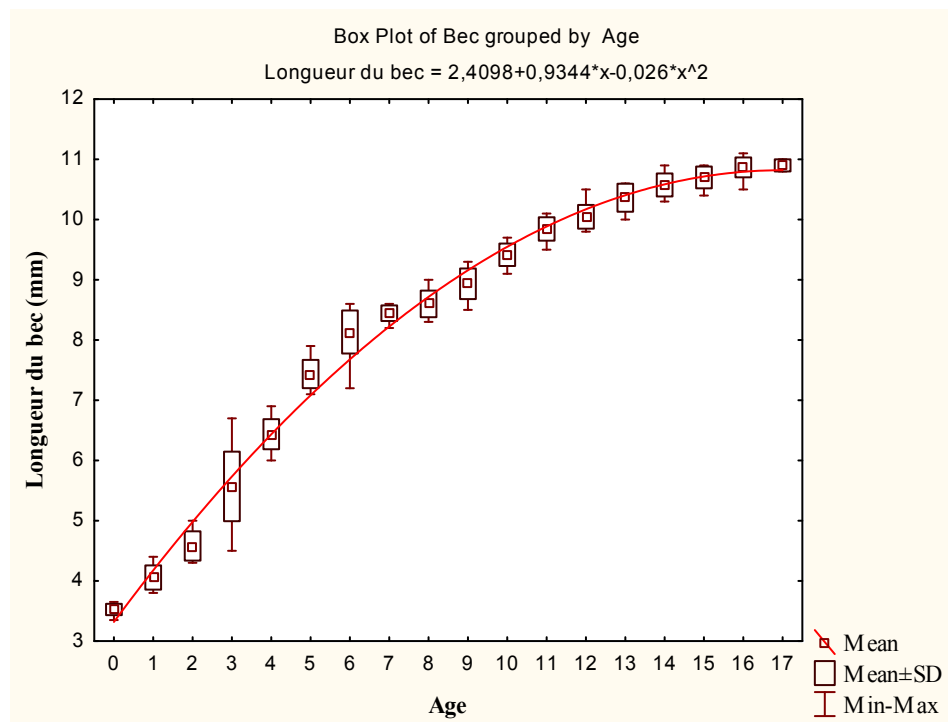


**Figure 59.** Evolution du taux de croissance journalier moyen des becs des poussins (mm).



**Figure 60.** Corrélation entre le taux moyen de croissance du bec (mm) et la date de ponte.

La courbe de croissance de la longueur des becs des poussins est montrée dans la figure 61. Cette longueur passe de 33 à 90 % de la longueur à l'envol en 10,7 jours. La courbe est caractérisée par une phase de croissance rapide entre le 1<sup>er</sup> et le 11<sup>ème</sup> jour, suivie d'une phase de ralentissement jusqu'à l'envol.



**Figure 61.** Variation de la longueur du bec (mm) en fonction de l'âge des poussins.

Les variations de différentes caractéristiques morphométriques des poussins en fonction de leurs âges sont résumées dans le tableau ci-dessous.

**Tableau 11.** Variation des différents Paramètres morphométriques des poussins en fonction de l'âge.

Age	Masse (g)		Tarse (mm)		Aile étalée (mm)		Bec (mm)	
	m ± sd	n	m ± sd	n	m ± sd	n	m ± sd	n
(J <sub>0</sub> )*	1,1 ± 0,09 (1,05-1,32)	17	6,3 ± 0,23 (6 -6,8)	14	10,5 ± 0,24 (10,2-10,9)	13	3,5 ± 0,09 (3,3-3,6)	14
(J <sub>5</sub> )	6,6 ± 0,92 (4,2-8,6)	51	13,2 ± 0,59 (12,3-13,9)	16	23,1 ± 2,02 (20,0-26,0)	10	7,5 ± 0,23 (7,2 -7,9)	12
(J <sub>9</sub> )	11,7 ± 1,62 (5,8-14,4)	39	18,6 ± 0,96 (17,2-19,8)	18	51,3 ± 5,04 (44,0-58,0)	11	8,7 ± 0,16 (8,5-9,0)	12
(J <sub>12</sub> )	12,4 ± 1,69 (6,95-15,4)	46	19,3 ± 0,21 (19-19,5)	12	65,4 ± 1,97 (62,0-68,0)	12	10,0 ± 0,13 (9,8-10,2)	10
(J <sub>15</sub> )*	12,4 ± 1,18 (8,75-14,5)	57	20,1 ± 0,5 (19,3-21,1)	53	73,5 ± 4,38 (65,0-79,0)	50	10,7 ± 0,18 (10,4-10,9)	20

Les données sont présentées sous forme de moyenne ± SD;

Les valeurs extrêmes sont présentées entre parenthèses;

(n) nombre de poussins;

\*J<sub>0</sub> : à l'éclosion et J<sub>15</sub> : à l'envol.



### 3.5. Paramètres morphologiques des adultes

Les résultats de mensurations des différents paramètres morphologiques des adultes et de l'analyse statistique sont mentionnés dans le tableau (12). Une différence significative entre la masse moyenne des deux adultes a été observée. La masse moyenne des femelles capturées est inférieure de 15 % à celle des mâles. L'analyse statistique ne révèle pas l'existence de différences significatives entre les longueurs moyennes des tarse, des becs, des ailes pliées ou étalées et de rectrices externes chez les deux adultes.

**Tableau 12.** Paramètres morphologiques des adultes du Gobe-mouches de l'atlas.

Paramètres	Femelles	Mâles	Analyse de la différence
Masse (g)	11,6 ± 0,54 (22) [10,8 - 12,5]	12,02 ± 0,52 (20) [11 - 12,7]	F <sub>1,40</sub> = 6,39, p = 0,016*
Longueur du tarse (mm)	20,67 ± 0,18 (22) [20,3 - 20,95]	20,55 ± 0,41 (20) [19,7 - 21,25]	F <sub>1,40</sub> = 1,54, p = 0,222
Longueur de l'aile étalée (mm)	106,9 ± 3,8 (22) [101,1-115,3]	108,3 ± 4,86 (20) [103,2-115,8]	F <sub>1,40</sub> = 1,50, p = 0,140
Longueur de l'aile pliée (mm)	75,83 ± 3,82 (22) [72,3 - 86,1]	76,9 ± 4,5 (20) [71,3 - 88,5]	F <sub>1,40</sub> = 0,84, p = 0,3
Longueur du bec (mm)	11,61 ± 0,31 (22) [11,3 - 12,1]	11,57 ± 0,41 (20) [11 - 12,3]	F <sub>1,40</sub> = 0,10, p = 0,757
Longueur de rectrices externes (mm)	54,74 ± 2,6 (22) [50,3- 59,2]	55,87 ± 3,53 (20) [50,3- 60,5]	F <sub>1,40</sub> = 1,41, p = 0,242
Hauteur de tache frontale (mm)	/	7,51 ± 0,85 (20) [6,45 – 8,80]	/
Largeur de tache frontale (mm)	/	9,29 ± 1,64 (20) [6,5- 12,55]	/

Les données sont présentées sous forme de moyenne ± SD,  
 (n) nombre des adultes mesurés est donné entre parenthèses.

Les valeurs extrêmes sont présentées entre crochets.

Significativité: \* Significative.

### 3.5.1. Comparaison des paramètres morphologiques des adultes et poussins à l'envol

La masse et la longueur des tarses sont les seuls traits morphologiques qui atteignent la taille adulte à l'envol (tableau 13). À l'envol, les oisillons sont 32 % plus petit que les adultes en ce qui concerne la longueur des ailes, 7 % plus petit en ce qui concerne la longueur des becs, et 53 - 61% plus petit en ce qui concerne la longueur de rectrices externes. Les oisillons à l'envol sont en outre, 20% plus lourds que les adultes (tableau 13).

**Tableau 13.** Comparaison des mesures morphologiques des oisillons à l'envol (jour 15) et des adultes chez le Gobe-mouches de l'atlas.

Paramètres morphologiques	Poussins à l'envol (J <sub>15</sub> )	Adultes	<i>t</i>	<i>P</i>
Masse (g)	12,4 ± 1,18 (57)	11,8 ± 0,57 (42)	2,14	< 0,01*
Longueur du tarse (mm)	20,1 ± 0,5 (53)	20,6 ± 0,31 (42)	0,57	0,184
Longueur de l'aile étalée (mm)	73,5 ± 4,38 (50)	108,5 ± 4,6 (42)	14,73	< 0,0001***
Longueur de l'aile pliée (mm)	51,6 ± 3,91 (50)	77,7 ± 4,59 (42)	12,16	< 0,001**
Longueur du bec (mm)	10,7 ± 0,18 (20)	11,5 ± 0,36 (42)	5,64	< 0,01*
Longueur de rectrices (mm)	19,7 ± 3,89 (50)	55,3 ± 3,09 (42)	17,62	< 0,0001***

Les données sont présentées sous forme de moyenne ± SD,

(n) nombre des poussins et adultes mesurés est donné entre parenthèses.

Significativité : \* Significative, \*\* Hautement significative, \*\*\*Très hautement significative.

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Synchronisation de la période de reproduction avec le débourrement du chêne-liège

Plusieurs études ont constaté que la date de ponte des oiseaux est corrélée à la phénologie de débourrement des arbres et par conséquent au développement des chenilles (Zandt *et al.* 1990, Blondel *et al.* 1993, Tremblay *et al.* 2003, Lambrechts *et al.* 2004). Par ailleurs, la synchronisation entre le pic d'abondance des ressources trophiques et la phénologie de la reproduction est la principale pression de sélection pour les oiseaux (Blondel *et al.* 1993, Van Noordwijk *et al.* 1995). Nos résultats montrent que la date du pic d'abondance des chenilles (le 19 juin) est proche de celle rapportée par Chabi (1998) (le 21 juin) dans le même site. Cela confirme que le pic d'abondance des chenilles dans la subéraie d'altitude d'El Ghôrra est resté stable depuis 1998. Le pic d'abondance des chenilles dans la présente étude (le 19 juin) est atteint 17 jours après la date d'éclosion moyenne. En conséquence, la synchronisation entre la période d'élevage des poussins du Gobe-mouches de l'Atlas et le pic d'abondance des ressources trophiques est aussi bonne que chez les mésanges bleues même que ces dernières ont une date d'éclosion moyenne plus précoce (Chabi 1998).

### 4.2. Composition et structure du régime alimentaire

Beaucoup d'études ont été réalisées afin de mettre en évidence la composition et la structure du régime alimentaire des poussins des Gobe-mouches (Lundberg & Alatalo 1992, Cramp & Perrins 1993, Glutz von Blotzheim & Bauer 1993). Ces études ont été réalisées dans différentes régions de l'aire de reproduction sur des populations du Gobe-mouches noir et du Gobe-mouches à collier, et cela dans différents types d'habitat. Cependant, aucune étude n'a été réalisée sur la composition du régime alimentaire des poussins du Gobe-mouches de l'Atlas.

Les résultats de l'analyse de la composition du régime alimentaire révèlent qu'il est composé de 16 ordres d'insectes identifiables. L'étude approfondie a montré que ce dernier est composé principalement de larves de Lépidoptères avec environ 24 % de l'ensemble des

insectes consommés, des Hémiptères en deuxième position avec 17.9 %, les Diptères et les Hyménoptères constituent (16.5 %, 10.9 %, respectivement).

Les études du régime alimentaire du Gobe-mouches noir ont montré que les Araignées, les Lépidoptères (papillons), les Diptères (mouches et moustiques), les Hyménoptères (fourmis, abeilles et guêpes) et les Coléoptères (scarabées) sont les catégories de proies les plus courantes (Mansfeld 1942, Creutz 1953, von Haartman 1954, Meidell 1961, Bosenberg 1964, Dornbusch 1981, Silverin & Andersson 1984, Alatalo *et al.* 1988, Lifjeld & Slagsvold 1988, Huhta *et al.* 1998, Marchetti *et al.* 1996, Eeva *et al.* 2005). Parmi les Lépidoptères et les Hyménoptères, les larves semblent être consommées beaucoup plus que les insectes adultes alors que c'est l'inverse pour les autres groupes (voir par exemple, von Haartman 1954).

La proportion des imagos et larves, de différentes espèces de proies varie, cependant, entre les habitats (Bosenberg 1964, Slagsvold 1975, Sanz 1998). Selon les compilations de la littérature faites par Slagsvold (1975) la proportion de chenilles de Lépidoptère dans le régime alimentaire des oisillons peut varier de 15 à 65 % dans les forêts caducifoliées alors qu'elle est beaucoup plus faible dans les forêts de conifères sempervirentes (de 6 à 29 %). La raison de cette différence est que dans les forêts sempervirentes le feuillage régénère partiellement au printemps, créant ainsi une production faible des chenilles. A l'inverse, le processus foliaire dans les forêts caducifoliés comprend un renouvellement annuel intégral du feuillage qui abouti à une production élevée des chenilles. En conséquence, les catégories d'insectes dans le régime alimentaire des poussins présentent une plus grande diversité dans les forêts sempervirentes par rapport aux forêts caducifoliées (Slagsvold 1975).

Dans une comparaison entre les habitats en Allemagne, Bosenberg (1964) a constaté que dans les forêts caducifoliées de hêtre, les larves constituaient 77 % du régime alimentaire des poussins du Gobe-mouches noir tandis que les chiffres correspondants dans les forêts sempervirentes du chêne pédonculé et les forêts de pins sylvestres n'étaient que de 56 % et 31 %, respectivement. Les études de Zubtsovskii (1978) sur le Gobe-mouches noir dans une forêt caducifoliée de bouleaux de la réserve naturelle Ilmen dans l'Oural de Sud en Russie, révèlent que le régime alimentaire des poussins était basé sur les lépidoptères (de 35.6 à 50.6% du nombre total d'objets et de 67 à 72.3% de la biomasse totale), les araignées (de 20.1 à 34.2% et de 11.4 à 16%), et les coléoptères (de 6 à 14.3% et 8.1 à 6.4%, respectivement). Par ailleurs, dans une forêt de conifère dans la même région, Inozemtsev (1978) a constaté que la proportion de lépidoptères a été de 21.6 %; d'hyménoptères de 19.9 %, des coléoptères

de 18.4 %, de diptères de 17.2 % et d'araignées de 8.3 % du nombre total d'insectes retrouvés.

Dans une étude comparative réalisée par Sanz (1998), les lépidoptères (adultes et larves) ont été le type de proie le plus commun dans les régimes alimentaires des poussins dans différentes populations avec une proportion moyenne de 28.7 %, suivie des diptères (18.8 %) et des coléoptères (13.7 %). Cependant, la proportion des chenilles montre des différences significatives entre les différents types d'habitat avec une proportion élevée dans les habitats caducifoliés (Sanz 1998).

Nos résultats montrent que le régime alimentaire des poussins du Gobe-mouches de l'Atlas dans la forêt sempervirente se rapproche plutôt de celui du Gobe-mouches noir dans les forêts de conifère d'Europe continentale où le régime alimentaire est plus diversifié par rapport aux forêts caducifoliés (Mansfeld 1942: 9 ordres d'insectes contre 6; Bosenberg 1964: 14 ordres d'insectes contre 8) mais dans lequel les chenilles de Lépidoptères dominent avec une faible proportion.

Chez la Mésange bleue nichant dans le même site, (voir Chabi 1998, Bouslama 2003), la composition du régime alimentaire présente certaines similitudes avec celle des Gobe-mouche de l'Atlas. Les différences sont constatées aux niveaux des proportions que chaque item occupe dans le régime alimentaire. Par exemple, les larves de lépidoptère représentent 68 % du nombre total des proies apportées chez les mésanges (Chabi 1998). Cette différence peut être expliquée par l'avancement des dates de ponte chez la population de la Mésange bleue par rapport à celle du Gobe-mouche de l'Atlas (période de nourrissage essentiellement au mois de mai chez les mésanges par rapport au juin chez les gobe-mouches). Cela permet aux mésanges de mieux profiter de la disponibilité des chenilles.

Nos données ont montré que les chenilles constituent une partie importante du régime alimentaire des oisillons. Cependant, leur proportion présente une forte diminution saisonnière, et cela au profit d'autres groupes de proies. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus chez des populations du Gobe-mouche noir dans différentes régions d'Europe continentale (Visser, Holleman & Gienapp 2006, Both *et al.* 2009, Smith *et al.* 2011, Burger *et al.* 2012). La consommation croissante d'autre groupe de proies, comme les Hémiptères (essentiellement, les Punaises des bois), au cours de la saison de nidification au niveau de notre site d'étude est probablement associée à l'augmentation de la température. Cette tendance favorise l'apparition de certaines catégories d'insecte, tel que les Punaises des bois,

qui constituent des proies de remplacement disponibles mais de moindre qualité par rapport aux chenilles.

### 4.3. Fréquence de nourrissage des poussins

Chez les oiseaux nidicoles, l'effort fourni par les parents pour nourrir leurs oisillons est très intéressant puisqu'il détermine la croissance et la survie de leurs progénitures (Van Noordwijk 1994, Verboven & Visser 1998, Tremblay et al. 2005). Par ailleurs, plusieurs facteurs peuvent influencer les fréquences de nourrissage parentales tel que les conditions climatiques (Konarzewski & Taylor 1989, Keller & van Noordwijk 1994), le type d'habitat (Richner 1989) et la compétition au sein de la même nichée (Magrath 1990, Ricklefs 1993). Tous ces éléments influencent la disponibilité des ressources alimentaire pour les oisillons; qui constitue le facteur limitant de leur développement et croissance (Schew & Ricklefs 1998).

L'analyse des fréquences de nourrissage des poussins sont importantes pour la compréhension du comportement, de l'écologie et des traits d'histoire de vie des oiseaux (Royama 1966, Davies et al. 1992, Freeman-Gallant 1996, Dickinson & Weathers 1999, Hunt et al. 1999, Bishop et al. 2000).

Les résultats de notre étude montrent que la fréquence de nourrissage augmente avec l'âge des poussins. Ce comportement alimentaire est fréquent chez les Gobe-mouches et certaines espèces d'oiseaux (Lundberg & Alatalo 1992, Barba et al. 1995, Cucco & Malacar 1996). Les valeurs les plus élevées sont celles enregistrées à l'âge de 9 à 11 jours. Ces valeurs expriment une demande énergétique importante nécessaire à la maturation des organes, des os, des tarses et du plumage qui s'achève généralement à l'âge de 10 jours chez la plupart des passereaux (Blondel et al. 1991, Lundberg & Alatalo 1992, Hurtrez-Boussés 1996).

Dans notre étude, nous avons observé une augmentation du taux du nourrissage dans les grandes couvées, cette augmentation se traduit par une corrélation positive et significative entre le nombre de visites parentales et le nombre de poussins aux nids. Dans la littérature, quelques auteurs suggèrent que la taille de la couvée peut influencer les fréquences de nourrissage parentales (par exemple, Gareth Jones 1986 : pour l'Hirondelle rustique, Nur 1984 : pour la mésange charbonnière). Cependant, chez certaines espèces d'oiseaux, le nombre de jeunes aux nids n'a aucun effet sur l'investissement parental (par exemple, le

Gobe-mouches noir: Siikamäki *et al.* 1998, l'Hirondelle de rivage: McCarty 2001, l'Hirondelle de fenêtre: Lahlah 2011). Le rôle de la taille de la nichée en tant que facteur qui détermine l'investissement parental n'est pas encore clair ou, à l'inverse, nous ne savons pas si l'investissement parental est le facteur auquel la taille de la nichée s'ajuste.

#### 4.4. Paramètres morpho-métriques et croissance des poussins

Les organes se développent avec des rythmes différents chez les poussins des oiseaux (Roff 1992, Arendt 1997, Dmitriew 2011). Ainsi, les taux de croissance des différents organes varient considérablement entre les espèces (Roff 1992, Dmitriew 2011). Cette variation est encore grande chez les populations de la même espèce nichant dans des régions géographiques et des habitats différents (Ricklefs 1976, Martin & Schwabl 2008, Cox & Martin 2009).

Chez les oiseaux, les chances de survie et la probabilité de recrutement ultérieur des oisillons d'une nichée sont liées aux conditions morphologiques à l'envol (Kluyver 1951, Perrins 1965, Bancroft 1984, Linden *et al.* 1992, Møller 1994a). von Haartman (1954) a montré la présence d'une forte corrélation entre le poids des poussins du Gobe-mouches noir à l'envol et leur survie jusqu'à la prochaine saison. Lundberg & Alatalo (1992) ont trouvé des différences dans les taux de survie et de recrutement des poussins du Gobe-mouches noir en fonction de la longueur des tarsi à l'envol.

Le facteur le plus déterminant de la croissance chez les oiseaux est la masse corporelle (Ricklefs 1968a). Le taux de croissance du poids dans la présente étude est similaire à ceux rapportés pour plusieurs populations du Gobe-mouches noir (Lundberg & Alatalo 1992) et du Gobe-mouches à collier (Hegyi *et al.* 2011) dont le pic de la masse corporelle a lieu entre le douzième et le treizième jour et le gain journalier maximum du poids dépasse les 1.5 g.

Chez la population étudiée, la masse corporelle post-natale des poussins montre une courbe en forme de "cloche" caractérisée par une phase de croissance rapide jusqu'au poids maximal, souvent plus grand que celui d'un adulte, et une diminution subséquente du poids juste avant l'envol (voir par exemple, Ricklefs 1968b).

Plusieurs espèces d'oiseaux nidicoles montrent également une croissance pondérale en forme de "cloche" c'est le cas aussi du Gobe-mouches noir (von Haartman 1954, Järvinen & Ylimaunu 1986, Lundberg & Alatalo 1992, Bel'skii & Bel'skaya 2009), le Gobe-mouches à

collier (Hegyi *et al.* 2011), la Mésange bleue (Chabi 1998), la Mésange charbonnière (Pagani–Núñez *et al.* 2011), le Moineau friquet *Passer montanus* (Pinowska *et al.* 2004), le Guêpier d'Europe *Merops apiaster* (Lessells & Avery 1989), l'Engoulevent d'Amérique *Chordeiles minor* (Kramer & Chalfoun 2012) et l'Effraie des clochers *Tyto alba* (Nagarajan *et al.* 2002).

Le pic du poids chez les poussins a été interprété comme une accumulation de graisses (Lacombe *et al.* 1994) qui s'est réduite avant l'envol par la réduction de l'approvisionnement parental (Tremblay *et al.* 2005). Durant & Handrich (1998) ont suggéré que la masse supplémentaire est la réserve de protéines, qui est essentiel pour la croissance des plumes à cette période cruciale. Cependant, Kumar & Rao (1984) ont indiqué que cette réduction de poids peut réduire la charge alaire et rendre l'envol plus facile pour les jeunes.

Plusieurs facteurs liés à l'environnement, à la grandeur de ponte, ou encore à la génétique influencent le taux de croissance des oisillons et par conséquent leur poids à l'envol (Lack 1966, Askenmo 1973, Ross 1980).

Durant notre étude, nous avons observé une diminution de la masse des oisillons à l'envol avec l'avancement de la saison. Ceci veut dire que les poussins qui sont né en fin de saison s'envolent dans des conditions physiques plus défavorables que les poussins qui sont né en début de saison. Ce phénomène s'observe chez la plupart des espèces. Cette tendance est le résultat des conditions d'élevage qui deviennent difficiles en fin de saison. La diminution du poids se manifeste essentiellement durant les périodes de dégradation des conditions climatiques qui influencent directement l'abondance et l'accessibilité des ressources trophiques qui sont des facteurs déterminants qui conditionnent le taux de croissance des poussins (Owen 1960, Spaans 1971, Nisbet 1973, Dunn 1975, Blancher & Robertson 1987, Rodenhouse & Holmes 1992, McCarty & Winkler 1999).

Askenmo (1973) a rapporté que les facteurs environnementaux peuvent expliquer les variations quotidiennes du poids des poussins du Gobe-mouches noir. Les mêmes observations ont été rapportées également par Bryant (1978b) pour les l'Hirondelle de fenêtre, Dyrz (1974) pour la Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus*, Pellantova (1981) pour le Swift Parrot *Lathamus discolor*, Zach & Mayoh (1982) pour l'Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*.

En outre, nous avons observé une diminution de la masse corporelle à l'envol dans les grandes couvés. Cette tendance a été également observé chez de nombreuses espèces d'oiseaux tels que le Gobe-mouches noir (Lundberg & Alatalo 1992), le Gobe-mouches à



collier (Hegyi *et al.* 2011), la Mésange bleue (Perrins 1965, Kunz & Ekman 2000), le Bruant des prés (Ross 1980), la Grande mésange (Lack 1966, 1968), le Martinet noir (Lack 1956). Ces auteurs ont montré un effet négatif des grandes tailles de la couvée sur le taux de croissance des poussins et leur masse à l'envol. Ils ont signalé que les grandes couvées nécessitent plus de nourriture. Néanmoins, les hypothèses concernant la régulation de la taille des couvées ont inclus certains aspects de la capacité limitée des parents à nourrir leurs petits dans les grandes couvées (Siikamäki 1998).

Pravosudov & Pravosudova (1996) ont constaté que la masse à l'envol des poussins de la Mésange boréale (*Poecile montanus*) a été négativement liée à la taille de la couvée. Ces auteurs ont montré que lorsque la taille de la couvée augmente, la concurrence pour la nourriture peut également augmenter. Cela conduit à une dépense énergétique élevée pour la concurrence plutôt que pour la croissance (Schifferli 1978).

Dans cette étude, les oisillons des petites couvées (les nids de trois poussins) ont des masses à l'envol et des taux de croissance plus élevés, et les oisillons des grandes couvées (les nids de six poussins) sont significativement plus petits en ce qui concerne la masse à l'envol et le taux de croissance. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse de Lack (1954) qui avance que les oisillons de petites couvées obtiennent plus de nourriture que ceux des grandes couvées.

La croissance des tarses et des becs montre également des courbes en forme de cloche. Les courbes de croissance des tarses et des becs sont caractérisées par une phase de croissance rapide à partir de l'éclosion et jusqu'au 8<sup>ème</sup> et le 11<sup>ème</sup> jour respectivement, suivie d'une phase de ralentissement jusqu'à l'envol. Par ailleurs, la courbe de croissance de l'aile est caractérisée par une croissance rapide à partir du 2<sup>ème</sup> jour et cela jusqu'à l'envol. Lundberg & Alatalo (1992) ont rapporté des taux de croissance similaires pour les poussins du Gobe-mouches noir dans le centre de l'Europe. La croissance accélérée de ces parties du corps peut être un reflet direct de l'utilisation de ces organes au cours de la période de nidification et immédiatement après l'envol (Holcomb & Twiest 1968, Nagarajan *et al.* 1995). Kumar (1983) a observé une croissance précoce et rapide du bec chez les poussins de la Chouette tachetée (*Athene brama*) et a suggéré que " pour les oiseaux en général, les parties du corps qui sont utilisées après l'envol seraient développées très rapidement pendant la période de nidification". La croissance rapide des tarses est une autre caractéristique de la croissance chez les poussins des Gobe-mouches. Cette croissance a été considérée comme un avantage de sélection en compétition entre les nichées (O'Connor 1978, Lundberg & Alatalo 1992).

En fin de période de nidification, seule la masse corporelle et la longueur du tarse des oisillons ont atteint la taille adulte. Les oisillons à l'envol sont plus lourds que les adultes, et cela en raison de la forte dépense énergétique qui survient au cours de la période de reproduction et qui provoque chez les adultes une perte probable de poids (Mugass & King 1981, Walsberg 1983, Bryant & Tatner 1988).

Il est généralement argumenté que les espèces nidicoles produisent à l'envol des descendants qui sont capables de se nourrir et survivre (Von Haartman 1957, Ricklefs 1968b, O'Connor 1977). Néanmoins, les jeunes des Gobe-mouches de l'Atlas que nous avons étudiés n'avaient pas des ailes, des becs et des rectrices entièrement développés au moment de l'envol (32 % moins de la longueur de l'aile par rapport aux adultes, 7 % moins de la longueur du bec, 53 - 61% moins de la longueur des rectrices). Von Haartman (1957) en étudiant la croissance post-envol des jeunes Gobe-mouches noir, a déclaré que les jeunes ne sont pas entièrement capables de chasser leur proie juste après avoir quitté le nid.

#### **4.5. Paramètres morphologiques des adultes**

Les mensurations des adultes révèlent la présence d'une seule différence significative : la masse corporelle, entre les mâles et les femelles. La baisse de la masse corporelle des femelles par rapport aux mâles est le résultat des dépenses énergétiques qui sont importantes pendant la période de nourrissage durant laquelle la femelle s'investit plus que le mâle. Ces tendances ont été observées chez le Gobe-mouches noir (Lundberg & Alatalo 1992) et d'autres espèces d'oiseaux tels que l'Hirondelle rustique (Gareth Jones 1986), la Mésange charbonnière (Nur 1984).

L'absence de données sur la morphométrie des adultes du Gobe-mouches de l'Atlas, dans d'autres régions de l'aire de reproduction, nous empêche d'effectuer une comparaison des conditions corporelle de ceux-ci. Nos données seront donc comparées à celles d'autres espèces de Gobe-mouches (tableau 14).

**Tableau 14.** Comparaison des paramètres morphologiques des adultes du Gobe-mouches de l'Atlas avec d'autres espèces de Gobe-mouches.

	Gobe-mouches à collier*	Gobe-mouches Noir*		Gobe-mouches de l'Atlas**	
	<i>albicollis</i>	<i>hypoleuca</i>	<i>Iberiae</i>	Femelle	Male
n =	10	15	12	22	20
Masse (g)	12,3 ± 0,5	12,5 ± 0,6	12,7 ± 0,9	11,6 ± 0,54	12,02 ± 0,52
Long. Tarse (mm)	16,6 ± 0,5	19,5 ± 0,5	19,6 ± 0,5	20,67 ± 0,18	20,55 ± 0,41
Long. Aile (mm)	80,4 ± 1,5	79,9 ± 1,6	81,6 ± 1,6	75,83 ± 3,82	76,9 ± 4,5
Long. Bec (mm)	12,6 ± 0,6	12,9 ± 0,5	12,7 ± 0,6	11,61 ± 0,31	11,57 ± 0,41
Long. Queue (mm)	51,5 ± 1,1	53,4 ± 1,5	52,4 ± 1,2	54,74 ± 2,6	55,87 ± 3,53
Hauteur de tache frontale (mm)	2,4 ± 0,5	1,8 ± 0,4	2,0 ± 0,1	/	7,51 ± 0,85
Largeur de tache frontale (mm)	2,8 ± 0,6	2,1 ± 0,3	2,5 ± 0,3	/	9.29 1,64

Source : \* Lundberg & Alatalo (1992). \*\* résultats de la présente étude.

## 5. CONCLUSION

Les résultats obtenus du suivi du régime alimentaire des poussins du Gobe-mouches de l'Atlas montrent que les larves de Lépidoptères sont les proies les plus consommées suivies par l'ordre des Hémiptères et des Diptères. Ces résultats confirment l'idée que les larves de lépidoptères sont la source la plus importante de nourriture et que la bonne synchronisation entre la période d'élevage des poussins et le pic d'abondance de cette proie, observé chez notre modèle, peut constituer un élément important du succès reproducteur, et si cette période est ratée pour une raison ou une autre, la population locale de cette espèce cours un grand risque de dépression démographique.

Au cours de la saison de reproduction, le régime alimentaire des poussins se diversifie en contenant d'autres types de proies. Ces résultats ressemblent à ceux des Gobe-mouches Européens dans les habitats de conifères où ils ne se limitent jamais à une niche trophique basée sur les larves de Lépidoptères, et exploitent d'autres catégories de proies.

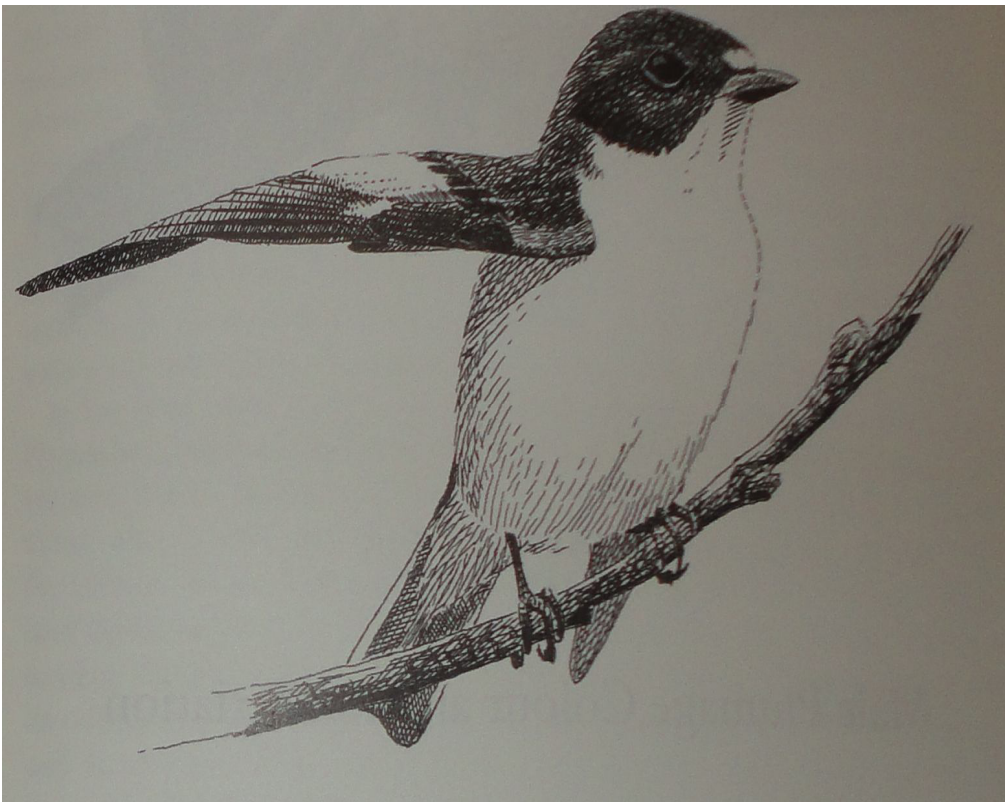
Le volume des proies augmente avec l'avancement de la saison, ce qui provoque une diminution de la fréquence de nourrissage. En fin de saison, les parents apportent des proies adultes, relativement grosses, probablement pauvres en eau et difficilement digérables par les jeunes, ce qui a des conséquences sur la croissance de ces derniers et parfois provoque leur mortalité précoce.

La fréquence de nourrissage des poussins par les adultes présente une différence significative entre les différentes tranches d'âge. En effet, nous avons observé que les poussins âgés de 9 à 11 jours sont plus nourris que les autres. De plus, la fréquence de nourrissage semble être affectée par le nombre de poussins présents aux nids. Une tendance qui n'est pas fréquente chez les passereaux.

En générale les différents paramètres morphométriques des poussins (masse, longueur du tarse, de l'aile et du bec) à l'éclosion ne présentent aucune différence avec l'avancement de la saison de reproduction. Cependant, à l'envol ces paramètres montrent des réductions significatives en fonction de la saison; ce qui peut influencer les chances de survie et la probabilité de recrutement ultérieur des oisillons des nichées de fin de saison. Cela soutient la notion que les mesures de la croissance des oisillons peuvent être des indicateurs utiles d'une variété de facteurs environnementaux, y compris les variations climatiques et les perturbations de l'habitat.

## CHAPITRE 04

# ÉTUDE DU PARASITISME CHEZ LE GOBE-MOUCHES DE L'ATLAS



## 1. INTRODUCTION

Les oiseaux sont les hôtes de nombreux ectoparasites hématophages (Loye & Zuk 1991). Ces ectoparasites provoquent des effets divers et de grande envergure sur la santé (Tomás *et al.* 2007), le succès de reproduction et le comportement de leurs hôtes (Oppliger *et al.* 1994, Merino & Potti 1995, Weddle 2000, Nilsson 2003, Fitze *et al.* 2004). En raison de ces coûts, les grandes charges d'ectoparasites peuvent réduire la croissance et la survie des oisillons (Møller *et al.* 1990, Oppliger *et al.* 1994, Merino & Potti 1995, Fitze *et al.* 2004) et contribuent à la mortalité de certains individus (Delannoy & Cruz 1991). Cependant, ces effets négatifs n'ont pas été détectés dans plusieurs études, même si une charge importante d'ectoparasites est présente (Johnson & Albrecht 1993, Rendell & Verbeek 1996).

Plusieurs études expérimentales sur les systèmes oiseaux-ectoparasites montrent des adaptations des oiseaux lors de l'exposition aux parasites (par exemple, l'ajustement du moment de la reproduction (Oppliger *et al.* 1994), la taille des couvées (Heeb *et al.* 1998, Martin *et al.* 2001), l'investissement parental (Christe *et al.* 1996a, Tripet & Richner 1997)). Johnson & Albrecht (1993) ont suggéré que les parents peuvent augmenter les fréquences de nourrissage pour compenser les pertes d'énergie provoquées par les parasites. Les parents devront évaluer ces pertes d'énergie; un repère pourrait être le comportement de la mendicité des oisillons.

Pour les oiseaux nidicoles, les puces (*Siphonaptera*), les diptères (*Diptera*) et les acariens (*Acarina*) constituent les groupes les plus importants des ectoparasites de nids (voir par exemple, Merino & Potti 1995, Rendell & Verbeek 1996). Les ectoparasites dans les nids d'oiseaux diffèrent selon les espèces hôtes. Bauchau (1998) a mentionné que les acariens, les puces et les mouches dans les nids de la Mésange charbonnière sont plus abondantes que dans les nids de Gobe-mouches noir aux Pays-Bas. D'après Bauchau (1998), les facteurs qui peuvent expliquer ces différences de charges d'ectoparasites sont la structure et la composition des nids.

Les ectoparasites ont des effets plus néfastes quand les hôtes sont exposés à des conditions environnementales extrêmes, tels que les contraintes alimentaires (Dufva & Allander 1996). Ces contraintes nutritionnelles peuvent réduire la résistance contre les parasites parce que la nourriture peut contenir des éléments nutritifs essentiels qui stimulent l'immunité (Brinkhof *et al.* 1999). La faible disponibilité des ressources peut forcer les parents à investir plus dans la recherche de nourriture et moins dans la sanitation du nid et cela peut augmenter la sensibilité aux parasites chez les poussins.

L'influence des parasites sur la condition physique de leurs hôtes est une question importante. Théoriquement les parasites ont le potentiel de réduire considérablement les conditions physiques de l'hôte (Anderson & May 1978, 1979). Malgré les sous-estimations antérieures de l'influence des parasites, les preuves s'accumulent que les parasites ont un effet sur une grande variété de composants de conditionnement physique de l'hôte (voir par exemple, Møller *et al.* 1990, Loye & Zuk 1991, Clayton 1991). Cependant, il n'y a que peu d'études qui ont montré des effets de parasites sur les conditions physiques de l'hôte. Weddle (2000) a signalé une faible masse corporelle à l'envol pour les oisillons du Moineau domestique (*Passer domesticus*) infectées par les mites *Pellonyssus reedi*. Les oisillons de l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) infectées par des puces et de mouches de la viande ont des taux de croissance relativement faibles et leurs parents présentent de faibles fréquences de nourrissages. Les oisillons de la Mésange charbonnière *Parus major* infectés par les puces (*Ceratophyllus gallinae*) présentent des petites tailles à l'envol et par conséquent un taux de recrutement inférieurs (Fitze *et al.* 2004).

En Algérie, les rares informations disponibles sur l'écologie du parasitisme des passereaux (par exemple, la Mésange bleue *Cyanistes caeruleus*) ont montré que ces espèces sont parasitées par des acariens (mite *Dermanyssus*, tique *Ixodid*) et des mouches (Diptères *Protocalliphora*, Puces *Ceratophyllus*). L'effet des acariens sur les conditions physiques de la Mésange bleue n'est pas clair. Aucun effet des ectoparasites n'a été détecté sur le succès de la reproduction et la morphologie des poussins (Bousslama *et al.* 2002). Cependant, les parents doivent avoir fortement investi dans les couvées parasitées pour compenser les coûts potentiels de la charge

parasitaire en augmentant la fréquence de l'alimentation et des soins aux oisillons (Bousslama *et al.* 2002).

Dans ce chapitre, nous proposons pour la première fois un inventaire de la charge parasitaire des nids du Gobe-mouches de l'Atlas dans le nord-est de l'Algérie. En outre, nous examinons l'effet de l'abondance des ectoparasites sur le succès de reproduction, la croissance des poussins et l'investissement parental.



## 2. MATERIEL ET METHODES

L'étude a été réalisée durant les deux saisons de reproduction (2011 – 2012). 78 nids ont été récupérés 1 à 2 jours après l'envol de tous les poussins. Le contenu des nichoirs a été vidé dans des sacs en plastique soigneusement fermés, étiquetés et transportés au laboratoire. Les nids ont été conservés dans le réfrigérateur à environ 10° C, jusqu'à la fin de la saison de reproduction.

Pour dénombrer les ectoparasites, les matériaux du nid ont été placés dans un tamis d'un calibre de 2,00 mm et un tamis d'un calibre de 0,70 mm, qui dépose dans un plateau de récupération. Les matériaux restants sur le tamis et le plateau de récupération (formés de mousses et de brindilles) feront l'objet d'un examen sous une loupe binoculaire et à l'aide d'une pince fine pour l'identification et le dénombrement des ectoparasites. A l'aide des clés de détermination, la présence des adultes ou des larves des acariens, des poux et des puces a été notée.

L'impact des ectoparasites a été mesuré sur les paramètres de reproduction du Gobe-mouches de l'Atlas tel que la date et grandeur de ponte, le nombre d'œuf éclos et les jeunes envolés. Nous avons également examiné les relations existant entre l'intensité d'infestation parasitaire et les différents paramètres morphologiques des poussins et adultes. L'âge des femelles, utilisé dans des tests statistiques, est obtenu à l'aide des critères de Karlsson *et al.* (1986). Les femelles ont été séparées selon l'âge : des jeunes femelles (femelles âgées d'une année) et des femelles âgées (femelles âgées de plus une année). Pour obtenir une mesure unique de la taille, nous entrons les mesures dans une analyse en composantes principales (ACP); la composante principale a été utilisée dans toutes les analyses ultérieures de la taille du corps de l'adulte.

Les relations entre l'intensité d'infestation parasitaire et les fréquences de nourrissage et de sanitation des adultes (fréquences de visites parentales sans proie) ont été examinées. Ces données ont été récupérées en utilisant la caméra vidéo.

### 3. RESULTATS

#### 3.1 Inventaire des ectoparasites du nid

Les nids récupérés après l'envol des jeunes ont été soigneusement examinés. 78 nids (40 en 2011 et 38 en 2012) ont fait l'objet de cette étude. L'identification a montré la présence de quatre espèces d'arthropodes dans les nids, les mites (*Dermanyssus gallinae* et *D.gallinoides*), les poux (*Pseudomenopon pilosum*) et les puces (*Ceratophyllus gallinae*). Les résultats ont montré que les mites sont les parasites les plus abondants avec (98,69 %), suivi par les poux avec (1,02 %) et enfin une faible présence de puces avec (0,29 %) (figure 62).

L'infestation par les mites a eu lieu dans 49 (60,25 %) nids, et l'infestation des poux a été trouvée dans 09 (11,53 %) nids. L'abondance des mites dans les nids est très variable (varie de 90 à 6100 individus par nid) et l'intensité moyenne est de 200.8 mites par oisillon (varie de 20 à 1015 individus). Aucune variation dans l'abondance des mites entre les deux années d'études n'a été observée (test du chi-deux:  $\chi^2 = 08,17$ , dl = 1, P = 0,11). L'analyse statistique ne présente aucune tendance saisonnière de l'abondance des mites dans les nids (Coefficient de corrélation de Pearson: P = 0,24, n = 45).

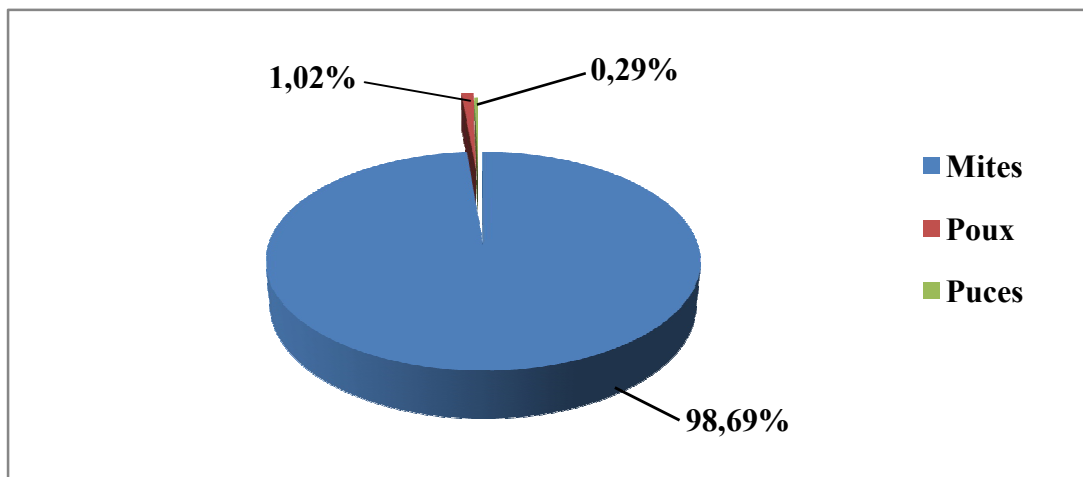


Figure 62: Proportion d'ectoparasites dans les nids de Gobe-mouches de l'Atlas.

L'analyse statistique ne révèle aucun effet de l'infestation par les poux ou les puces sur tous les traits d'histoire de vie des parents, les mensurations des nids, les caractéristiques morphologiques des poussins, les caractéristiques morphométriques des adultes et leurs fréquences de nourrissage et de sanitation (Coefficient de corrélation de Pearson: toutes les valeurs de  $P > 0,08$ ). L'abondance des mites n'a un certain effet que sur les différents composants.

### **3.2 Impact des mites sur les paramètres de reproduction du Gobe-mouches de l'Atlas**

La durée moyenne de la construction des nids par les parents est significativement plus longue dans les nids non infestés par les mites (tableau 15, figure 63). Par ailleurs, il existe une corrélation négative et significative entre la durée de la construction des nids et l'abondance des mites dans les nids ( $r = - 0,345$ ,  $p = 0,023$ ,  $n = 43$  nids, figure 64).

L'analyse statistique ne révèle aucune différence significative de la date de ponte, la grandeur de ponte, la taille des œufs et le nombre d'œufs éclos entre les nids infestés et non infestés par les mites (tableau 15).

La durée d'incubation des femelles dans les nids infestés est significativement plus longue que celle des nids non infestés (tableau 15, figure 65). Cependant, la durée d'incubation ne montre aucune corrélation avec l'intensité d'infestation des mites ( $r = 0,651$ ,  $p = 0,17$ ,  $n = 41$  nids).

Parmi les nids réussis (les nids où au moins un oisillon prend l'envol), le nombre de jeunes envolés augmente avec la grandeur de ponte, la taille de la couvée à l'éclosion et l'âge de la femelle (Coefficient de corrélation de Pearson:  $r = 0,35$ ,  $p < 0,0001$ ;  $r = 0,44$ ,  $p < 0,0001$ ;  $r = 0,49$ ,  $P = 0,001$ , respectivement), mais ne diffère pas avec la présence ou l'absence des mites dans les nids (tableau 15). Toutefois, les poussins dans les nids infestés par les mites s'envolent à un âge plus précoce que les poussins dans les nids non infestés (tableau 15, figure 66). La durée du Séjour au nid des poussins est corrélée négativement avec l'intensité d'infestation des mites ( $r = - 0,625$ ,  $p < 0,0001$ ,  $n = 43$  nids, figure 67).

La mortalité des poussins ne varie pas significativement entre les nids infestés et non infestés (tableau 15). Dans les nids qui ont une grande charge de mites (le nombre de mites dépasse les 1000 individus) 98 % des poussins ont survécu jusqu'à l'âge de l'envol.

Au cours des deux saisons d'études, quatre nids parmi les 47 infestés et deux parmi les 31 nids non infestés ont été abandonnés pendant la période de nidification. Le taux d'abandon des nids n'est pas significativement différent entre les nids infestés et non infestés (ANOVA :  $p = 0,175$ ,  $n = 78$ ).

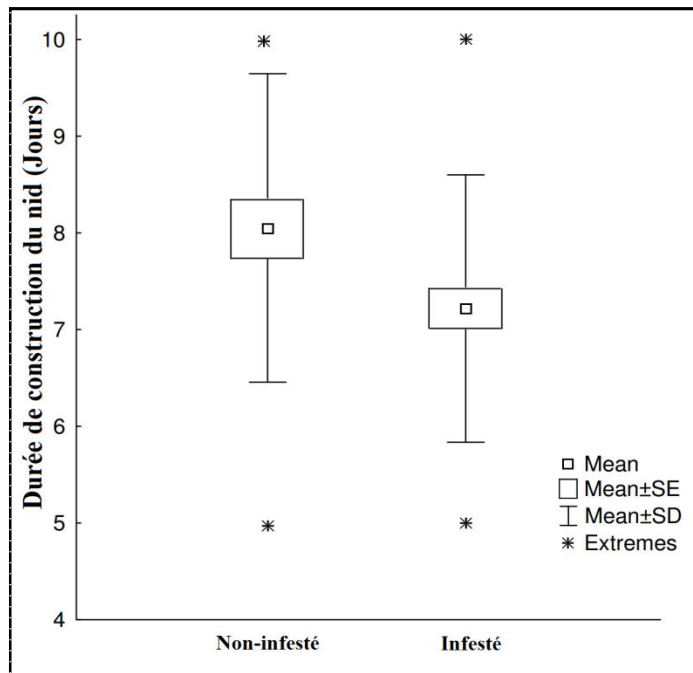
**Tableau 15.** Comparaison des traits d'histoire de vie des parents dans les nids infestés et non infestés de Gobe-mouches de l'Atlas.

Variables	Nids non infestés		Nids infestés		ANOVA	
	M ± SD	n	M ± SD	n	F	P
Date de ponte <sup>a</sup>	18,1 ± 10,82	31	18,53 ± 10,03	49	0,09	0,761
Durée de construction du nid (Jours)	8,08 ± 1,61	28	7,31 ± 1,47	43	5,41	0,013*
Grandeur de ponte	4,96 ± 0,92	31	4,87 ± 0,73	49	0,23	0,629
Masse des œufs (g)	1,57 ± 0,10	25	1,59 ± 0,15	42	0,26	0,611
Volume des œufs (cm <sup>3</sup> )	1,58 ± 0,09	25	1,59 ± 0,14	42	0,07	0,943
Durée d'incubation (Jours)	13,02 ± 0,46	28	13,50 ± 0,70	44	7,35	0,008**
Nombre de jeunes éclos	4,48 ± 1,37	29	4,31 ± 1,57	45	0,23	0,632
Séjour au nid (Jours)	16,31 ± 0,78	27	15,77 ± 0,86	40	7,26	0,009**
Nombre de jeunes envolés	4,18 ± 1,47	28	4,12 ± 1,51	41	0,03	0,864
Taux de Mortalité	0,46 ± 1,07	28	0,57 ± 1,35	43	0,10	0,758

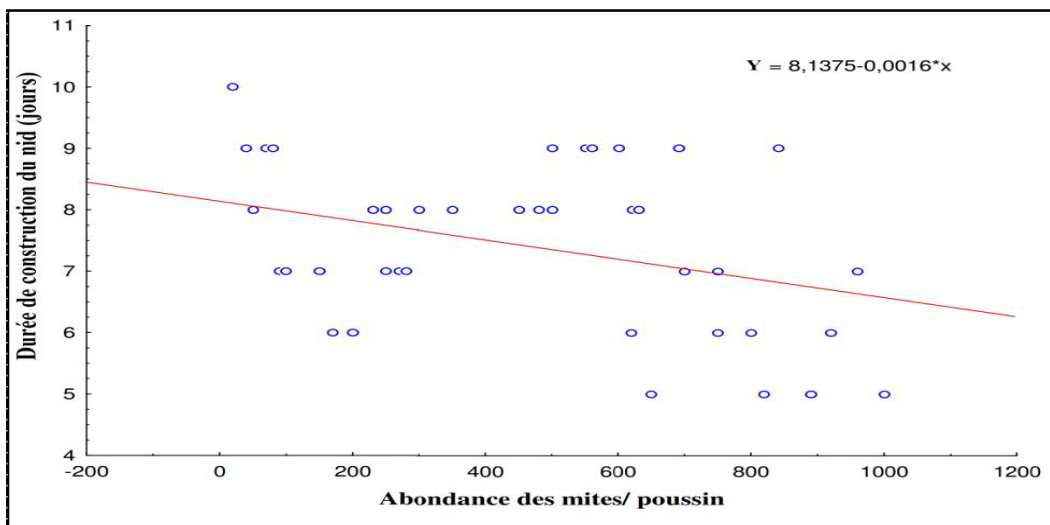
<sup>a</sup> 1 = (1 mai) ;

M ± SD: Moyenne ± Ecart type, n : nombre de nids ;

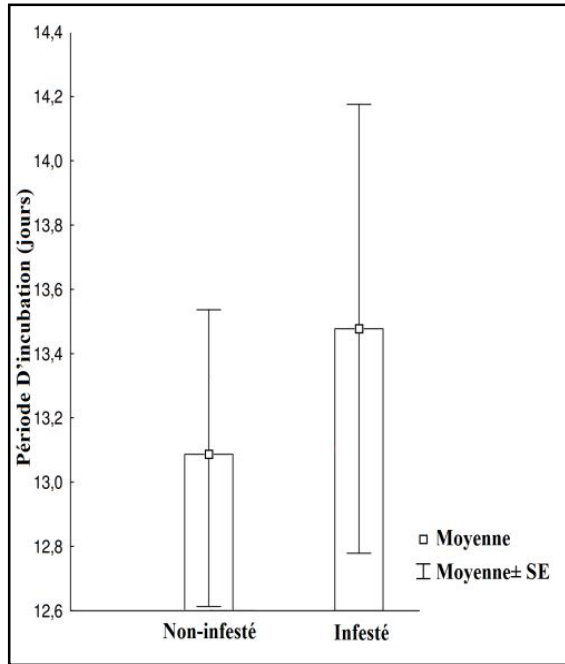
Significativité : \* significative, \*\* hautement significative.



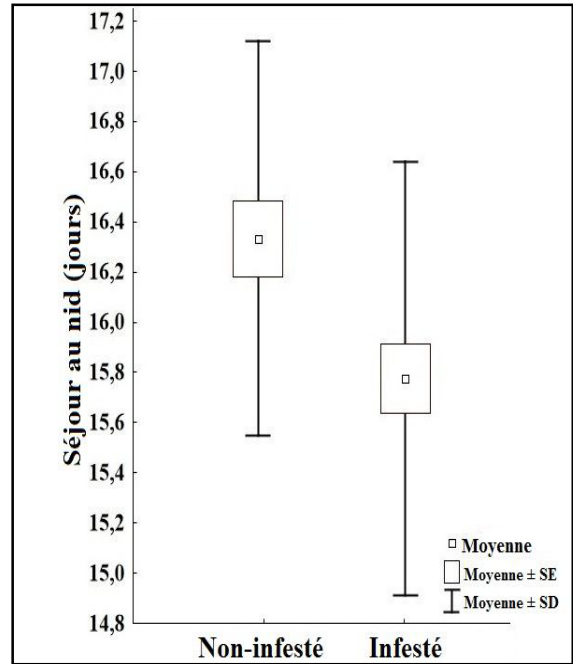
**Figure 63.** La durée de construction des nids en jours par rapport à l'infestation par les mites chez le Gobe-mouches de l'Atlas.



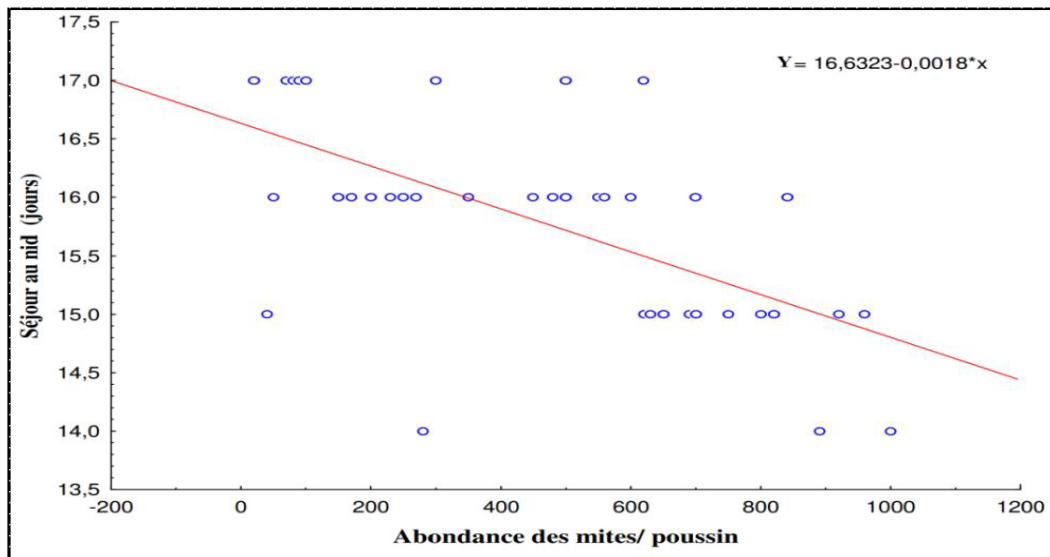
**Figure 64.** Corrélation entre la durée de construction des nids (jours) et l'abondance des mites.



**Figure 65.** La période d'incubation par rapport à l'infestation par les mites chez le Gobe-mouches de l'Atlas. (SE : Erreur standard).



**Figure 66.** Le séjour au nid des poussins du Gobe-mouches de l'Atlas par rapport à l'infestation par les mites. (SD : Ecart-type)



**Figure 67.** Corrélation entre la durée du séjour au nid des poussins et l'abondance des mites.

Les résultats de l'analyse statistique de l'impact de l'infestation par les mites sur les différentes mensurations des nids sont présentés dans le tableau (16). Seule la hauteur des nids présente des variations entre les nids infestés et non infestés par les mites (tableau 16).

**Tableau 16.** Comparaison des mensurations des nids entre les nids infestés et non infestés de Gobe-mouches de l'Atlas.

Variables	Nids non infestés		Nids infestés		ANOVA	
	M ± SD	n	M ± SD	n	F	P
Hauteur du nid (cm)	6,08 ± 0,82	22	5,56 ± 0,69	34	4,21	0,028*
Diamètre de la coupe (cm)	5,74 ± 0,63	23	5,68 ± 0,58	33	0,86	0,791
Profondeur de la coupe (cm)	4,83 ± 0,64	21	4,92 ± 0,79	30	0,19	0,573

M ± SD: Moyenne ± Ecart type, n : nombre de nids.

\* significative.

### 3.3 Impact des mites sur les paramètres morphométriques des poussins.

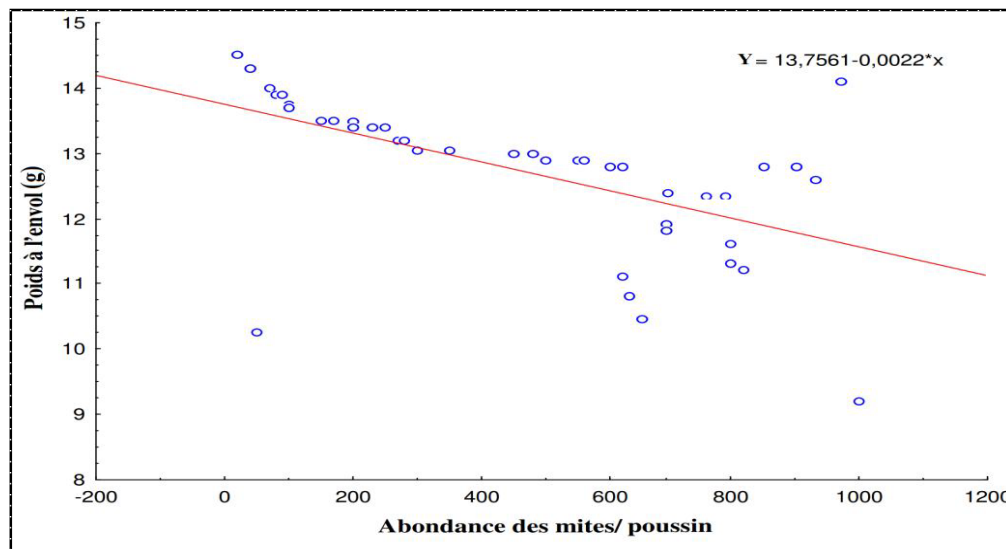
L'analyse statistique des relations entre les différentes caractéristiques morphologiques des poussins et l'intensité d'infestation par les mites montre une différence significative du taux moyen de croissance journalier de la masse corporelle des oisillons entre les nids infestés et non infestés (tableau 17). D'autre part, l'abondance des mites dans le nid est corrélée négativement avec la masse des poussins à l'envol (tableau 17, figure 68).

Parmi les autres caractéristiques biométriques mesurées, les poussins des nids infestés par les mites ont des longueurs de tarse plus petites que celles des poussins des nids non infestés (tableau 17, figure 69). Dans toutes les couvées parasitées, la charge des mites est corrélée négativement avec la longueur des tarses des poussins à l'envol ( $r = - 0,439$ ,  $P = 0,005$ ,  $n = 49$ , figure 70).

**Tableau 17.** Comparaison des paramètres morphométriques des poussins entre les nids infestés et non infestés de Gobe-mouches de l'Atlas.

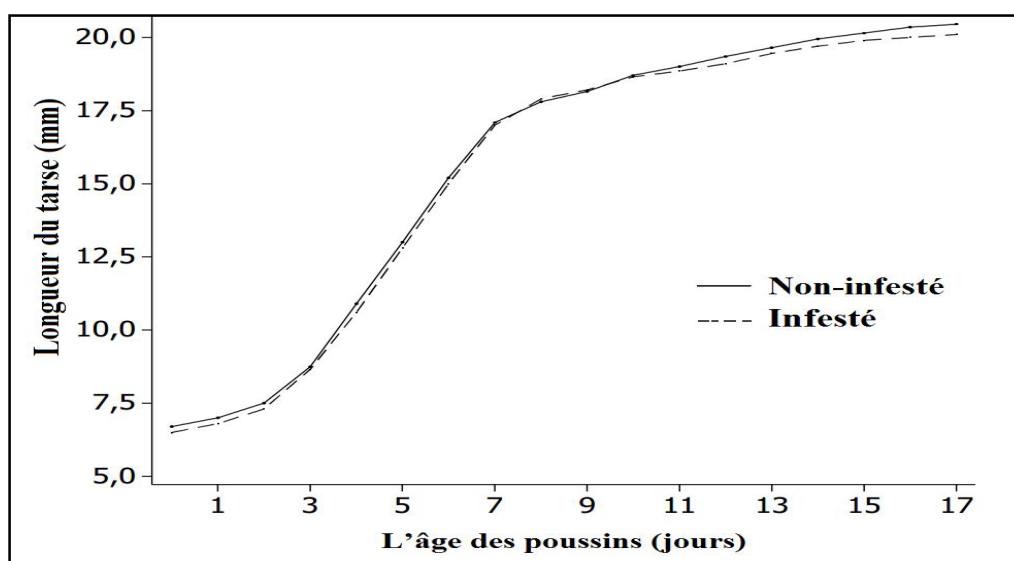
Variables	Nids non infestés		Nids infestés		ANOVA	
	M ± SD	n	M ± SD	n	F	P
T <sup>cr</sup> (g/jour)	0,9 ± 0,64	27	0,71 ± 0,52	44	3,51	0,037*
Masse des poussins à l'éclosion (g)	1,2 ± 0,08	25	1,17 ± 0,09	39	1,21	0,275
Masse des poussins à l'envol (g)	13,4 ± 1,52	27	12,7 ± 1,13	45	6,64	0,008**
Longueur du tarse à l'envol (mm)	20,4 ± 0,45	26	20,1 ± 0,48	42	4,36	0,041*
Longueur de l'aile à l'envol (mm)	76,2 ± 3,82	25	75,3 ± 4,32	44	1,32	0,097
Longueur du bec à l'envol (mm)	9,4 ± 0,17	25	9,49 ± 0,19	40	0,92	0,340

T<sup>cr</sup> (g/jour) : Taux de croissance journalier (g/jour) ;  
 M ± SD: Moyenne ± Ecart Type, n: Nombre de nids ;  
 Significativité : \* significative, \*\* hautement significative;

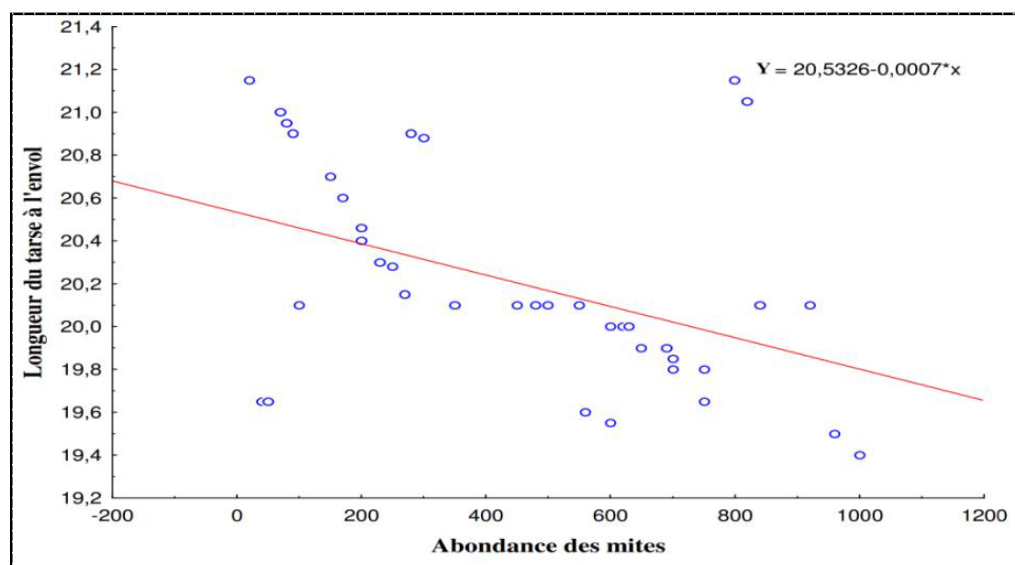


**Figure 68.** Corrélation entre la masse des poussins à l'envol (g) et l'abondance des mites.





**Figure 69.** Variation de la longueur du tarse des poussins en fonction de l'âge dans les nids infestés et non infestés



**Figure 70.** Corrélation entre la longueur moyenne des tarses des poussins à l'envol et l'abondance des mites.

### **3.4 Impact des mites sur les caractéristiques morphométriques, fréquence de nourrissage et de sanitation des adultes**

La répartition d'âge des femelles dans les nids infestés et non infestés ne diffère pas (test du chi-deux :  $\chi^2 = 0,15$ , dl = 1, p = 0,72). Ainsi, les femelles les plus âgées sont significativement plus lourdes que les jeunes femelles ( $F_{1,25} = 8,73$ , P = 0,01), mais il n'y a pas de différence dans la taille et la masse corporelle des femelles qui occupent les nids infestés et non infestés (tableau 18). En outre, nous n'avons pas pu détecter de différences du phénotype masculin avec la qualité des nids (tableau 18).

Les grandes couvées (couvée de six œufs) ont été nourries plus largement par les parents que les petites couvées (voir chapitre 3). La fréquence de nourrissage des deux parents n'a pas été significativement liée à l'abondance des mites (tableau 18). Cependant, les parents investissent plus dans le comportement de sanitation (fréquence de visites parentales sans proie) dans les nids parasités (tableau 18, figure 71). Les femelles dans les nids infestés passent plus de temps dans le nichoir que celles des nids non infestés (ANOVA :  $F_{1,55} = 7,63$ , P = 0,003). A l'inverse, les mâles des nids infestés ne passent pas plus de temps dans les nichoirs (ANOVA;  $F_{1,35} = 1,04$ , p = 0,14).

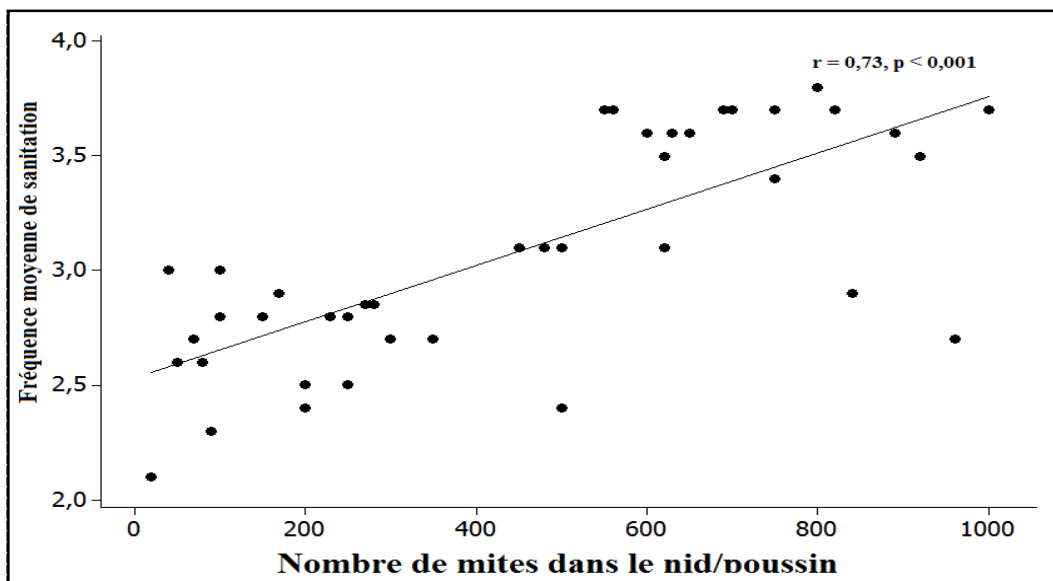
**Tableau 18.** Comparaison des caractéristiques morphométriques et fréquence de nourrissage des adultes chez le Gobe-mouches de l'Atlas.

Variable	Nids non infestés		Nids infestés		ANOVA	
	M ± SD	n	M ± SD	n	F	Valeur de P
Masse de la femelle (g)	12,0 ± 0,55	10	12,1 ± 0,65	12	0,24	0,604
Masse du male (g)	11,6 ± 0,60	09	11,5 ± 0,59	11	0,51	0,481
Taille PCA de la femelle <sup>a</sup>	0,09 ± 0,19	10	0,09 ± 0,2	12	0,93	0,512
Taille PCA du male <sup>a</sup>	0,07 ± 0,15	09	0,07 ± 0,15	11	0,90	0,497
Taux du nourrissage/ femelle <sup>b</sup>	3,4 ± 0,35	24	3,63 ± 0,63	37	1,48	0,09
Taux du nourrissage/ male <sup>b</sup>	2,7 ± 0,31	24	2,8 ± 0,49	37	1,27	0,12
Fréquence de sanitation/ femelle <sup>c</sup>	1,2 ± 0,13	24	1,9 ± 0,43	37	7,14	0,004**
Fréquence de sanitation/ male <sup>c</sup>	1,0 ± 0,10	23	1,3 ± 0,27	35	3,12	0,01*

<sup>a</sup> Les mesures sont entrées dans une analyse en composantes principales.

<sup>b</sup> Nombre de visite avec proies /poussin/ heure.

<sup>c</sup> Fréquences de visites parentales sans proie /poussin/ heure.



**Figure 71.** Corrélation entre la fréquence moyenne de sanitation de la femelle et l'abondance des mites.

#### 4. DISCUSSION

Les parasites sont ubiquistes et ils peuvent diminuer le développement et la survie de leurs hôtes, ce qui peut avoir des effets directs sur le futur succès reproducteur. Lorsque les ectoparasites sont présents dans un nid, ils se manifestent souvent en grand nombre (c'est-à-dire des centaines ou des milliers d'individus) (Powlesland 1977, Møller 1990). Pour cette raison, une détection d'une présence de parasites peut indiquer un niveau d'infestation suffisamment élevé pour affecter les poussins et les adultes au cours de la période de nidification (Møller 1990). L'impact des parasites sur l'hôte peut différer en fonction des espèces hôtes et des espèces parasites et / ou de l'environnement (Johnson & Albrecht 1993, Lehmann 1993, Merino & Potti 1995, Richner & Heeb 1995, Allander 1998, Heeb *et al.* 2000).

Les résultats de notre étude montrent que l'abondance des mites (99%) est très élevée comparativement à celle des autres groupes de parasites. Ces résultats ont été observés chez des populations de Gobe-mouches noir dans différentes régions d'Europe tempérée. Ces populations sont généralement infestées par un seul groupe de parasites (George 1959, Orell *et al.* 1993, Eeva *et al.* 1994, Merino & Potti 1995, 1996, Bauchau 1997, 1998, Potti 2008, Moreno *et al.* 2009).

Pour ce qui concerne les observations effectuées en Algérie, nous notons que les résultats diffèrent de ceux rapportés dans la même région sur des populations d'oiseaux sédentaires, (la Mésange bleue et le Merle noir), où les nids sont infestés par un cocktail d'ectoparasites (Bousslama 2003, Khalfaoui 2007). La présence significative d'un seul groupe d'ectoparasite chez la population étudiée est nette et se rapproche plus des expériences européennes. Cela peut être expliquée par la théorie classique de la compétition interspécifique où deux espèces ayant la même niche écologique ne peuvent coexister (Blondel 1995).

La différence dans la charge parasitaire entre les oiseaux sédentaires et migrateurs, coexistant dans le même habitat, a été observée dans certaines études. Sychra *et al.* (2011), en étudiant les ectoparasites chez les passereaux en Europe centrale durant la période de

reproduction, ont constaté une différence significative de la prévalence totale des poux entre les oiseaux sédentaires et migrateurs. La prévalence chez les sédentaires variait de 39 % à 100 % et chez les migrateurs elle n'était que de 0,8 % à 39 %. (Sychra *et al.* 2008) ont mentionné que les poux sont généralement trouvés sur les oiseaux d'Europe centrale au cours de leur migration postnuptial. D'autre part, en raison de leur cycle de vie, les poux sont rares sur les oiseaux en migration pré-nuptiale (Sychra *et al.* 2008). Ce fait peut expliquer la différence marquée de la prévalence de certains parasites chez les oiseaux sédentaires et migrateurs.

D'autres facteurs qui pourraient expliquer la différence de l'abondance des ectoparasites chez les oiseaux sédentaires et migrateurs sont les suivants: (1) la dynamique des populations d'ectoparasites, et (2) le fait de la migration des oiseaux (Sychra *et al.* 2011). En ce qui concerne le premier facteur : la plupart des espèces sédentaires commencent la reproduction au mois d'avril (Hudec 1983, Sychra *et al.* 2011). Il est donc possible que l'augmentation de l'abondance des parasites se produit plus tôt chez les oiseaux sédentaires que chez les migrateurs, parce que ces derniers sont sur leur chemin vers leurs sites de nidification pendant cette période (Sychra *et al.* 2011). Foster (1969) a mentionné que la production d'hormones de la reproduction, pendant la période de nidification, peut influencer des charges plus élevées d'ectoparasites dans les nids des oiseaux.

En ce qui concerne le deuxième facteur mentionné: la migration affecte l'état général des oiseaux migrateurs, et la charge importante d'ectoparasites peut affecter négativement les chances des hôtes pour atteindre leurs sites de nidification. Les oiseaux en mauvais état ou ceux avec des charges parasitaires plus élevées ont peut-être déjà péri dans les premières étapes de la migration (Cork *et al.* 2001). Dans leur étude pluriannuelle sur les hirondelles à front blanc (*Petrochelidon pyrrhonota*), Brown *et al.* (1995) ont constaté que les ectoparasites peuvent influencer négativement le taux de retour d'oiseaux parasités de sites d'hivernage à leurs sites de nidification.

Moreno *et al.* (2009) ont mentionné que les fréquences d'espèces d'ectoparasites du nid diffèrent, d'une manière remarquable entre les oiseaux sédentaires et migrateurs. Ceci a été démontré particulièrement pour les puces, les larves de mouches (*Diptera*) et les acariens dans des nids de mésanges et de gobe-mouches coexistent dans le même habitat (Bennett & Whitworth 1992, Bauchau 1997, 1998, Remeš & Krist 2005). Ainsi, Bauchau (1998) a constaté que les nids de la Mésange charbonnière *Parus major* ont montré une plus grande abondance d'acariens, de puces et de mouches que les nids du Gobe-mouches noir *Ficedula*

*hypoleuca* aux Pays-Bas. Remeš & Krist (2005) ont constaté la même tendance pour les mouches du genre *Protocalliphora* entre les mésanges et les Gobe-mouches à collier *Ficedula albicollis* en République tchèque.

Bauchau (1998) a expliqué les différences de charges d'ectoparasites entre les mésanges et les gobe-mouches par la différence dans les matériaux utilisés dans la construction des nids. Les nids de mésanges sont composés de mousses et de poils alors que ceux des Gobe-mouches *Ficedula spp.* sont faits de graminées, d'herbe sèches et d'écorce. Cette composition peut affecter le développement des ectoparasites en modulant la mortalité et la croissance des larves par leurs effets sur l'humidité du nid (Heeb, Kölliker & Richner 2000), mais elle peut également déterminer l'attraction chimique pour la dispersion et la ponte de différentes espèces d'ectoparasites associées aux différentes odeurs végétales (Heeb, Kölliker & Richner 2000). Cependant, Remeš & Krist (2005) ont trouvé que la composition des nids n'a eu aucun effet sur l'abondance des ectoparasites. Les mêmes résultats ont été obtenus par Moreno *et al.* (2009) entre les nids de mésanges bleues et de gobe-mouches noirs coexistant dans des chênaies du centre de l'Espagne. Ces chercheurs n'ont pas trouvé d'impact des matériaux de construction en échangeant des nids construits par des couples de mésanges avec ceux construits par des gobe-mouches pendant la ponte ou au début de l'incubation. Par ailleurs, ils ont trouvé un effet significatif pour le type d'habitat (les nids dans les chênaies sont plus infestés que ceux des forêts de conifère), par ailleurs, la taille de la couvée peut avoir une attractivité importante sur les parasites (Les grandes couvées chez les mésanges peuvent plus attirer les ectoparasites par des stimuli sonores ou chimiques (Martínez-de la Puente *et al.* 2009).

L'hypothèse d'un lien entre l'abondance des ectoparasites et les matériaux de construction des nids n'est donc pas systématiquement vérifiée par les résultats d'études diverses.

Cependant, l'étude réalisée par Boudeffa (2009) sur l'origine de l'infestation parasitaire des nids d'une population forestière de Mésange bleue nichant dans une subéraie de plaine, a révélé la présence d'une forte corrélation entre les mousses, principal matériau de construction utilisé chez les mésanges, et l'abondance du cocktail d'ectoparasites qui infestent le nid. Un tel résultat confirme, dans notre contexte biogéographique, l'existence d'une cause exogène de l'infestation des nids de la Mésange bleue. Cette cause est clairement liée à la nature des matériaux utilisés pour leur construction et peut donc prétendre à expliquer la différence de composition et de structure du pool d'ectoparasites entre le gobe-mouches et les mésanges ou le merle.

Les oiseaux nidicoles ont montré une réduction de la grandeur de ponte lorsque ils sont physiquement exposés à des ectoparasites (Moss & Camin 1970, Richner & Heeb 1995, Heeb *et al.* 1998). Cependant, la charge parasitaire chez notre étude ne semble pas influencer la grandeur de ponte. La réduction de la grandeur de ponte chez le Gobe-mouches de l'Atlas est généralement liée à une différence dans la qualité des individus qui se reproduisent tôt ou tard dans la saison, ou à une dégradation des conditions environnementales où les conditions d'élevage les plus pauvres apparaissent tard dans la saison (Crick *et al.* 1993). Nous avons constaté à ce propos que les femelles incubent leurs œufs significativement plus longtemps dans les nids infestés. Ceci résulterait probablement de l'abandon temporaire répété des nids pour fuir les mites et l'augmentation des activités de sanitation au détriment de l'incubation (Christe *et al.* 1996b).

L'effet des mites sur la survie des poussins varie selon les espèces. Les oisillons des Hirondelles de rivage *Riparia riparia* sont deux fois plus susceptibles de survivre dans les nids non infestés que dans les nids infestés (Szép & Møller 2000). Les mites réduisent également la survie des poussins de l'Hirondelle rustique *Hirundo rustica* (Barclay 1988, Møller 1990). Toutefois, les mites n'ont pas d'incidence sur la survie des poussins de la Mésange bleue africaine *Cyanistes caeruleus* (Bousslama *et al.* 2001), l'Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* (Powlesland 1977, Fauth *et al.* 1991), le Créadion de Lesson *Philesturnus rufusater* (Stamp *et al.* 2002), ou le moineau domestique *Passer domesticus* (Szabó *et al.* 2002). Un effet direct sur la survie des oisillons n'a pas été également observé dans notre étude. Toutefois, les poussins dans les nids infestés s'envolent à un âge plus jeune; ce qui peut potentiellement affecter leur survie. Une fois que les poussins quittent le nid, ils continuent à être nourris par les deux parents (Lundberg & Alatalo 1992), mais ils sont plus exposés à des conditions environnementales défavorables et à des prédateurs s'ils quittent le nid trop jeune.

Les poussins peuvent quitter un nid infesté par les mites pour plusieurs raisons; ils peuvent être irrités ou leurs parents peuvent réduire leurs fréquences de nourrissage et de sanitation pour éviter les mites eux-mêmes (Møller 1990). Cependant, nous avons observé une augmentation significative des fréquences de sanitation parentale dans les nids infestés par les mites. Les courtes périodes de séjour des poussins dans les nids infestés par les mites ont également été signalées chez l'Hirondelle rustique (Møller 1990), le Gobe-mouches noir et la Mésange charbonnière (Kedra *et al.* 1996).

En accord avec plusieurs études antérieures qui ont trouvé des effets marqués des mites sur la masse corporelle et la taille de leurs hôtes, tel que chez le Gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca* (Kedra *et al.* 1996, Merino & Potti 1996), le Moineau domestique *Passer domesticus* (Weddle 2000), l'Hirondelle rustique *Hirundo rustica* (Møller 1993), l'Étourneau sansonnet *S. vulgaris* (Fauth *et al.* 1991) et l'Océanite tempête *Hydrobates pelagicus* (Merino *et al.* 1999), nous avons constaté que l'abondance des mites affecte négativement la masse et la longueur du tarse des poussins de Gobe-mouches de l'Atlas à l'envol. Toutefois, cette conclusion n'est pas universelle, et aucun effet de mites n'est observé dans les études de Bauchau (1997) sur les Gobe-mouches noir, de Bouslama (2001) sur la Mésange bleue, de Thomas & Shutler (2001) sur l'Hirondelle bicolore, et de Szabó *et al.* (2002) sur le Moineau domestique. La longueur du tarse peut être soumise à une sélection directionnelle, les poussins de Gobe-mouches noir qui ont des petits tarses souffrent d'une forte mortalité après l'envol (Alatalo & Lundberg 1986, Alatalo *et al.* 1990). D'autre part, la masse corporelle des poussins à l'envol est un élément important du fitness, car elle affecte considérablement la survie de la progéniture dans la période post-envol (Lundberg & Alatalo 1992, Lindström 1999).

Les conditions physiques des oisillons à l'envol dépendent de l'interaction entre l'investissement parental et la contrainte parasitaire. Selon la qualité de réponse parentale, les effets du parasitisme peuvent être augmentés ou diminués. D'après Christe *et al.* (1996a), on s'attend à deux types de réponse :

- les parents devraient plus s'investir dans le nourrissage de leurs poussins afin de compenser les dégâts du parasitisme; ce qui n'est, cependant, pas le cas dans notre étude. Dans l'étude de Christe *et al.* (1996a) les mâles, mais pas les femelles, ont augmenté leur approvisionnement alimentaire par 57.4 % des cas en présence de puces. Certains auteurs n'ont pas trouvé un effet négatif de la charge parasitaire sur le développement des poussins, affirmant que les parents peuvent compenser ce surcoût de parasites en augmentant l'approvisionnement alimentaire (Johnson & Albrecht 1993, Christe *et al.* 1996a, Hurtrez-Boussès *et al.* 1997, Bouslama *et al.* 2002).

- les parents ne se sont pas investis dans le nourrissage des nichées parasitées qui seraient de mauvaise qualité, et contribueraient ainsi à une augmentation de l'impact des parasites. Cela a été observé chez certaines espèces de oiseaux (Rogers *et al.* 1991, Møller 1994b, Rendell & Verbeek 1996), même si la charge parasitaire des nids dans ces travaux est importantes et plus élevée que celle constatée dans notre étude. La raison qui explique cette



tendance est que l'augmentation de l'investissement des parents peut provoquer une diminution de leur propre condition physique car l'effort consacré au nourrissage et au déparasitage de leurs poussins pourrait se faire au détriment de celui consacré à la recherche de leur propre nourriture (Bouslama *et al.* 2003).

De plus, nous avons pu détecter une compensation parentale sous la forme d'une augmentation du taux de visite sans proie dans les nids infestés. Cela confirme l'idée que les parents investissent plus dans le comportement de sanitation du nid où une charge importante de parasite est présente (Hurtrez-Boussès *et al.* 2000, Bouslama *et al.* 2002, Tripet *et al.* 2002).

## 5. CONCLUSION

Les résultats de notre étude ont montré que les nids de Gobe-mouches de l'Atlas sont parasités essentiellement par deux espèces de mites *Dermanyssus gallinae* et *D.gallinoides* d'une seule famille *Dermanyssidae*. Cela permet au Gobe-mouches de l'Atlas d'avoir une originalité comparativement à d'autres passereaux dans la même région (comme la Mésange bleue et le Merle noir) qui sont caractérisés par une infestation par un cocktail de parasites.

En outre, l'infestation par les mites conduit indirectement à une diminution du succès reproducteur et de la survie des oisillons en réduisant la masse corporelle et la longueur du tarse des oisillons à l'envol. L'infestation conduit à une réduction de la période du séjour au nid ce qui met les poussins devant des conditions environnementales défavorables et un risque important de prédation en dehors du nid.

Contrairement aux conclusions d'autres travaux sur d'autres espèces, les mites n'ont pas d'incidence sur les fréquences de nourrissages des parents. Toutefois, les mites conduisent les parents à investir plus dans le comportement de sanitation du nid sous la forme d'une augmentation du taux de visites sans proie dans les nids infestés (Hurtrez-Boussès *et al.* 2000. Bouslama *et al.* 2002).

D'autres études expérimentales qui manipulent et traitent les identités et l'intensité de l'infestation parasitaire et les relations avec les conditions trophiques et environnementales sont nécessaires pour arriver à d'autres explications sur les effets du parasitisme, ainsi que pour vérifier si l'impact de cette infestation affecte surtout la descendance (Johnson & Albrecht 1993).

# CONCLUSION GENERALE



## CONCLUSION GENERALE

Nous nous sommes fixés comme objectif de comprendre l'écologie de la reproduction d'une population de Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula speculigera*. Ce travail effectué, pendant trois saisons de reproduction sur 102 nids, dans la subéraie d'altitude du Djebel Ghorra au sud du parc national d'El Kala, a permis d'obtenir des résultats originaux. La biologie de reproduction ainsi que les comportements territoriaux de cette espèce ont été évalués. De plus, la croissance et l'écologie alimentaire des poussins, les soins parentaux et leurs paramètres morphologiques ont été analysés. Pour terminer, la charge parasitaire des nids ainsi que l'impact des peuplements de parasites sur les traits d'histoire de vie, les mesures morphométriques et l'investissement des parents ont été déterminés.

L'étude de la biologie de reproduction a montré le rôle que pouvait jouer la subéraie d'altitude en tant que site de nidification, caractérisé par une forte densité qui dépasse quatre couples par hectare. De plus, nous avons démontré l'importance de l'arrivée précoce au site de nidification. Les couples précoces présentent généralement des succès de reproduction élevés représentés par un taux élevé d'envol et faible de mortalité. Par ailleurs, le fait que des adultes soient capturés et revus d'année en année au même endroit a permis de démontrer la fidélité au site de ceux-ci.

La faible grandeur de ponte moyenne (4.9 œufs par femelle) confirme la faible fécondité de notre population comparativement à celle d'autres populations de Gobe-mouches d'Europe continentale. En effet, les populations d'oiseaux, en région méditerranéenne, sont soumises à de fortes pressions de sélection dont les plus importantes sont l'augmentation accrue de la température et la sécheresse précoce dans la saison. Ces contraintes seraient responsables de la baisse de la fécondité puisqu'ils agissent négativement sur la croissance folliculaire (Haywood 1992) et influencent la disponibilité alimentaire qualitative et quantitative de l'habitat de reproduction.

Cette faible fécondité peut être expliquée par le principe d'allocation d'énergie de Levins (1968). Dans les milieux extrêmes relativement pauvres en nourriture, l'allocation en énergie pour la survie individuelle serait plus importante comparativement à celle investie dans la reproduction.

Cependant, la compensation de cette faible grandeur de ponte par un succès d'envol élevé assure le succès de reproduction global, la durabilité à long terme et la croissance de la population étudiée. Blondel & al. (1992) ont montré l'existence un compromis entre une fécondité réduite et une survie meilleure des oiseaux.

Nos résultats suggèrent donc que les Gobe-mouches de l'Atlas qui se reproduisent dans les habitats sempervirents peuvent bénéficier de la faible saisonnalité dans leur nourriture (un surplus faible de ressources alimentaires, mais plus étalé dans le temps), rendant ainsi les effets de la date de ponte moins forts et peuvent donc avoir moins besoin d'ajuster le calendrier de la reproduction pour être en synchronie avec la disponibilité des chenilles, contrairement au Gobe-mouches noir des habitats caducifoliés (Burger *et al.* 2012).

La seconde partie de notre thèse a été consacrée à l'étude de l'écologie alimentaire et sa variation saisonnière ainsi que des conditions morphologiques des poussins en croissance. Elle nous a permis de comprendre les stratégies adoptées par les parents afin de compenser les effets des variations trophiques saisonnières.

L'analyse montre que les chenilles de différentes espèces de lépidoptères sont les proies les plus consommées. Ce régime alimentaire présente des affinités avec celui observé en Europe continentale, et ce, en dépit d'une différence de milieux.

La forte augmentation des températures en période d'élevage, en Afrique du Nord, oblige les Gobe-mouches de l'Atlas de s'adapter à un changement qualitatif des ressources trophiques qui subissent une diminution de chenilles au profit d'autres groupes de proies. Cela se traduit par une diversification du régime alimentaire qui est surtout constitué d'individus adultes, relativement gros, moins hydratés et difficile à digérer. En outre, l'augmentation du volume de proies, avec l'avancement de la saison, provoque une diminution de l'approvisionnement alimentaire et par conséquent une diminution des taux de croissance des différents paramètres morphométriques des poussins. Cela peut conduire à une réduction de la qualité des jeunes à l'envol et donc minimiser leur chance de survie et de recrutement ultérieur. Il serait utile de ce vérifier par un baguage intensif des jeunes au nid et des observations systématiques dans le site permettront de vérifications les années suivantes.

Les résultats de déparasitage des nids ont montré que les mites sont les ectoparasites les plus abondants. Un résultat souvent observé chez les populations Européennes de Gobe-mouches.

Nos résultats suggèrent que les mites peuvent provoquer une certaine pression de sélection, voir même une certaines mortalité ou une dégradation des conditions de vie des poussins et de reproduction d'une manière générale. L'infestation par les mites provoque chez

les poussins une réduction de la masse corporelle (principale composante de leur fitness), de la longueur des tarsi à l'envol et de la période du séjour au nid. Les oisillons s'envolent à un âge plus précoce ce qui augmente le risque de la prédation et de la sous-alimentation à l'extérieur du nid.

La réponse des parents à la charge parasitaire de leurs descendants est variable selon les espèces. Certains adultes utilisent des stratégies de défense comportementales afin de compenser les effets néfastes des ectoparasites sur la croissance et la survie ultérieure de leurs jeunes (Hart 1997). Ils peuvent augmenter leurs fréquences de nourrissage et de sanitation. Cependant, chez certaines espèces, les parents fixent et même réduisent leurs fréquences de nourrissage et de sanitation pour éviter les ectoparasites eux-mêmes. Cette différence des réponses montre la spécificité de chaque système hôte-parasite. Dans les nichées parasitées de notre population, les parents ne se sont pas investis dans le nourrissage ce qui explique la diminution des conditions physiques des poussins à l'envol.

Au vu des résultats obtenus, nous pensons que cette population de Gobe-mouche de l'Atlas présente des paramètres de bonne qualité permettant d'envisager sa pérennité. Il reste à savoir comme tous les cas des passereaux migrateurs, quelles seront les modalités d'adaptation de cette espèce à l'augmentation des températures moyennes qui affecteront leur habitat de nidification.

En perspective et au terme de cette étude, il serait intéressant dans les travaux futurs, d'étudier l'écologie de la reproduction d'autres populations de Gobe-mouches de l'Atlas nichant dans d'autres régions Nord-africaines, en diversifiant le type de forêts (subéraie, cédraie,...). Ces données seront nécessaires pour valider les relations espèce-habitat: les variations des différents traits d'histoire de vie et les relations qui existent entre la dynamique des populations et la qualité de l'environnement.

Plusieurs études ont montré une relation positive entre le succès reproducteur et la susceptibilité aux endoparasites. Il serait intéressant aussi, de réaliser un inventaire des endoparasites pour approfondir la compréhension des parasitoses et leur effet sur cette espèce notamment juste à l'arrivée des individus.

La région méditerranéenne a été identifiée comme le point chaud le plus important des réchauffements climatiques dans le monde entier. De ce point de vue, nous nous intéresserons enfin, dans le futur, à étudier les effets écologiques du changement climatique sur les différents traits d'histoire de vie de notre espèce migratrice (notamment les dates d'arrivées et de ponte en fonction d'adaptation aux changements) même si les conséquences exactes des changements du climat seront difficiles à apprécier du fait d'un manque de recul.

**REFERENCES**  
**BIBLIOGRAPHIQUES**

**REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

-A-

- Adams, L.E.G.** 1957. Nest records of swallow. *Birds study* 4: 28-33.
- Ahola, M., Laaksonen, T., Sippola, K., Eeva, T., Rainio, K., and Lehikoinen, E.** 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding date. *Glob Change Biol.* 10:1610 – 1617.
- Ahola, M. P., Laaksonen, T., Eeva, T., and Lehikoinen, E.** 2007. Climate change can alter competitive relationships between resident and migratory birds. *J Anim Ecol.* 76:1045 – 1052.
- Alatalo, R. V., and Lundberg, A.** 1984. High frequency of cuckoldry in pied and collared flycatchers. *Gikas* 42: 41 - 47.
- Alatalo, R. V., Lundberg, A., and Ulfstrand, S.** 1985. Habitat selection in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. In: M. Cody (ed.) *Habitatselection in birds*: 59 - 63. Academic Press, New York.
- Alatalo, R. V., and Lundberg, A.** 1986. Heritability and selection o tarsus length in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Evolution* 40: 574 - 583.
- Alatalo, R. V., Gottlander, K., and Lundberg. A.** 1988. Conflict or cooperation between parents in feeding nestlings in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 19: 31- 32.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., and Lundberg, A.** 1990. Phenotypic selection on heritable size traits: environmental variance and genetic response. *Am Nat* 135: 464- 471.
- Allander, K.** 1998. The effects of an ectoparasite on reproductive success in the Great tit: a 3-year experimental study. *Can. J. Zool.* 76: 19–25.
- Amundsen, T. W., and Slagsvold, T.** 1991. Asynchronous hatching in the pied flycatcher: an experiment. *Ecology* 72: 797 - 804.
- Anderson, R.M., and May, R.M.** 1978. Regulation and stability of hostparasite population interactions. I. Regulatory processes. *J. Anim. Ecol* 47: 219–247.
- Anderson, R.M., and May, R.M.** 1979. Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature*, 280: 361-367.
- Arendt, J. D.** 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Q. Rev. Biol.* 72: 149-177.



- Askenmo, C.** 1973. Nestling weight and its relation to season and brood-size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 4: 25-31.
- Askenmo, C.** 1982. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ardea* 70: 189–196.
- Auger, P., and Faivre, B.** 1993. Propagation of extinction waves in spatial models of interspecific competition and selective predation. *Acta Oecol.* 14: 781- 805.

**-B-**

- Bañbura, J. and Zieliński, P.** 1998. An analysis of egg-size repeatability in Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *Ardeola* 45: 183–192.
- Bancroft, T. C.** 1984. Growth and sexual dimorphism of the Boat-tailed Grackle. *Condor* 86: 423- 432.
- Barba, E., Gil-Delgado, J.A., and Monrós, J.S.** 1995. The costs of being late: consequences of delaying great tit *Parus major* first clutches. *J Anim Ecol* 64: 642–651.
- Barclay, R. M. R.** 1988. Variation in the costs, benefits, and frequency of nest use by barn swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk* 105: 53-60.
- Bauchau, V.** 1997. Do parasitic mites decrease growth of nestling Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*? *Ardea* 85: 243-247.
- Bauchau, V.** 1998. Comparison of parasitism level in two sympatric passerines: The pied flycatcher and the great tit. *Ecoscience* 5 : 64-171.
- Bauer, Z., Trnka, M., Bauerova, J., Mozny, M., Stepanek, P., Bartosova, L. and Zalud, Z.** 2010. Changing climate and the phenological response of great tit and collared flycatcher populations in flood plain forest ecosystems in Central Europe. *International Journal of Biometeorology* 54: 99- 111.
- Bel'skii, E. A., and Bel'skaya, E. A.** 2009. Composition of Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) Nestling Diet in Industrially Polluted Area. *Russian Journal of Ecology* 40: 342–350.
- Belda, E.J.** 1991. Estudio de las causas que inciden sobre el éxito reproductor del verdicillo (*Serinus serinus*) al final de la estación reproductora. PhD Thesis, University of Valencia.
- Bell, G. and Koufopanou, V.** 1986. The cost of reproduction. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 3: 83-131.
- Bennett, G.F., and Whitworth, T. L.** 1992. Host nest, and ecological relationships of species of *Protocalliphora* (*Diptera* : *Calliphoridae*). *Can. J. Zool.* 70 : 51-61.

- Benyacoub, S.** 1993. Ecologie de l'avifaune forestière nicheuse de la région d'El-Kala Thèse. Univ. Bourgogne Dijon.
- Benyacoub, S., et Chabi, Y.** 2000. Diagnose écologique de l'avifaune du Parc National d'El-Kala. Synthese Publication, Université d'Annaba Algérie.
- Benyacoub, S., M. Louanchi, R. Baba-Ahmed, S. Benhouhou, R. Boulahbel, B. Chalabi, R. Rouag, F. Haou et N. Ziane.** 1998. Plan directeur de gestion du Parc National d'El-Kala et du complexe de zones humides (Wilaya d'El-Tarf). 300 p.
- Berndt, R. and Winkel, W.** 1967. Die Gelegegrosse des Trauerschnappers (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und Alter. *Vogelwelt* 88: 97-136.
- Beylagoun, I.** 1998. Contribution à l'inventaire des Lépidoptères dans le Parc National d'El Kala. Mémoire d'ingénieur, université d'Annaba. 36 p.
- BirdLife International and NatureServe,** 2011. Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.
- Bishop, C. A., Collins, B., Mineau, P., Burgess, N. M., Read, W. F. and Risley, C.** 2000. Reproduction of cavity-nesting birds in pesticide-sprayed apple orchards in southern Ontario, Canada, 1988–1994. *Environ. Toxicol. Chem.* 19: 588-599.
- Blancher, P. J., and Rorgrtson, R. J.** 1987. Effect of food supply on the breeding biology of western kingbirds. *Ecology* 68: 723-732.
- Blondel, J., Clamens, A., Cramm, P., Gaubert, H. and Isenmann, P.** 1987. Population studies on tits in the Mediterranean region. *Ardea* 75: 21–34.
- Blondel, J., Dervieux, A., Maistre, M., and Perret, P.** 1991. Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats. *Oecologia* 88: 9–14.
- Blondel, J., Pradel, R., and Lebreton, J. D.** 1992. Low fecundity insular Blue Tits do not survive better as adults than high fecundity mainland ones. *J. Anim. Ecol.* 61: 205-213.
- Blondel, J., Dias, P. C., Maistre, M., and Perret, P.** 1993. Habitat heterogeneity and life-history variation of Mediterranean Blue Tits (*Parus caeruleus*). *Auk* 110: 511–520.
- Blondel, J.** 1995. Biogéographie évolutive. Edition Masson. Paris.
- Blondel, J., Dias, P.C., Perret, P., Maistre, M. and Lambrechts, M.M.** 1999. Selection-based biodiversity at a small spatial scale in a low-dispersing insular bird. *Science* 285: 1399-1402.
- Blondel, J., Thomas, D.W., Charmantier, A., Perret, P., Bourgault, P., and Lambrechts, M. M.** 2006. A thirty-year study of phenotypic and genetic variation of Blue Tits in Mediterranean habitat mosaics. *BioScience* 56: 661–673.

- Blums, P., Hepp, G. R., and Mednis, A.** 1997. Age-specific reproduction in three species of European ducks. *Auk* 114: 737–747.
- Bösenberg, K.** 1964. Vergleichende Fertstellung zur Nestlingsnahrung von Trauerschnapper (*Ficedula hypoleuca* (Pall.)), Kohlmeise (*Parus major* L.) und Blaumeise (*Parus caeruleus* L.) in verschiedenen Waldbiotopen. *Beitr. Vogelk.* 9: 249-262.
- Both, C. and Visser, M.E.** 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411: 296–298.
- Both, C., Artemyev, A.V., Blaauw, B., Cowie, R.J., Dekhuijzen, A.J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E.V., Jarvinen, A., Metcalfe, N.B., Nyholm, N.E.I., Potti, J., Ravussin, P.A., Sanz, J.J., Silverin, B., Slater, F.M., Sokolov, L.V., Torok, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H., and Visser, M.E.** 2004. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1657–1662.
- Both, C. and Visser, M.E.** 2005. The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology* 11: 1606–1613.
- Both, C., Bijlsma, R.G. and Visser, M.E.** 2005. Climatic effects on timing of spring migration and breeding in a long-distance migrant, the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *J. Avian. Biol* 36: 368–373.
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C.M. and Visser, M.E.** 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441: 81– 83.
- Both, C., van Asch, M., Bijlsma, R.G., van den Burg, A.B. and Visser, M.E.** 2009. Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology* 78: 73–83.
- Both, C.** 2010. Flexibility of timing of avian migration to climate change masked by environmental constraints en route. *Current Biology* 20: 243–248.
- Boudeffa, K.** 2009. L'infestation parasitaire chez la Mésange Bleue: évolution de la charge d'ectoparasites en fonction du stade de construction du nid. Mémoire de Master, université d'Annaba. 50p.
- Boudeffa, K., Brahmia, Z., and Benyacoub, S.** 2014. Breeding ecology of the Atlas Pied Flycatcher *Ficedula speculigera* in an old oak *Quercus suber* forest in northeastern Algeria, *Bird Study* 61, 1: 73-81.
- Bouguessa, S.** 1993. Contribution à l'étude bioécologique des Anisoptères *odonata* du lac Oubeira Parc National d'El-Kala. Thèse de magister, université d'Annaba. 123p.

- Bouslama, Z., Chabi, Y., and Lambrechts, M. M.** 2001. Chicks resist high parasite intensities in an Algerian population of Blue Tits. *Ecoscience* 8: 320–324.
- Bouslama, Z., Lambrechts, M., Ziane, N., Djenidi, R. and Chabi, Y.** 2002. The effect of nest ectoparasites on parental provisioning in a north-African population of the Blue Tit *Parus caeruleus*. *Ibis* 144: E73-E78.
- Bouslama, Z.** 2003. Bioécologie d'une population de Mésange bleue dans les subéraies de plaine du Nord-est algérien : Ecologie alimentaire et impact de la charge parasitaire sur les conditions morphologiques et physiologiques des poussins. Thèse de doctorat. Univ Annaba. 103p.
- Boyd, A. W.** 1936. Report on the swallow enquiry (1935). *Brit. Birds.* 30: 98-116.
- Brahmia, Z.** 2002. Rôle fonctionnel du lac Oubeira et du lac El Mellah pour les oiseaux marins (Parc National d'El-Kala). *Mémoire de Magister. Université d'Annaba.* 80 p.
- Brinkhof, M.W.G., Cave, A.J., Rage, E.J., and Verhulst, S.** 1993. Timing of reproduction and fledging success in the Coot *Fulicaatra*: evidence for a causal relationship. *J. Anim. Ecol.* 62: 577-587.
- Brinkhof, M. W. G., Heeb, P., Kölliker, M. and Richner, H.** 1999. Immuno competence of nestling great tits in relation to rearing environment and parentage. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 2315-2322.
- Brisbin, I. L., JR., White, G. C., and Bush, P. B.** 1986. PCB intake and the growth of waterfowl: multivariate analyses based on a reparameterized Richards sigmoid model. *Growth* 50: 1–11.
- Brosset, A.** 1961. Ecologie des oiseaux du Maroc oriental. *Trav. Inst. Sci. Rabat, Sér. Zool.*, 22, 155 p.
- Brown, C.R., Brown, M.B., and Rannala, B.** 1995. Ectoparasites reduce long-term survival of their avian host. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 262: 313-319.
- Brown, J. L., Li, S. H. and Bhagabati, N.** 1999. Long-term trend toward earlier breeding in an American bird: a response to global warming? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 5565-5569.
- Bryant, D. M.** 1978. Environmental influences on growth and survival of nestling House Martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120: 271-283.
- Bryant, D. M.** 1979. Establishment of weight hierarchies in the broods of house martins *Delichon urbica*. *Ibis* 120: 16 – 26.
- Bryant, D. M., and Tatner, P.** 1988. The cost of brood provisioning: effects of brood size

and food supply. Proceedings of the XIXth International Ornithological Congress : 364-379.

- Bureš, S.** 1995. Comparison of diet in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) and pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) nestlings in a hybrid zone. *Folia Zool* 44: 247–253
- Burger, C., Belskii, E., Eeva, T., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Qvarnström, A., Slagsvold, T., Veen, T., Visser, M.E., Wiebe, K. L., Wiley, C., Wright, J. and Both, C.** 2012. Climate change, breeding date and nestling diet: how temperature differentially affects seasonal changes in pied flycatcher diet depending on habitat variation. *J. Anim. Ecol.* 81: 926–936.
- Buse, A., and Good, J. E. G.** 1996. Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculata oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change. *Ecological Entomology* 21: 335-343.
- Buse, A., Dury, S. J., Woodburn, R. J. W., Perrins, C. M. and Good, J. E. G.** 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits. *Functional Ecology* 13: 74-82.

-C-

- Calow, P.** 1979. Cost of reproduction - a physiological approach. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 54: 23-40.
- Chabi, Y. et Isenmann, P.** 1997. La reproduction de la Mésange bleue (*Parus caeruleus ultramarinus*) dans des subéraies (*Quercus suber*) à trois différentes altitudes en Algérie. *Alauda* 65: 13–18.
- Chabi, Y.** 1998. Etude de l'écologie de la reproduction des populations de Mésanges (*Parus*) dans les chênaies du Nord Est de l'Algérie. Thèse de doctorat Univ. d'Annaba. 197 pp.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. and Sheldon, B.C.** 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science* 320: 800-803 .
- Christe, P., Richner, H. and Oppliger, A.** 1996 a. Begging, food provisioning, and nestling competition in great tit broods infested with ectoparasites. *Behavioral Ecology*, 7:127–131.
- Christe, P., Richner, H. and Oppliger, A.** 1996 b. Of great tits and fleas: sleep baby sleep. *Animal Behavior* 52: 1087-7092.

- Ciani, A.C., Palentini, L., Arahou, M., Martinoli, L., Capiluppi, C. and Mouna, M.** 2005. Population decline of (*Macaca sylvans*) in the Middle Atlas of Morocco. *Biological Conservation* 121: 635–641.
- Clark, A. B., and Wilson, D. S.** 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. *Q. Rev. Biol.* 56: 253 – 277.
- Clayton, D.H.** 1991. The influence of parasites on host sexual selection. *Parasitology Today* 7: 329 – 334.
- Clotfelter, E. D., Whittingham, L. A., and Dunn, P.O.** 2000. Laying order, hatching asynchrony and nestling body mass in Tree Swallows, *Tachycineta bicolor*. *J. Avian Biol.*, 31: 329-334.
- Cody, M. L.** 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Cole, L. C.** 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29: 103-137.
- Copete, J.L., Armada, R., López, F. and Bigas, D.** 2010. Identification of Atlas Flycatcher in summer plumage. *Dutch Birding* 32: 155–162.
- Coppack, T., and Both, C.** 2002. Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea* 90. 369 - 378.
- Cork, S.C., Csörgö, T., Scebba, S., and Lövei, G.** 2001. The prevalence of nematodes parasites in transcontinental songbirds, in : Association of Veterinary Teachers and Research Workers. Current topics in Veterinary Science. 55<sup>th</sup> annual conference, Scarborough, UK, 9<sup>th</sup> -12<sup>th</sup> April, 2001. Abstracts. *Research in Veterinary Science* 70 (Suppl A), 20.
- Cotton, P. A., Wright, J., and Kacelnik, A.** 1999. Chick begging strategies in relation to brood hierarchies and hatching asynchrony. *Am. Nat.* 153: 412-420.
- Cox, W. A., and Martin, T. E.** 2009. Breeding biology of the three-striped warbler in Venezuela: a contrast between tropical and temperate parulids. *Wils. J. Orn.* 121: 667–678.
- Cramp, S., and Perrins, C.M.** 1993. *The birds of the Western Palearctic*, 7. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S., and Perrins, C.M.** 1993. *The birds of the Western Palearctic*, 7. Oxford University Press, Oxford.
- Creighton, J.C., Heflin, N.D. and Belk, M.C.** 2009. Cost of Reproduction, Resource Quality, and Terminal Investment in a Burying Beetle. *The American Naturalist* 174: 673-684.

- Cresswell, W. and McCleery, R.H.** 2003. How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply to long-term variability in temperature. *Journal of Animal Ecology* 72: 356–366.
- Cresswell, W.** 2008. Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis* 150: 3-17.
- Creutz, G.** 1953. Ernährungswiese und wirtschaftliche Bedeutung des Trauerschnappers. *Anz. Schadlingskunde* 26: 17-23.
- Crick H. Q. P., Gibbons D. W. and Magrath, R. D.** 1993. Seasonal changes in clutch size in British birds. *J. Anim. Ecol* 62: 263-273.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E., and Thomson, D. L.** 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature* 388: 526.
- Crick, H. Q. P. and Sparks, T. H.** 1999. Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423–424.
- Cucco, M., and Malacar, G.** 1996. Effect of food availability on nestling growth and fledging success in manipulated pallid swift broods. *J. Zool., Lond.* 240: 141-151.

**-D-**

- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R. and Meijer, T.** 1989. Food supply and the annual timing of avian reproduction. *Acta XIX Congr. Int. Omithol. Ottawa I*: 392-407.
- Danchin, É., Giraldeau, L.A., and Cézilly, F.** 2005. *Écologie comportementale*. Dunod, Paris.
- Daviesn, B., Hatchwell, B. J., Robson, T., and Burke, T.** 1992. Paternity and parental effort in Dunnocksp *runellam odularis*: How good are male chick-feeding rules? *Anim. Behav.* 43:729-74
- Deaville, R. and Pierce, G. J.** 2007. Mass-dependent predation risk and lethal dolphin porpoise interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 2587-2593.
- De Belair, G.** 1990. Structure, fonctionnement et perspective de gestion de 4 Éco-complexes lacustres et marécageux (El-Kala, est algérien). Thèse de doctorat, Univ. de Montpellier II, tomes Tableaux et Figures, tome textes pp, 193.
- Delannoy, C. A. and Cruz, A.,** 1991. Philornis parasitism and nestling survival of the Puerto Rican sharp-shinned hawk. In *Bird–parasite interactions* : 93–103. Loye, J.E. and Zuk, M. (Eds). Oxford: Oxford University Press.
- Dias, P. C., and Blondel J.** 1996. Local specialization and mal adaptation in the Mediterranean Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Oecologia* 107: 79–86.

- Dickinson, J. L., and Weathers, W. W.** 1999. Replacement males in the western bluebird: opportunity for paternity, chick-feeding rules, and fitness consequences of male paternal care. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 201-209.
- Djellab, S.** 1993. Inventaire et écologie des Syrphides (ordre: *diptera*) dans le Parc National d'EL-Kala. Thèse de magister, université d'Annaba. 184p.
- Dmitriew, C. M.** 2011. The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? *Biol. Rev.* 86: 97–116.
- Dolenec, Z., Dolenec, P., Kralj, J., and Kiš Novak, D.** 2009. Long-term trends in timing of breeding of the Barn Swallow (*Hirundo rustica*) L in Croatia. *Pol. J. Ecol.* 57: 611–614.
- Dornbusch, M.** 1981. Die Ernährung einiger Kleinvogelarten in Kiefernjungbestockungen. *Beitr. Vogelk.* 27: 73-99.
- Dufva, R. and Allander, K.** 1996. Variable effects of the hen flea *Ceratophyllus gallinae* on the breeding success of the great tit *Parus major* in relation to weather conditions. *Ibis* 138: 772-777.
- Du Merle, P. and Mazet, R.** 1983. Stades phanologiques et infestation par *Tortrix virima* L. (*Lep., Tortricidae*) des bourgeons du chêne pubescent et du chêne vert. *Acta Oecological Oecol. Applic.* 4: 47-53.
- Dunn, E.K.** 1975. The role of environmental factors in the growth of 01 tern chicks. *J. Anim. Ecol.* 44: 743-754.
- Dunn, P.O. and Winkler, D.W.** 2010. Effects of climate change on timing of breeding and reproductive success in birds. *Effects of Climate Change on Birds*, 1st edn (eds A.P. Møller, W. Fiedler and P. Berthold), pp. 129–148. Oxford University Press, Oxford.
- Duquet, M.** 1999. Eléments d'identification : critères d'âge des Gobe-mouches noirs *Ficedula hypoleuca* à l'automne. *ornithos* 6: 122-124.
- Durant, J. M., and Handrich, Y.** 1998. Growth and food requirement flexibility in captive chicks of the European Barn Owl (*Tyto alba*). *Journal of Zoology London* 245:137–145.
- Dyrcz, A.** 1974. Factors affecting the growth rate of nestling Great Reed and Reed Warblers at Milicz, Poland. *Ibis* 116: 330-339.

-E-

- Eeva, T., Lehikoinen, E., and Nurmi, J.** 1994. Effects of ectoparasites on breeding success of Great Tits (*Parus major*) and Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in an air pollution gradient. *Can. J. Zool* 72: 624-35.
- Eeva, T., Ryömä, M., and Riihimäki, J.** 2005. Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia* 145: 629–639.



- Ellers, J., Sevenster, J.G. and Driessen, G.** 2000. Egg Load Evolution in Parasitoids. The American Naturalist 156: 650-665.
- Emberger, L.** 1955. Une classification biogéographique des climats. Rev. Trac. Bot. Géol. Zool. Fase. Sci. Montpellier, série botanique: 343p.
- Emberger, L.** 1971. Travaux de botanique et d'écologie. Masson, Paris, France.
- Etchecopar, R.D. and Hüe, F.** 1964. Les Oiseaux du Nord de l'Afrique. Boubée, Paris.
- Etherington, G., and Small, B.** 2003. Taxonomy and identification of Atlas Flycatcher - a potential British vagrant. Birding World 16: 252-256.

**-F-**

- Faivre, B.** 1986. Régime alimentaire des petits passereaux insectivores D.E.A. Université. Lyon I.
- Fauth, P. T., Krementz, D. G. and Hines, J. E.** 1991. Ectoparasitism and the role of green nesting material in the European starling. Oecologia 88. 22-29.
- Fitze, P. S., Clobert J., and Richner H.** 2004. Long-term life-history consequences of ectoparasite-modulated growth and development. Ecology 85: 2018-2026.
- Floret, C., M. J. Galan, E. le Floch, F. Leprince, and F. Romane.** 1989. in Plant phenomorphological studies in Mediterranean-type ecosystems (G. Orsban, Ed.). Pages 9-97. Kluwer Academic, Publishing, Dordrecht, The Netherlands.
- Forchhammer, M. C., Post, E., and Stenseth, N. C.** 1998. Breeding phenology and climate. Nature 391: 29-30.
- Foster, M.S.** 1969. Synchronized life cycles in the orange-crowned warbler and its mallophagan parasites. Ecology 50: 315-323.
- Francis, C.M., and Cooke, E.** 1986. Differential timing of spring migration in wood warblers. Auk 103: 548-556.
- Freeman-gallant, C. R.** 1996. DNA fingerprinting reveals female preference for male parental care in Savannah Sparrows. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 263: 157-160.

**-G-**

- Gareth, J.** 1986. Parent offspring resource allocation in Swallows during nestling rearing: an experimental study. Ardea 75: 145-168.
- George, R. S.** 1959. Fleas from nests of the pied flycatcher and other species in the forest of Dean. British Birds 6: 132-136.

- Gibb, J. A.** 1950. The breeding biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis* 92: 507-539.
- Gibelin, A.L. and Déqué, M.** 2003. Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. *Clim. Dyn* : 20327-20339.
- Giorgi, F.** 2006. Climate change hotspots. *Geophysical Research Letters* 33: L 87-97.
- Glutz von Blotzheim, U.K., and Bauer, K.** 1993. *Handbuch der Vogel mitteleuropas*, 13/I. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Goodburn, S.F.** 1991. Territory quality or bird quality? Factors determining breeding success in the magpie (*Pica pica*). *Ibis* 133: 85–90.
- Goodenough, A.E., Elliot, S.L., and Hart, A.G.** 2009. The challenges of conservation for declining migrants: Are reserve based initiatives during the breeding season appropriate for the Pied Flycatcher *Ficedula Hypoleuca*?. *Ibis* 151: 429 – 439.
- Górska, E.** 2001. Population density and breeding ecology of the House Martin *Delichon urbica* in Pomerania (NW Poland). *Acta Ornithol.* 36: 79 – 84.
- H-**
- Hahn, D. C.** 1981. Asynchronous hatching in the laughing gull: cutting losses and reducing rivalry. *Anim. Behav.* 29: 421–427.
- Haltenort, T., and Diler, H.** 1980. *A field guide to the mammal of Africa including Madagascar*: Collins, London.
- Hart, B.** 1997. Behavioural defence. In Clayton D.H., Moore J. (Eds) *Host – parasite evolution. General principles and avian models*. Oxford University press.
- Haywood, S.** 1992. Role of extrinsic factors in the control of clutch size in the Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Ibis* 135: 79-84.
- Heeb, P., Werner, I., Kölliker, M. and Richner, H.** 1998. Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proc. R. Soc. Lond B* 265: 51-56.
- Heeb, P., Kölliger, M. and Richner, H.** 2000. Bird ectoparasite interactions, nest humidity, and ectoparasite community structure. *Ecology* 81: 958-968.
- Hegy, G., Rosivall, B., Szöllösi, E., Eens, M., and Török, J.** 2011. Context-dependent effects of nestling growth trajectories on recruitment probability in the collared flycatcher. *Behav Ecol Sociobiol.* 8: 1647-1658.
- Heim De Balsac, H. and Mayaud, N.** 1962. *Les Oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique. Le chevalier*, Paris.
- Holcomb, L. C., and Twiest, G.** 1968. Red-winged blackbird nestling growth compared to adult size and differential development of structures. *Ohio J. Sci.* 68: 277-284.

- Hoyt, D.F.** 1979. Practical method of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96: 73–77.
- Hudec, K.** 1983. Birds - Aves. Part 3. Fauna CSSR 23 (In Czech). Academia, Prague, 1233pp.
- Huhta, E., Jokimäki, J., and Rahko, P.** 1998. Distribution and reproductive success of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to forest patch size and vegetation characteristics; the effect of scale. *Ibis* 140: 214–222.
- Hüppop, O., and Winkel, W.** 2006. Climate change and timing of spring migration in the long-distance migrant *Ficedula hypoleuca* in central Europe: the role of spatially different temperature changes along migration routes. *Journal of Ornithology* 147: 344–353.
- Hunt, G. L., Mehlum, F., Russell, R. W., Irons, D., Decker, M. B. and Becker, P.H.** 1999. Physical processes, prey abundance and the foraging ecology of seabirds. proceedings of the 22<sup>th</sup> international ornithol. Congr. (eds adams, n.j. & slotow, r.h.), p.p. 2040 - 2056. Bird life South africa, durban.
- Hurtrez-Boussès, S.** 1996. Interactions hôte parasite: le système mésange bleue *Protocalliphora* en région méditerranéenne. Thèse Univ. Montpellier II (France).
- Hurtrez-Boussès, S., Blondel, J., Perret, P. and Renaud, F.** 1997. High blowfly parasitic loads affect breeding success in a Mediterranean population of Blue Tits. *Oecologia* 112: 514 –517.
- Hurtrez-Boussès, S., Renaud, F., Blondel, J., Perret, P. and Galan, M.-J.** 2000. Effects of ectoparasites of young on parents' behaviour in a Mediterranean population of Blue Tits. *J. Avian Biol* 31: 266-269.

-I-

- Inozemtsev, A.A.** 1978. Rol' nasekomoyadnykh ptits v lesnykh Biotsenozakh (The Role of Insectivorous Birds in Forest Biocenoses), Leningrad: Izd. Leningr. Univ.
- IPCC,** 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2001: The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge: Cambridge University Press. ISBN 978 0521 88009-1.
- Isenmann, P. and Moali, A.** 1987. Clutch-size reduction in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in North-West Africa. *Ornis Fennica* 64: 119.

**Isenmann, P., Ales, E. and Moreno, O.** 1990. The timing of breeding and clutch size of Blue Tist (*Parus caeruleus.*) in an evergreen holm oak habitat in southern Spain. Rev.Ecol. (Terre et Vie) 45: 177–181.

**-J-**

**Järvinen, A. and Lindén, H.** 1980. Timing of breeding and the clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland. Ornis Fennica 57: 112–116.

**Järvinen, A., Väisänen, R.A.** 1984. Reproduction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in good and bad breeding seasons in a northern marginal area. Auk 101: 439–450.

**Järvinen, A.** 1986. Clutch size of passerines in harsh environments. Oikos 46: 365–371.

**Järvinen, A., and Ylimaunu, J.** 1986. Growth of nestling Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in northern Lapland. Ornis Fennica 63: 17-25.

**Järvinen, A.** 1989. Clutch-size variation in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). Ibis 131: 572–577.

**Järvinen, A.** 1990. Incubation and nestling periods in hole-nesting passerines in Finnish Lapland. Ornis Fennica 67: 65–72.

**Järvinen, A.** 1994. Global warming and egg size of birds. Ecography 17: 108-110.

**Jervis, M.A. and Fems, P.N.** 2004. The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of fitness and of resource allocation. Oikos 107: 449-460.

**Johnson, L.S. and Albrecht, D.J.** 1993. Effects of haematophagous ectoparasites on nestling house wrens, Troglodytes aedon: who pays the cost of parasitism? Oikos 66: 255-262.

**Joleaud, L.** 1936. Etude géologique de la région de Bône et de la Calle. Bull. Serv. Carte éol. Algérie, Imp. Typo Litho et Cie, Alger, 2ème série.

**Jonzén, N., Lindèn, A., Ergon, T., Knudsen, E., and others.** 2006. Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. Science 312: 1959–1961.

**-K-**

**Kamiński, P., and Wołosiuk, P.** 1995. Breeding ecology of House Martins *Delichon urbica* in the conditions of north-east Poland. Acta Ornithol. 29: 135–143.

**Käländer, H.** 1975. Breeding data for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in southern-most Sweden. Ornis Fenn. 52: 97–102.

- Källander, H., Karlsson, J., Rosenlund, N., and Svensson, S.** 1987. Clutch size and breeding success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in two contrasting habitats in South Sweden. *Acta Reg. Soc. Sci. Litt. Gothoburgensis Zool.*14: 76-83.
- Keller, L.F. and Van Noordwijk, A.J.** 1994. Effects of local environmental conditions on nestling growth in the great tit *Parus major* L. *Ardea* 82: 349– 362.
- Klomp, H.** 1970. The determination of clutch size in birds. *Ardea* 58:1 - 124.
- Kluijver, H. N.** 1951. The population ecology of the Great Tit *Parus major* L. *Ardea* 391: 1-135.
- Konarzewski, M., and Taylor, J.R.E.** 1989. The influence of weather conditions on the growth of Little Auk *Alle alle* chicks. *Ornis scand* 20: 112-116.
- Kondelka, D.** 1978. Die Brutbionomie der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*) in Becken Ostrava. *Folia. Zool.* 27: 37-45.
- Korpimäki, E., and Wiehn, J.** 1998. Clutch size of Kestrels: seasonal decline and experimental evidence for food limitation under fluctuating food conditions. *Oikos* 83: 259-272.
- Kramer, G. R., and Chalfoun, A. D.** 2012. Growth Rate and Relocation Movements of Common Nighthawk (*Chordeiles minor*) Nestlings in Relation to Age. *Wilson Journal of Ornithology* 124 (4): 793–797.
- Kumar, T.S.** 1983. Bill growth in the Spotted Owlet *Athene brama brama* (T). *Raptor Research Centre Publication No. 2*: 1–4.
- Kumar, T.S., and Rao, J.V.R.** 1984. Some observation on the weights of nestling Spotted Owlet *Athene brama brama* (T) prior to flying. *Geobios* 11: 229–231.
- Kunz, C., and Kman, J.E.** 2000. Genetic and environmental components of growth in nestling Blue Tits (*Parus caeruleus* ). *J. Evol. Biol.* 13: 199–212.
- Kuusisto, P.** 1941. Studien uber die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie. *Acta Zool.Fenn.* 3: 1-120.

-L-

- Laaksonen, T., Ahola, M., Eeva, T., Väisänen, R.A., and Lehikoinen, E.** 2006. Climate change, migratory connectivity and changes in laying date and clutch size of the Pied Flycatcher. *Oikos* 114: 277 – 290.
- Lack, D.** 1947a. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.
- Lack, D.** 1947b. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Lack, D.** 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford.
- Lack, D.** 1956. Swifts in a tower. Chapman and Hall, London.
- Lack, D.** 1966. Population Studies of Birds. Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D.** 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. London, Methuen.
- Lacombe, D., Bird, D., and Hibbard, k. A.** 1994. Influence of reduced food availability on growth of captive American Kestrels. Canadian Journal of Zoology 72: 2084–2089.
- Lahlah, N.** 2011. Trait d'histoire de vie et régime alimentaire chez les Hirondelles de fenêtre (*Delichon urbica meridionalis*) dans le Nord-est algérien. Thèse de doctorat. univ Annaba. 212 p.
- Lambrechts, M. M., Caro S., Charmantier, A., Gross, N., Galan, M.-J., Perret, P., Cartan-Son M., Dias, P. C., Blondel, J., and Thomas, D. W.** 2004. Habitat quality as a predictor of spatial variation in Blue Tit reproductive performance: a multi-plot analysis in a heterogeneous landscape. Oecologia 141: 555–561.
- Lehikoinen, E., Sparks, T. H., and Zalakevicius, M.** 2004. Arrival and departure dates. Adv. Ecol. Res. 35: 1 – 31.
- Lehmann, T.** 1993. Ectoparasites – direct impact on host fitness. Parasitology Today 9: 8–13.
- Lepczyk, C.A., and Karasov, W.H.** 2000. Effect of ephemeral food restriction on growth of House Sparrows. Auk 117: 164–174.
- Lessells, C. M., and Avery, M.I.** 1989. Hatching asynchrony in European Bee-eaters *Merops apiaster*. Journal of Animal Ecology 58: 815-835.
- Levins, R.** 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
- Lifjeld, J.T. and Slagvold, T.** 1988. Effects on energy costs on the optimal diet: an experiment with Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* feeding nestlings. Ornis Scand. 19: 111-118.
- Lima, S. L. and Dill, L. M.** 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie 68 : 619 - 640.
- Lind, J., and Cresswell, W.** 2006. Anti-predation behaviour during bird migration; the benefit of studying multiple behavioural dimensions. J Ornithol. 147: 310-316.
- Linden, M., Gustafsson, L., and Pärt, T.** 1992. Selection on fledging mass in the Collared Flycatcher and the Great Tit. Ecology 73: 336-343.
- Lindström, J.** 1999. Early development and fitness in birds and mammals. Trends in Ecology and Evolution 14: 343-348.

- Lohl, H., and Gustshcher, H.** 1973. Zur brutkologie der Rauchschalbe in einem Voglwelt 110: 59-82.
- Losk, K. H.** 1989. Zur brutbiologie der Ranchschwalbe (*Hirundo rustica*) in Mittelwestfalen. Wogelwelt 110: 59-82.
- Loye, J.E.S., and Zuk, M.** 1991. Bird-Parasite Interactions. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Ludvig, E., Vanicsek, L., Török, J. and Csörgö, T.** 1995. Seasonal variation of clutch size in the European Blackbird *Turdus merula*: a new ultimate explanation. J. Anim. Ecol. 64: 85-94.
- Lundberg, A., Alatalo, R.V., Carlson, A. and Ulfstrand, S.** 1981. Biometry, habitat distribution and breeding success in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Ornis Scand. 12: 68-79.
- Lundberg, A. and Alatalo, R. V.** 1992. The Pied Flycatcher. London, T.andA.D. Poyser.

**-M-**

- Mac Arthur, R.H. and Wilson, E.O.** 1967. The theory of island biogeography Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MacLeod, R., MacLeod, C. D., Learmonth, J. A., Jepson, P. D., Reid, R. J., and Magrath, R. D.** 1990. Hatching asynchrony in altricial birds. Biological Reviews 65: 587-622.
- Mansfeld, K.** 1942. Zur Ernährung des Trauerfiiegenschappers (*Muscicapa hypoleuca Pall.*) in Wald und Obstgarten. Anz. Schadlingskunde 18: 66-70
- Marchetti, C., Baldaccini, N.E., and Locatelli, D.P.** 1996. Consistency and overlap of the diet of seven passerine trans- saharian migrants during spring stopover at two Mediterranean sites. Italian J. Zool. 63 (2): 149 - 155.
- Martin, T. E.** 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. Annu. Rev. Ecol. Syst. 18: 453–487.
- Martin, T.E.M., Møller, A.P., Merino, S. and Clobert, J.** 2001. Does clutch size evolve in response to parasites and immuno-competence? Proceedings of the National Academy of Sciences USA 98: 2071-2076.
- Martin, T. E., and Schwabl, H.** 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B 363: 1663–1674.

- Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Lobato, E., Moreno, J., Tomás, G., and Morales, J.** 2009. Male nest-building activity influences clutch mass in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Bird Study* 56: 264–267.
- Mc Carty, J.P., and Inkler, D.W.W.** 1999. Relative importance of environmental variables in determining the growth of nestling Tree Swallows *Tachycineta bicolor*. *Ibis* 141: 286–296.
- Mc Carty, J. P.** 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology* 15: 320-331.
- Mc Cleery, R. H., and Perrins, C. M.** 1998. Temperature and egg-laying trends. *Nature* 391: 30-31.
- McGinn, D. B. and Clark, H.** 1978. Some measurements of Swallow breeding biology in lowland Scotland. *Bird Study* 25: 109-118.
- McGinn, D.B.** 1979. Status and breeding of Swallows in Banffshire. *Scottish Birds* 10: 221-229.
- McNab, B. K.** 1997. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism. *Physiological Zoology* 70: 718-720.
- Meidello.** 1961. Life history of the Pied Flycatcher and the Redstart in a Norwegian mountain area. *Nytt Mag. Zool.* 10: 5-47.
- Meijer, T. and Drent, R.** 1999. Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis* 141: 399-414.
- Merino, S. and Potti, J.** 1995. Mites and blowflies decrease growth and survival in nestling Pied Flycatchers. *Oikos* 73: 95-103.
- Merino, S. and Potti, J.** 1996. Weather dependent effects of nest ectoparasites on their bird hosts. *Ecography* 19: 107-113.
- Merino, S., Minguéz, E., and Belliure, B.** 1999. Ectoparasite effects on nestling European storm-petrels. *Waterbirds* 22: 297-301.
- Mitrus, C.** 2003. A comparison of the breeding ecology of the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis* nesting in boxes and natural cavities. *J. Field Ornithology* 74: 293–299.
- Mitrus, C.** 2008. Hatching Asynchrony in the Red-Breasted Flycatcher *Ficedula parva* in Relation to Breeding Season, Peak Food Abundance, and High Predation. *Acta Ornithologica* 43: 113- 118.
- Møller, A.P.** 1984. Geographical trends in breeding parameters of Swallows *Hirundo rustica* and House Martins *Delichon urbica*. *Ornis Scandinavica* 15: 43 - 54.



- Møller, A.P.** 1990. Effects of parasitism by a haematophagous mite on reproduction in the barn swallow. *Ecology* 71: 2345-2357.
- Møller, A.P.** 1993. Ectoparasites increase the cost of reproduction in their hosts. *Journal of Animal Ecology* 62: 309-322.
- Møller, A.P.** 1994a. Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behav Ecol Sociobiol* 35: 115–122.
- Møller, A.P.** 1994b. Parasite infestation and parental care in the barn swallow *Hirundo rustica*: a test of the resource, provisioning model of parasite, mediated sexual selection. *Ethology* 97: 215-225.
- Møller, A.P., Rubolini, D. and Lehikoinen, E.** 2008. Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 16195–16200.
- Moreno, J., and Carlson, A.** 1989. Clutch size and the costs of incubation in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ornis Scand* 20: 123–128.
- Moreno, J., Barbosa, A., Potti, J., and Merino, S.** 1997. The effects of hatching date and parental quality on chick growth and creching age in the chinstrap penguin. *Auk* 114: 47–54.
- Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Ruiz-de-Castañeda, R., Martínez-de la Puente, J., Del Cerro, S., and Rivero-de-Aguilar, J.** 2009. Nest-dwelling ectoparasites of two sympatric hole-nesting passerines in relation to nest composition: an experimental study. *Ecoscience* 16: 418–427.
- Moss, W.W., and Camin, J.H.** 1970. Nest parasitism, productivity, and clutch size in purple martins. *Science* 168:1000-1003
- Moss, R., Swald, O. J., and Aines, B. D.** 2001. Climate change and breeding success: decline of the capercaillie in Scotland. *Journal of Animal Ecology* 70: 47-61.
- Mugass, J. N., and King, J. R.** 1981. Annual variation of daily energy expenditure by the black billed magpie. *Studies in Avian Biology* 5, Cooper Ornithological Society, Kansas.

-N-

- Nagarajan, R., Eelanarayanan, P. N., and Anaka-Sabai, R. K.** 1995. Growth changes in the body weight, bill length and talon length of Indian Barn Owl. *Hartert* 15: 61– 66.
- Nagarajan, R., Thiyagesan, K., Natarajan, R., and Kanakasabai, R.** 2002. Patterns of growth in nestling Barn-owls. *Condor* 104: 885-890.

- Nilsson, J.-Å.** 2003. Ectoparasitism in marsh tits: costs and functional explanations. *Behavioral Ecology* 14: 175-181.
- Nisbet, I.C.T.** 1973. Courtship feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature* 241:141–142.
- Norris, K.** 1993. Seasonal variation in the reproductive success of blue tits: an experimental study. *J Anim Ecol.* 62: 287–294
- Norris, K. and Evans, M.R.** 2000. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology* 11: 19-26.
- Nur, N.** 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits II. Nestling weight, offspring survival and optimal brood size. *J. Anim. Ecol.* 53: 497-517.
- Nur, N.** 1988. The costs of reproduction in birds: an examination of the evidence. *Ardea* 76 : 155-168.

-O-

- O'Connor, R.J.** 1977. Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird* 16: 209-238.
- O'Connor, R.J.** 1978. Growth strategies in nestling passerines. *Living Bird* 16: 209-238.
- Oppliger, A., Richner, H. and Christe, P.** 1994. Effect of an ectoparasite on lay date, nest site choice, desertion and hatching success in the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology* 5:130-134.
- Orell, M., Rytönen, S., and Ilomäki, K.** 1993. Do pied flycatcher prefer nest boxes with old nest material? *Ann Zool Fennici* 30: 313-316.
- Ouchtati, N.** 1993. inventaire et écologie des *Cicindelidae* ordre *coleoptera* du Parc National d'El-Kala. Thèse de magister, université d'Annaba. 145p.
- Oulmouhoub, S.** 2002. Contribution à l'étude des subéraies de la région d'El-Kala : dynamique poste-incendie des successions végétales et leurs biodiversités. *Mémoire de Magister. INA. Alger.* 88p.
- Outlaw, D. C., and Voelker, G.** 2006. Systematics of *Ficedula* flycatchers (*Muscicapidae*): A molecular reassessment of a taxonomic enigma. *Mol. Phylogenet. Evol.* 41: 118–126.
- Owen, D. F.** 1960. The nesting success of the heron *Aca cinerea* in relationship to the availability of food. *Proc. Zool. Sot. London* 133: 597-617.
- Owen, D.F.** 1979. Latitudinal gradients in clutch size: An extension of David Lack's theory. *In* Stonehouse, B. and Perrins. C.M. (eds) *Evolutionary Ecology*: 171–179. London: Mac Millan.

**Ozenda, P.** 1975. Sur les étages de la végétation dans les montagnes du bassin méditerranéens .Documentation de cartographie écologique.Univ.de gronoble XVI :1-32 Parasitology, 8: 531-533.

-P-

**Pagani–Núñez, E., Ruiz, Í, Quesada, J., Negro, J. J. and Senar, J. C.** 2011. The diet of Great Tit *Parus major* nestlings in a Mediterranean Iberian forest: the important role of spiders. Animal Biodiversity and Conservation 34.2: 355–361.

**Palmgren, P.** 1932. Zur Biologie von Regulusr. *Regulus (L.)* und *Parus atricapillus borealis Selys*. Eine vergleichend ökologische Untersuchung. Acta Zool.Fenn. 14: 1-113.

**Parmesan, C., and Yohe, G.** 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature 421: 37–42.

**Pellantova, I.** 1981. The growth of young of the swift, *Apus apus*, in relation to the number of nestlings. temperature. feeding frequency and quality of food. Folia Zool. 30: 59-73.

**Perrins, C. M.** 1965. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit *Purus major L.*, J. Anim. Ecol. 34: 601-634.

**Perrins, C. M.** 1970. The timing of bird's breeding season. Ibis 112: 242-255.

**Perrins, C. M.** 1990. Factors affecting clutch-size in great and Blue Tits. In: Blondel, J., Gosler, A., Lebreton, J. D., McCleery, R. (eds). Population biology of passerine birds: an integrated approach. Springer Verlag, Berlin, pp. 121–130.

**Perrins, C. M.** 1991. Tits and their caterpillar food supply. Ibis 133: 49–54.

**Pinowska, B., Barkowska, M., Pinowski, J., Bartha, A., Hahm, K.H., and Lebedova, N.** 2004. The effect of egg size on growth and survival of the Tree Sparrow *Passer montanus* nestlings. Acta Ornithol. 39 : 121–135.

**Potti and Merino.** 1996. Causes of hatching failure in the Pied Flycatcher. The Condor 98: 328–336.

**Potti, J.** 1998a. Arrival time from spring migration in male Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): individual consistency and familial resemblance. The Condor 100: 702–708.

**Potti, J.** 1998b. Variation in the onset of incubation in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): fitness consequences and constraints. Journal of Zoology 245: 335–344.

**Potti, J.** 2008. Temperature during egg formation and the effect of climate warming on egg size in a small songbird. Acta Oecol 33: 387–393.

- Powlesland, R.G.** 1977. Effects of the haematophagous mite *Ornithonyssus bursa* on nestling starlings in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 4: 85-94.
- Pravosudov, V.V. and Ravosudova, E. V. P.** 1996. The breeding biology of the Willow Tit in northeastern Siberia. *Wilson Bull.* 108: 80–93.
- Pruett-Jones, S. G. and Lewis, M. J.** 1990. Sex ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in superb fairy wrens. *Nature* 348: 541–542.
- Przybylo, R., Heldon, S.B.C., and Merilä, J.** 2000. Climatic effects on breeding and morphology: evidence for phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology* 69: 395-403.

-R-

- Ravussin, P. A., Arrigo, D., Schauband, M., and Roulin, A.** 2007. Succès de la reproduction et taux de survie du gobe-mouches noir *Ficedula hypoleuca* dans l'ouest de la suisse, en marge de son aire de répartition. *Nos Oiseaux* 54: 29-40.
- Remeš, V. and Krist, M.** 2005. Nest design and the abundance of parasitic *Protocalliphora* blow flies in two hole-nesting passerines. *Écoscience* 12: 549-553.
- Rendell, W. B. and Verbeek, N. A. M.** 1996. Are avian ectoparasites more numerous in nest boxes with old nest material? *Canadian Journal of Zoology* 74: 1819-1825.
- Richnr, H.** 1989. Habitat specific growth and fitness in Carrion Crows (*Corvus corone corone*). *Journal of Animal Ecology* 58: 427-440.
- Richner, H., and Heeb, P.** 1995. Are clutch and brood size patterns in birds shaped by ectoparasites? *Oikos* 73: 435-441.
- Ricklefs, R.E.** 1968a. Pattern of growth in birds. *Ibis* 110: 419–451.
- Ricklefs, R.E.** 1968b. Weight recession in nestling birds. *Auk* 85: 30–35.
- Ricklefs, R.E.** 1976. Growth rates of birds in the humid New World tropics. *Ibis* 118: 179-207.
- Ricklefs, R.E.** 1983. Avian demography. *Curr. Ornithol.* 1: 1-32.
- Ricklefs, R.E.** 1993. Sibling competition, hatching asynchrony, incubation period, and life span in altricial birds. *Curr. Ornithol.* 11: 199 – 275.
- Ricklefs, R.E.** 1997. Hatching asynchrony in birds. *Trends Ecol. Evol.* 12: 229
- Ricklefs, R.E.** 2000. Lack, Skutch, and Moreau: The early development of life-history thinking. *Condor* 102: 3-8.
- Ricklefs, R.E. and Wikelski, M.** 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 462-468.

- Rodenhouse, N.L. and Holmes, R.T.** 1992. Results of experimental and natural food reductions for breeding black-throated Blue Warblers. *Ecology* 73: 357-372.
- Roff, D.A.** 1992. The evolution of life histories. Theory and analysis. Chapman and Hall, New York.
- Roff, D.A. and Fairbairn, D. J.** 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of Evolutionary Biology* 20: 433-447.
- Rogers, C.A., Robertson, R.J., and Stutchbury, B.J.** 1991. Patterns and effects of parasitism by *Protocalliphora sialia* on tree swallow nestlings. In Bird-parasite interactions: ecology, evolution, and behaviour. Edited by J.E. Loye and M. Zuk. Oxford University Press, Oxford. 123–139.
- Rogers, C.M. and Smith, J.N.M.** 1993. Life-history theory in the nonbreeding period: trade-offs in avian fat reserves? *Ecology* 74: 419-426.
- Rosivall B., Szöllösi E., and Török J.** 2005. Maternal compensation for hatching asynchrony in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *J. Avian. Biol.* 36: 531–537.
- Roskaft, E., and Jarvi, T.** 1992. Inter-specific competition and the evolution of plumage color variation in three closely related old world flycatchers *Ficedula spp.* *J. Zool. Lond.* 228: 521-532.
- Ross, H. A.** 1980. Growth of nestling Ipswich Sparrows in relation to season, habitat, brood size, and parental age. *Auk* 97: 721-732.
- Rouag, R.** 1999. Inventaire et écologie des reptiles et amphibiens dans le Parc National d'El-Kala. Thèse de magister. Université d'Annaba.
- Royama, T.** 1966. A re-interpretation of courship feeding. *Bird Study* 13: 116-129.
- Rubolini, D., Møller, A. P., Rainio, K., and Lehikoinen, E.** 2007. Assessing intraspecific consistency and geographic variability in temporal trends of spring migration phenology among European bird species, *Climate Res.* 35: 135 – 146.
- S-
- Sakraoui, F.** 2000. Contribution à l'étude de l'écologie alimentaire des poussins de la Mésange bleue (*Parus caeruleus ultramarinus*) dans les chênaies sempervirentes du Parc National d'El-Kala (Nord-est algérien) : Caractérisation taxonomique et estimation de la richesse en eau des proies. Thèse de magistère. Univ. Annaba pp 61.
- Sanz, J.J.** 1995. Environmental restrictions on reproduction in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ardea* 83: 421 – 430.

- Sanz, J.J.** 1996. Effect of food availability on incubation period in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Auk* 113: 249–253.
- Sanz, J.J.** 1997. Geographic variation in breeding parameters of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ibis* 139: 107–114.
- Sanz, J.J.** 1998. Effect of habitat and latitude on nestling diet of Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ardea* 86: 81–88.
- Sanz, J.J.** 2003. Large-scale effect of climate change on breeding parameters of pied flycatchers in Western Europe. *Ecography* 26: 45–50.
- Sanz, J.J., Potti, J., Moreno, J., Merino, S., and Frias, O.** 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Glob Change Biol* 9: 461–472.
- Sætre, G.P., Kral, M., and Bicik, V.** 1993. Experimental evidence for interspecific female mimicry in sympatric *Ficedula* flycatchers. *Evolution* 47: 939–945.
- Sætre, G.P., Moum, T., Bures, S., Kral, M., Adamjan, M., and Moreno, J.** 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387: 589–592.
- Sæther, B. E., Tufto, J., Engen, S., Jerstaa, K., Røstad, O. W., and Skåtun, J.E.** 2000. Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science* 287: 854–856.
- Sætre, G.P., Borge, T., Lindell, J., Moum, T., Primmer, C.R., Sheldon, B.C., Haavie, J., Johnsen, A. and Ellegren, H.** 2001a. Speciation, introgressive hybridization and nonlinear rate of molecular evolution in flycatchers. *Molecular Ecology* 10: 737–749.
- Sætre, G.P., Borge, T. and Moum, T.** 2001b. A new bird species? The taxonomic status of 'the Atlas Flycatcher' assessed from DNA sequence analysis. *Ibis* 143: 494–497.
- Sætre, G.P., and Sæther, S. A.** 2010. Ecology and genetics of speciation in *Ficedula* flycatchers *Molecular Ecology* 19: 1091–1106.
- Schaffer, W., M.** 1983. The application of optimal control theory to the general life history problem. *The American Naturalist* 121: 418–431.
- Schall, J.J.** 1983. Lizard malaria: parasite-host ecology. In: Huey, R.B., Pianka, E.R. and Schoener, T.W. (Eds). *Lizard ecology: studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 84–100.
- Schew, W. A., and Ricklefs, R. E.** 1998. Developmental plasticity. In *Avian growth and development: evolution within the altricial-precocial spectrum* (eds M. Starck and R.E. Ricklefs), pp. 288–304. Oxford University Press, New York.

- Schifferli, L.** 1978. Experimental modification of brood size among House Sparrows *Passer domesticus*. Ibis 120: 365–369.
- Schoech, S. J.** 1996. The effect of supplemental food on body condition and the timing of reproduction in cooperative breeder, the Florida Scrubjay. Condor. 59: 14-22.
- Shine, R. and Schwarzkopf, L.** 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. Evolution 46: 62-75.
- Siikamäki, P.** 1998. Limitation of reproductive success by food availability and breeding time in pied flycatchers. Ecology 79: 1789-1796.
- Siikamäki, P., Haimi, J., Hovi, M., and Rätti, O.** 1998. Properties of food loads delivered to nestlings in the pied flycatcher: effects of clutch size manipulation, year, and sex. Oecologia 115: 579-585.
- Sillett, T.S., Holmes, R.T., and Sherry, T.W.** 2000. Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. Science 288: 2040–2042.
- Silverin, B., and Andersson, G.** 1984. Food composition of adult and nestling pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, during the breeding period. Vår fågelvärld 43(8): 517 - 524.
- Skwarska, J., Kalinski, A., Wawrzyniak, J., Markowski, M., Mikus, W., Banbura, M., Gladalski, M., Zielinski, P. and Banbura J.** 2012. Long-term variation in laying date and clutch size of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in central Poland. Polish Journal of Ecology 60: 187–192.
- Slagsvold, T.** 1975. Hypotheses on breeding time and clutch size in birds. Norw. J. Zoo 123: 219-222.
- Slagsvold, T.** 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds – experiments with the pied flycatcher. Journal of Animal Ecology 55: 1115–1134.
- Slagsvold, T. and Lifjeld, J.T.** 1989. Constraints on hatching asynchrony and egg size in Pied Flycatchers. Journal of Animal Ecology 58: 837–849.
- Slagsvold, T., and Wiebe, K.** 2007. Hatching Asynchrony and Early Nestling Mortality: The Feeding Constraint Hypothesis. Anim. Behav 73: 691–700.
- Slater, F. M.** 1999. First-egg date fluctuations for the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in the woodlands of mid-Wales in the twentieth century. Ibis 141: 489-506.
- Smith, K.W., Smith, L., Charman, E., Briggs, K., Burgess, M., Dennis, C., Harding, M., Isherwood, C., Isherwood, I. and Mallord, J.** 2011. Large-scale variation in the temporal patterns of the frass fall of defoliating caterpillars in oak woodlands in Britain: implications for nesting woodland birds. Bird Study, 58: 506 –511.

- Snow, D.** 1952. A contribution to the ornithology of North-West Africa. *Ibis* 94: 473–498.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F.J.** 1995. *Biometry*. 3<sup>rd</sup> edition. Freeman, New York.
- Spaans, A. L.** 1971. On the feeding ecology of the Herring gull (*Larus argentatus*). *Pont.* In the technology. London. Academic. Press. p.p. 189-234.
- Stamp, R.K., Brunton, D.H., and Walter, B.** 2002. Artificial nest box use by the North Island saddleback: effects of nest box design and mite infestations on nest site selection and reproductive success. *New Zealand Journal of Zoology* 29: 285-292.
- Statsoft INC.** 2011. STATISTICA . (Data Analysis Software System), Version 10. StatSoft, Inc., Tulsa. Oklahoma
- Stearns, S. C.** 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51: 3-47.
- Stearns, S. C.** 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.
- Stearns, S.C.** 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stenning, M. J.** 1996. Hatching asynchrony, brood reduction and other rapidly reproducing hypotheses. *Trends Ecol. Evol.* 11: 243 – 246.
- Stenning, M. J.** 2008. Hatching asynchrony and brood reduction in Blue Tits *Cyanistes caeruleus* may be a plastic response to local oak *Quercus robur* bud burst and caterpillar emergence. *Acta Ornithol* 43: 97–106.
- Stoleson, S. H., Beissinger, S. R.** 1995. Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited: When is the critical period? *Curr. Ornithol.* 12: 191–270.
- Stoleson, S. H., and S. R. B Eissinger.** 1999. Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *Journal of Animal Ecology* 68: 951–962.
- Stouffer, P. L., and Power, H. W.** 1990. Density effects on asynchronous hatching and brood reduction in European Starlings. *Auk* 107: 359 – 366.
- Svensson, L.** 1975. Identification guide to European passerines. Natur historiska Riksmuseet, Stockholm.
- Svensson, L.** 1987. Nesting density and breeding performance of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* near the tree line in Swedish Lapland. *Acta Reg. SOC. Sci. Litt. Gothoburgensis. Zoologica* 14: 84- 94.
- Sychra, O., Literák, I., Podzemný, P., and Benedikt, V.** 2008. Insect ectoparasites from wild passerine birds in the Czech Republic. *Parasite* 15: 599 - 604.
- Sychra, O., Literák, I., Podzemný, P., Harmat, P., and Hrabák, R.** 2011. Insect ectoparasites on wild birds in the czech republic during the pre-breeding period. *Parasite* 18: 13 - 19.



- Szabó, K., Szalmás, A., Liker, A., and Barta, Z.** 2002. Effects of haematophagous mites on nestling house sparrows *Passer domesticus*. *Acta Parasitologica* 47: 318-322.
- Szép, T., and Møller, A.P.** 2000. Exposure to ectoparasites increases within-brood variability in size and body mass in the sand martin. *Oecologia* 125: 201-207.

-T-

- Temrin, H.** 1984. Why are some Wood Warbler(*Phylloscopus sibilatrix*) males poly territorial? *Acta Zool.Fenn.* 21: 243-247.
- Thévenot, M.** 1982. Contribution à l'étude écologique des Passereaux forestiers du Plateau Central et de la corniche du Moyen Atlas (Maroc). *L'Oiseau et la Revue française d'Ornithologie* 52: 21-86, 97-144.
- Thévenot , M., Vernon , J.D.R. and Bergier, P.** 2003. The Birds of Morocco. BOU Checklist Series: 20. British Ornithologists' Union & British Ornithologists' Club, Tring. 594 pages.
- Thingstad, P.G.** 1992. Applicability of the Pied Flycatcher's *Ficedula hypoleuca* clutch size and breeding success as an environmental indicator. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 15: 67-84.
- Thomas, F, Guégan, J. F. and Renaud, F.** 2007. Ecologie et évolution des systèmes parasités. De Boeck. 427 PP.
- Thomas, K. and Shutler, D.** 2001. Ectoparasites, nestling growth, parental feeding rates, and begging intensity of tree swallows. *Can. J. Zool* 79:346-353.
- Tilgar, V., and Mänd, R.** 2006. Sibling growth patterns in great tits: Does increased selection on last-hatched chicks favour an asynchronous hatching strategy? *Evolutionary Ecology* 20: 217–234.
- Tinbergen, J.M.** 1987. Costs of reproduction in the great tit: Intra-seasonal costs associated with brood size. *Ardea* 75: 111-122.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., and Morales, J.** 2007. Consequences of nest reuse for parasite burden and female health and condition in blue tits, *Cyanistes caeruleus*. *Animal Behaviour*, 73: 805-814.
- Tomialojc, L.** 2000. An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. *Acta ornithologica* 35: 3-17.
- Torok, J., and Toth, L.** 1988. Density Dependence in Reproduction of the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) at High Population Levels. *Journal of Animal Ecology* 57: 251-259.

- Toubal, O.** 1986. Phytoécologie, Biogéographie et dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie nord-orientale). Cartographie au 1/25000. Thèse de doctorat de 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Grenoble, 109p.
- Tremblay, I., Thomas, D.W., Lambrechts, M.M., Blondel, J., and Perret, P.** 2003. Variation in Blue tit breeding performance across gradients in habitat richness. *Ecology* 84: 3033–3043.
- Tremblay, I., Thomas, D. W., Blondel, J., Perret, P., and Lambrechts, M. M.** 2005. The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 147: 17–24.
- Tripet, F. and Richner, H.** 1997. Host responses to ectoparasites: food compensation by parent blue tits. *Oikos* 78: 557-561.
- Turner, A. K.** 1980. The use of time and energy by aerial feeding birds. *PhD Thesis*. Univ. of Stirling

-V-

- Van Balen, J. H.** 1973. A comparative study of the breeding ecology of the great tit *Parus major* in different habitats. *Ardea* 61: 1–93.
- Van der Veen, I. T. and Sivars, L. E.** 2000. Causes and consequences of mass loss upon predator encounter: feeding interruption, stress or fit-for-flight? *Functional Ecology* 14: 638-644.
- Van Dongen, S., Backeljau, T., Matthysen E., et al .** 1997. Synchronisation of hatching date with budburst of individual host tree (*Quercus robur*) in the winter moth (*Operophtera brumata*) and its fitness consequences. *Journal of Animal Ecology* 66: 113–121.
- Van Noordwijk, A. J.** 1994. The interaction of inbreeding depression and environmental stochasticity in the risk of extinction of small populations. In: Loeschcke, V., Tomiuk, J., Jain, S.K. (Eds.), *Conservation Genetics*. Birkha Èuser, Basel, pp. 131 -146.
- Van Noordwijk, A.I., Mc Cleeryand, R.H., and Perrins, E.M.** 1995. Selection for the timing of Great Tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. I. *Anim. Ecol.* 64: 451-458.
- Veen, T., Svedin, N., Forsman, J.T., Hjernquist, M.B., Qvarnstro, A., Thuman, K. A., Träff, J., and Klaassen, M.** 2007. Does migration of hybrids contribute to post-zygotic isolation in flycatchers? *Proceedings of the Royal society of London, Series B: Biological Sciences* 274: 707–712.

- Veen, T., Sheldon, B.C., Weissing, F.J., Visser, M.E., Qvarnstrom, A. and Saetre, G.P.** 2010. Temporal differences in food abundance promote coexistence between two congeneric passerines. *Oecologia* 162: 873–884.
- Veiga, J. P., and Vinuela, J.** 1993. Hatching asynchrony and hatching success in the House Sparrow: evidence for egg viability hypothesis. *Ornis Scand.* 24: 237–242.
- Veistola, S., Lehikoinen, E., and Eeva, T.** 1997. Foraging niches of two passerines at their subarctic limit of distribution: the Siberian tit *Parus cinctus* and the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Fenn.* 74: 79–87.
- Verboven, N., and Visser, M.E.** 1998. Seasonal variation in local recruitment of great tits - the importance of being early. *Oikos* 81: 511–524.
- Verhulst, S., and Tinbergen, J. M.** 1991. Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the great tit *Parus major*. *J Anim Ecol.* 60: 269–282.
- Verhulst, S., Balen, J.H., and Tinbergen, J.M.** 1995. Seasonal decline in reproductive success of the great tit: variation in time or quality? *Ecology* 76: 2392–2403.
- Violle, C, Navas, M. L, Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E.** 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882-892.
- Virolainen, M.** 1984. Breeding biology of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in relation to population density. *Annales Zoologica Fennica* 21: 187–197.
- Visser, G.H.** 1998. Development of temperature regulation. Pp. 117–156 in *Avian growth and development* (J. M. Starck and R. E. Ricklefs, Eds.). Oxford Univ. Press, New York.
- Visser, M.E., Van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., and Lessells, C. M.** 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 265: 1867-1870.
- Visser, M.E., and Holleman, L.J.M.** 2001. Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 289-294.
- Visser, M.E., Holleman L.J.M., and Gienapp, P.** 2006. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147: 164–172.
- Von Haartman, L.,** 1954. Der Trauerfliegenschnäpper. III. Die Nahrungsbiologie. *Acta Zool. Fennica* 83: 1-96.
- Von Haartman, L.** 1957. Adaptation in hole-nesting birds. *Evolution* 11: 339–347.
- Von Haartman, L.** 1967. Clutch-size in the Pied Flycatcher. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 14:

155–164.

**Von Haartman, L.** 1971. Populations dynamics. In: Avian Biology, Vol. I (eds D. Farner and J. R. King) pp. 392–459. Academic Press, New York.

**Von Haartman, L.** 1973. Talgmespopulationen på Lemsjöholm. Lintumies 8: 7–9.

-W-

**Walsberg, G. E.** 1983. Arian ecological energetic. Pages 161- 220 in Arian biology, vol. 7 (D. S. Farnet, J. R. King, and K. C. Parkes, Eds.). Academic Press, New York.

**Wang, C. T., Long, R. J., Wang, Q. J., Ding, L. M. and Wang, M.P.** 2007. Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau. Australian Journal Botany 55: 110 - 117.

**Weddle, C. B.** 2000. Effects of ectoparasites on nestling body mass in the House Sparrow. Condor 102: 684-687.

**Wiebe, K. L., Wiehn, J., and Korpimaki, E.** 1998. The onset of incubation in birds: can females control hatching patterns? Anim. Behav. 55: 1043-1052.

**Wiggins, D.A., Pärt, T., and Gustafsson, L.** 1994. Correlates of clutch desertion by female Collared Flycatchers (*Ficedula albicollis*). J. Avian Biol. 25: 93–97.

**Wiley, C., Fogelberg, N., Saether, S.A., Veen, T., Svedin, N., Vogel Kehlenbeck, J., and Qvarnström, A.** 2007. Direct benefits and costs for hybridizing *Ficedula* flycatchers. J Evol Biol 20: 854–864.

**Williams, G. C.** 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. Evolution 11: 398-411.

**Williams, G .C.** 1966a. Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton.

**Williams, G.C.** 1966b. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. The American Naturalist 100: 687-690.

**Williams, T.D.** 1994. Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. Biol. Rev 68: 35–59.

**Willson, M. F.** 1966. Breeding ecology of the Yellow-headed Blackbird. Ecol. Monogr. 36: 51-77.

**Winkel, W., and Hudde, H.** 1997. Long-term trends in reproductive traits of tits (*Parus major*, *P. caeruleus* ) and Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. Journal of Avian Biology 28: 187-190.

**Witter, M. S. and Cuthill, I. C.** 1993. The ecological costs of avian fat storage. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 340: 73-92.

**-Z-**

**Zach, R. and Mayoh, K.R.** 1982. Weight and feather growth of nestling tree swallows. Can. J. Zool. 60: 1080-1090.

**Zandt, H., Strijkstra, A., Blondel, J., and Van Balen, J. H.** 1990. Food in two Mediterranean Blue Tit populations: Do differences in Caterpillar availability explain differences in timing of the breeding season? In: Blondel J., Gosler A., Lebreton J. D., McCleery R. (eds). Population biology of passerine birds: an integrated approach. Springer Verlag, Berlin, pp. 145–155.

**Zera, A.J. and Harshman, L.G.** 2001. The physiology of life history trade-offs in animals. Annual Review of Ecology and Systematics 32: 95-126.

**Ziane, N., Chabi, Y. and Lambrechts, M. M.** 2006. Breeding performance of Blue Tits *Cyanistes caeruleus ultramarinus* in relation to habitat richness of oak forest patches in north-eastern Algeria. Acta Ornithol 41: 163–169.

**Zubtsovskii, N.E.** 1978. Bird Community Structure and Factors Determining It in the Ilmen Nature Reserve, Cand. Sci. (Biol.) Dissertation, Sverdlovsk.

**ANNEXE**  
**PHOTOGRAPHIQUE**



## Annexe photographique



**De gauche à droite et de haut en bas :** 01. Vue générale de la subéraie d'altitude du Djebel El Ghorra. 02. Installation des nichoirs. 03. Le Gobe-mouches de l'Atlas (le male). 04. Le Gobe-mouches de l'Atlas (la femelle). 05. Construction du nid (stade final). 06. Ponte du premier œuf. 07. Ponte complète (5 œufs). 08. Incubation des œufs par la femelle. 09. Début d'éclosion. 10. Eclosion complète des œufs. 11. Quatre oisillons âgés de 9 jours. 12. Six oisillons âgés de 15 jours. 13. Le nourrissage des poussins par la femelle. 14. Prédation au nid par les fourmis. 15. Mortalité naturelle.



## RÉSUMÉ

Ce travail a comme principal objectif de comprendre l'écologie d'une population nicheuse de Gobe-mouches de l'Atlas *Ficedula speculigera* d'une subéraie d'altitude sans sous-bois dans la région d'El Kala. 102 nids ont été étudiés durant trois saisons de reproduction (2010 – 2012).

L'étude de la biologie de la reproduction a montré que l'espèce s'installe à partir de la troisième semaine du mois d'avril et montre une densité élevée de 4.87 couples /ha. La date de ponte moyenne se situe vers le 21 mai et la grandeur de ponte moyenne est de 4.92 œufs. Le succès d'éclosion (88.73 %) est négativement corrélé à la date de ponte et positivement avec les mensurations des nids. Le nombre moyen de jeunes envolés par nichée est de 3.59 ce qui représente un bon succès reproducteur de 71.43 % pour une forêt sempervirente.

Le régime alimentaire des poussins est constitué essentiellement de chenilles de Lépidoptères. La proportion de chenilles diminue le long de la saison au profit d'autres groupes de proies. Ce déclin provoque une augmentation de la taille des proies, une diversification du régime alimentaire et une réduction de sa digestibilité.

L'étude des ectoparasites des nids a montré que 65 % des nids sont infestés essentiellement par deux espèces de mites *Dermanyssus gallinae* et *D.gallinoides*. Cette infestation contribue à une réduction du succès reproducteur et de la survie des oisillons en réduisant la période du séjour au nid, la masse corporelle et la longueur du tarse à l'envol. De plus, les mites obligent les parents à investir plus dans le comportement de sanitation pour compenser les coûts potentiels infligés par les parasites.

**Mots clés :** Algérie, Gobe-mouches de l'Atlas, *Ficedula speculigera*, subéraie d'altitude, biologie de la reproduction, régime alimentaire, ectoparasite.

## ABSTRACT

The main goal of this PhD thesis was to improve our understanding on the ecology of a nest-box population of Atlas Pied Flycatchers *Ficedula speculigera* breeding in an evergreen forest of cork oak (*Quercus suber*) without undergrowth in El Kala, North-eastern Algeria. 102 nests were used in this study during three breeding seasons (2010-2012).

The study of breeding ecology showed that the species arrived in the breeding area from the third week of April and have a high density with approximately 4.87 ( $\pm 1.02$ ) pairs/ha. Laying date averaged (21 May  $\pm 13$  days) and the mean clutch size was (4.92  $\pm 0.76$ ). Hatching success (88.73 %) is negatively correlated with laying date and positively with nests measurements. The number of young fledged per nest averaged (3.59  $\pm 1.59$ ) which is represent a good reproductive success of 71.43 % for an evergreen forest.

The nestling diet was composed essentially of Lepidoptera larvae, Hemiptera and Diptera. However, the proportion of caterpillars decreased with the season at the profit of other prey groups. This causes an increase in prey size and diversification of the diet with the advancement of the season.

The study of nests ectoparasites showed that 65% of nests are infected essentially by two species of mites *Dermanyssus gallinae* and *D.gallinoides*. This infestation led indirectly to decrease breeding success and chick's survival by reducing nesting period, body masses and tarsus length at fledgling. Otherwise, mites lead parents to invest more in sanitation behavior to offset the potential costs inflicted by parasites

**Key words:** Algeria, Atlas Pied Flycatchers, *Ficedula speculigera*, Cork oak forest, Breeding biology, diet, ectoparasite.

## ملخص

المصنف الرئيسي، من هذه الأطروحة هو الفهم الجيد لتكاثر عشيرة من صائد الذباب الأطلسي *Ficedula speculigera* تعيش في غابة فلين دون شجيرات في منطقة القالة. 102 عش كان موضوع هذه الدراسة لمدة ثلاثة مواسم تكاثر (2010-2012).

أظهرت دراسة دورة تكاثر أن هذا النوع يأتي إلى مواقع التكاثر ابتداء من الأسبوع الثالث من شهر أبريل ويظهر كثافة عالية مع ما يقرب من 4.87 ( $\pm 1.02$ ) زوج / هكتار. التاريخ المتوسط للوضع كان (21 ماي  $\pm 13$  يوم) ومتوسط عدد البيض الموضوع هو (4.92  $\pm 0.76$ ). نجاح الفقس كان (88.43%) ويرتبط سلبا مع التاريخ المتوسط للوضع وإيجابا مع قياسات الأعشاش. متوسط عدد الصغار المحلقة من العش هو (3.59  $\pm 1.59$ ) حيث يمثل نسبة نجاح جيدة (71.43%) بالنسبة لغابة دائمة الخضرة.

النظام الغذائي للصغار يتكون أساسا من اليرقات *Lepidoptera*، من *Hemiptera* و *Diptera*. ومع ذلك، فإن نسبة اليرقات *Lepidoptera* تبين انخفاض موسمي قوي وهذا لفائدة مجموعات أخرى. هذا ما يسبب زيادة في حجم الفريسة وتنوع في النظام الغذائي مع تقدم الموسم.

أظهرت دراسة الطفيليات السطحية وجود حوالي 65% من الأعشاش مصابة أساسا بطفيليات من نوعين من العنكبوت *Dermanyssus gallinae* و *D.gallinoides*. هذه الإصابة أدت بشكل غير مباشر إلى انخفاض في نجاح التكاثر وبقاء الصغار على قيد الحياة من خلال تقليل مدة الإقامة في العش. تقليل كتلة الجسم و قصر رمح القدم للفراخ. خلافا ذلك، الإصابة بالعنكبوت تؤدي بالأباء إلى الاستثمار أكثر في سلوك تنظيف العش و هذا لتعويض التكاليف المحتملة التي ألحقتها الطفيليات.

**كلمات حالية:** الجزائر، صائد الذباب الأطلسي، *Ficedula speculigera* غابة الفلين، دورة التكاثر، النظام الغذائي، الطفيليات السطحية.