

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE

MINISTERE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE BADJI MOKHTAR - ANNABA

FACULTE DES SCIENCES

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE



THESE

Présentée en vue de l'obtention du diplôme de doctorat *es sciences* en biologie animale.

THEME

La prédation sur les populations de *Cyanistes caeruleus ultramarinus* (*Paridae, Aves*) dans les forêts du nord-est algérien : identité et impact des prédateurs durant la période de reproduction

par

Raouf BOULAHBAL

Devant le jury

M. BENSOUILAH, M.	PROFESSEUR	PRESIDENT	U.ANNABA
M. BENYACOUB, S.	PROFESSEUR	DIRECTEUR DE THESE	U.ANNABA
M. GIRAUDOUX, P.	PROFESSEUR	CO-DIRECTEUR	U.FRANCHE-COMTE
Mme. CHALABI, G.	M.CONFERENCES	EXAMINATRICE	U.EL TARF
M. MOALI, A.	PROFESSEUR	EXAMINATEUR	U.BEJAIA

REMERCIEMENTS

A ce terme, je tiens à adresser de sincères remerciements aux membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail.

A Monsieur **Mourad BENSOUILAH**, professeur à l'université Badji MOKHTAR, pour m'avoir fait l'honneur de présider ce jury de thèse ainsi que pour ces encouragements.

A Monsieur **Slim BENYACOUB**, professeur à l'université Badji MOKHTAR, pour avoir dirigé ce travail de longue haleine, et m'avoir appris à repousser les limites de l'effort.

A Monsieur **Patrick GIRAUDOUX**, professeur à l'université de FRANCHE-COMTE, pour m'avoir fait le plaisir de codiriger ce travail, pour sa disponibilité continue, ainsi que pour tous ses conseils et orientations.

A Madame **Ghania CHALABI-BELHADJ**, maître de conférences à l'Université d'El TARF, pour m'avoir fait le plaisir et l'honneur d'accepter d'examiner ce travail.

A Monsieur **Aïssa MOALI**, professeur à l'université Abderrahmane MIRA, pour s'être montré disponible et m'avoir fait l'honneur d'examiner ce travail.

Je ne saurais oublier de remercier du fond du cœur toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide à un degré ou à un autre dans la réalisation de ce travail : Ferial et Mehdi BOUKHEROUFA, Fatiha BAKARIA, Zahra BRAHMIA-BENYACOUB, Renaud SCHIFLER, Rachid ROUAG, Soraya IBOUKASSENE, Faouzi SAMAR et Salima BENHOUHOU.

Une pensée affective à toute ma famille, d'ici et d'ailleurs, qui m'a soutenu dans ce long périple !

RESUME

La prédation chez la mésange bleue a été étudiée dans les forêts du nord-est algérien durant cinq années (2003 – 2007). Les observations ont été réalisées pendant la saison de reproduction, dans des nichoirs placés dans la subéraie de la forêt domaniale de *Brabtia* (parc national d'El Kala). Les résultats ont révélé que les mésanges nord africaines subissent la perte de plus de 36% des nids chaque année et semblent être soumises à une pression de prédation au nid plus intense que les populations vivant dans les forêts tempérées européennes. Cinq type de prédateurs sont impliqués dans ce processus : la genette commune, le pic épeiche, le lézard ocellé, les fourmis, ainsi que des Rongeurs. La genette est le principal prédateur des nids de mésanges dans les nichoirs. Les pressions de prédation aux stades œuf et poussin sont statistiquement similaires. La prédation est plus intense en fin de saison de reproduction. De plus, le taux de prédation a augmenté au cours des années d'étude et a induit un ajustement phénotypique par la réduction de la taille de ponte moyenne. Enfin, les nids artificiels ne subissent pas de pression de prédation significativement différente de celle relevée sur les nids naturels. Ils ont été attaqués et détruits essentiellement par le lézard ocellé et les Rongeurs.

Mots clés : *Algérie, habitats forestiers, mésange bleue, prédation, traits d'histoire de vie*

ملخص

ضاهرة الأفتراس على مجموعات القرقف الأزرق *Cyanistes caeruleus* درست في نطاق غابات الفلين في شمال شرق الجزائر, و هذا لمدة خمس سنوات (2003 – 2007). قمنا بهذه الدراسة بواسطة علب خشبية يسكن فيها القرقف لبييض داخلها.

بينت النتائج أن مجموعات القرقف الشمال إفريقي تخسر معدل 36 % من الأعشش كل عام, و هذا الضغط للافتراس يتبين أهم مما لوحظ في الغابات الأوروبية المعتدلة. خمسة أنواع من المفترسين هاجمت الأعشش, منها ثديات من نوع النمس *Genetta genetta* و جردان من نوع *Apodemus*, زواحف, عصافير من نوع النقار *Dendrocopos major* و نمل من نوعان *Camponotus* و *Crematogaster*.

ضغطي الافتراس على البيض و الكتاكيت متساويان. يكثر ضغط الافتراس مع نهاية فصل التكاثر. من جهة أخرى, تزايد ضغط الافتراس خلال سنين الدراسة و أدى هذا إلى تخفيض عدد البيض من طرف أنثى القرقف.

اخيرا, الأعشش اللإستناعية لم تفترس أكثر من الأعشش الطبيعية. أفتربت الأولى خاصة من طرف الجردان و الزواحف.

مفاتيح : *جزائر, أوساط غابية, القرقف الأزرق, ضغط الافتراس*

ABSTRACT

Predation on breeding blue tit populations in north eastern Algeria has been studied during a five year field work (2003 - 2007) in cork oak Mediterranean forests. Nest boxes were placed each year in cork oak plain forest in El Kala national park. Results have showed that Blue tit populations lose more than 36% of their nests each year and appear more strongly predated than populations living in temperate European forests. Five predator types are involved : common genet, great spotted woodpecker, ocellated lizard, ants and rodents. Genet was the major predator on tits nesting in boxes. Predation pressures on egg and nestling stages were statistically similar. Predation was stronger by the late reproductive season. Further, predation increased during years and caused a phenotypic adjustment of clutch size. Finally, artificial nests were not more strongly predated than natural nests. Those have been attacked mainly by lizards and Rodents.

Key words : *Algeria, forest habitats, blue tit, predation, life history traits*

LISTE DES FIGURES

N°	Titre	Page
1	Variations de densités d'un couple prédateur-proie	5
2	Situation géographique de la zone d'étude	15
3	Unités éco-géographiques de la région d'étude	19
4	Températures moyennes minimales et maximales dans la région d'El Kala	26
5	Précipitations mensuelles moyennes dans la région d'El Kala	26
6	Humidité relative de l'air (%) dans la région d'El Kala	28
7	Aire de répartition de la mésange bleue dans le paléarctique occidental	29
8	Localisation du site d'étude dans le parc national d'El Kala	32
9	Carte d'implantation des nichoirs dans la zone d'étude	37
10	Répartition des nichoirs abritant des nids naturels et des nids artificiels	44
11	Plan expérimental	46
12	Distance de relevé des côtes de visibilité des nichoirs	47
13	Variation de la date de ponte moyenne dans les subéraies de plaine	54
14	Périodes de pontes et dates de pontes moyennes dans les différents habitats	55
15	Distribution de fréquences de la taille de ponte chez la mésange bleue	56
16	Diminution de la taille de ponte dans les subéraies de plaine	57
17	Tailles de ponte moyennes à trois niveaux altitudinaux	57
18	Succès à l'éclosion, succès à l'envol et succès reproductifs moyens	59
19	Succès reproductifs moyens en altitude et en plaine	60
20	Succès reproductifs moyens dans les habitats caducifoliés et sempervirents	60
21	Relations spécifiques pool de prédateurs - pool de proies	76
22	Taux de prédation dans les divers habitats forestiers	78
23	Taux de prédation annuels sur les nids naturels	78
24	Cartographie des prédatons par la genette dans le secteur de Mendéries	80
25	Variation annuelle du nombre de nichoirs occupés et de la fréquence de prédation	81
26	Contributions relatives (%) des différents prédateurs à la prédation totale sur les nids naturels à l'échelle régionale	82
27	Contribution des prédateurs (%) à la prédation totale dans les divers habitats	83
28	Schématisation d'un cycle de vie individuel chez la mésange bleue	85
29	Taux de prédation annuels en phase de ponte-incubation	86
30	Contributions relatives à la prédation en phase de ponte-incubation	87
31	Taux de prédation moyens sur les couvées dans les divers habitats	87
32	Fréquences de pontes et de prédatons par semaine	89
33	Taux de prédation (%) en début et fin de saison	90
34	Taux de prédatons spécifiques en début et fin de saison en phase de ponte-incubation	91

LISTE DES FIGURES

(suite)

N°	Titre	Page
35	Contributions relatives des prédateurs sur les nids artificiels	93
36	Taux de prédation sur les nids artificiels	95
37	Taux de prédation sur les nids artificiels en début et en fin de saison	96
38	Contributions des prédateurs en début et en fin de saison sur les nids artificiels	96
39	Variation des taux de prédation sur nids naturels et nids artificiels	99
40	Contributions des prédateurs sur nids naturels et nids artificiels	100
41	Taux de prédation annuels en phase d'élevage	102
42	Taux de prédation moyens sur les nichées dans les divers habitats	102
43	Contributions relatives des prédateurs en phase d'élevage	103
44	Fréquences de prédation et d'éclosions au cours de la saison	104
45	Taux de prédation sur les nichées en début et de saison	104
46	Variation du taux de prédation journalier en fonction de l'âge des poussins	106
47	Evolution des tailles de ponte moyennes au cours des années	110
48	Contributions relatives des prédateurs dominants à la prédation totale	115
49	Taux de prédation sur nids naturels et nids artificiels	119

LISTE DES TABLEAUX

N°	Titre	Page
1	Nombre de niohirs installés	36
2	Etapas de la construction du nid chez la mésange bleue	38
3	Détermination de l'âge chez les poussins de mésange bleue	39
4	Références des données historiques	47
5	Présentation des données dans une matrice Excel	48
6	Taux d'occupation des niohirs	51
7	Paramètres reproductifs de la mésange bleue	53
8	Dates et périodes de pontes moyennes dans les différents habitats	55
9	Tailles de ponte moyennes dans les différents habitats	58
10	Succès reproductifs moyens dans les différents habitats	61
11	Dates de pontes moyennes dans le nord algérien	63
12	Indices de chevauchement de niches de Pianka	75
13	Contributions des prédateurs à la prédation totale	79
14	Effet de la taille de ponte sur la prédation	89
15	Modèles de prédation sur les nids artificiels	92
16	Analyse de la variance à deux critères : nombre d'œufs - appât	97
17	Taux de prédation et contribution des prédateurs dominants à la prédation sur des nids appâtés et non appâtés	98
18	Taux de prédation et visibilité des nids	98
19	Effet de la taille des nichées sur la prédation	105
20	Taux de prédation sur œufs et pulli dans les divers habitats	107
21	Part de la prédation dans la mortalité totale	117

LISTE DES PHOTOS

N°	Titre	Page
1	Faciès divers du cordon dunaire littoral de la région d'El Kala	20
2	Formations sub-littorales de chêne liège dans la région d'étude	21
3	Rive sud du Marais de la Mekkhada	22
4	Aulnaie de Aïn Khia	23
5	L'Oued Kebir et sa ripisylve	24
6	Forêt de chêne zeen	25
7	Sous-espèces de mésange bleue	30
8	Vallée de l'Oued Bouâroug	33
9	Vues partielles du site d'étude	34
10	Nichoir accroché au tronc d'un chêne et ponte de cinq œufs	35
11	Nid artificiel avec œufs en cire	44
12	Nichoir appâté contenant sept œufs	45
13	Modèles de prédation observés sur les nids de mésange bleue	66
14	Lézard ocellé capturé à l'intérieur d'un nichoir	68
15	Rongeurs présents dans le site d'étude	69
16	Genette commune (<i>Genetta genetta</i>)	70
17	Pic épeiche (<i>Dendroscopus major</i>)	72
18	Trou d'envol agrandi par le pic épeiche	72
19	Prédation des œufs par les fourmis	74
20	Marques de dentition et de griffes de Reptiles sur un œuf en cire	93
21	Œufs en cire attaqués par des fourmis écussonnées	94

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
MATERIEL ET METHODES	15
1. DESCRIPTION GENERALE DE LA REGION D'ETUDE.....	15
1.1 CADRE ECO-GEOGRAPHIQUE.....	15
1.1.1 Aperçu géologique.....	16
1.1.2 Hydrographie.....	17
1.1.3 Les grands ensembles écologiques de la région.....	18
1.1.3.1 La zone littorale.....	18
1.1.3.2 La zone sub-littorale.....	20
1.1.3.3 La zone montagneuse.....	24
1.2 ELEMENTS DE CLIMATOLOGIE.....	25
1.2.1 Température.....	25
1.2.2 Pluviométrie.....	26
1.2.3 Vents.....	27
1.2.4 Humidité.....	27
2. METHODOLOGIE GENERALE.....	28
2.1 LE MODELE BIOLOGIQUE : LA MESANGE BLEUE.....	28
2.2 SITE D'ETUDE.....	31
2.3 DISPOSITIF D'ECHANTILLONNAGE : LES NICHOURS.....	35
2.3.1 Description et emplacement.....	35
2.3.2 Occupation des nichours.....	38
2.4 PARAMETRES REPRODUCTIFS.....	39
2.5 PREDATION SUR LES NIDS NATURELS.....	41
2.5.1 Indices de prédation.....	41
2.5.2 Taux de prédation.....	41
2.5.3 Chevauchement de niches.....	42
2.5.4 Taux de survie de Mayfield.....	42

2.6 PREDATION SUR LES NIDS ARTIFICIELS.....	43
2.6.1 Introduction.....	43
2.6.2 Constitution des nids.....	43
2.6.3 Indices de prédation sur les nids artificiels.....	45
2.7 EXPERIMENTATIONS.....	45
2.7.1 Nombre d'œufs et présence d'appât dans les nids artificiels.....	45
2.7.2 l'appât dans les nids naturels.....	46
2.7.3 Visibilité des nichoirs	46
2.8 MATRICE DE DONNEES.....	47
2.9 ANALYSE DES DONNEES.....	48
RESULTATS ET INTERPRETATIONS.....	50
CHAPITRE 1 : ANALYSE DE LA REPRODUCTION.....	51
1.1 TAUX D'OCCUPATION DES NICHOKRS.....	51
1.2. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE.....	52
1.2.1 Date et période de ponte.....	52
1.2.1.1 Effet année.....	53
1.2.1.2 Effet altitude.....	54
1.2.1.3 Effet habitat.....	54
1.2.2 Taille de ponte.....	56
1.2.2.1 Effet année.....	56
1.2.2.2 Effet altitude.....	57
1.2.2.3 Effet habitat.....	58
1.2.3 Succès de la reproduction.....	58
1.2.3.1 Effet année.....	59
1.2.3.2 Effet altitude.....	59
1.2.3.3 Effet habitat.....	60

1.3 SYNTHÈSE.....	61
1.3.1 Date de ponte.....	61
1.3.2 Taille de ponte.....	63
1.3.3 Succès reproductif.....	64
CHAPITRE 2. IDENTIFICATION ET MODE OPERATOIRE DES PREDATEURS.....	65
2.1. LES MODELES DE PREDATION OBSERVES.....	65
2.2. LES PREDATEURS ET LEURS MODES D'ACTION.....	67
2.2.1 Les Reptiles.....	67
2.2.2 Les Mammifères.....	68
2.2.2.1 Les Rongeurs.....	68
2.2.2.2 Les Carnivores.....	69
2.2.3 Les Oiseaux.....	71
2.2.4 Les Insectes.....	73
2.2.5 Prédation des parents hors du nid.....	74
2.3. CHEVAUCHEMENT DE NICHES.....	75
CHAPITRE 3. MODALITES DE LA PREDATION SUR LA POPULATION PROIE.....	77
3.1 PREDATION BRUTE DES NIDS.....	77
3.1.1 Taux de prédation par année.....	77
3.1.2 Contribution par prédateur.....	81
3.2 PREDATION AU COURS DES PHASES DE LA REPRODUCTION.....	84
3.2.1 Prédation en phase de construction.....	85
3.2.2 Prédation en phase de ponte-incubation.....	86
3.2.2.1 Taux de prédation sur les œufs.....	86
3.2.2.2 Prédation et taille de ponte.....	89
3.2.2.3 Phénologie de la prédation en phase de ponte-incubation.....	89
3.2.2.4 Prédation sur les nids artificiels.....	92
a. Modèles de prédation sur nids artificiels.....	92
b. Taux de prédation annuel.....	95

c. Phénologie de la prédation sur les nids artificiels.....	95
3.2.2.5 Expérimentations.....	97
a. Appât et nombre d'œufs dans les nids artificiels.....	97
b. L'appât dans les nids naturels.....	97
c. Visibilité des nids.....	98
3.2.2.6 Nids naturels <i>versus</i> nids artificiels.....	99
3.2.3 Prédation en phase d'élevage	101
3.2.3.1 Taux de prédation en phase d'élevage.....	101
3.2.3.2 Phénologie de la prédation en phase d'élevage.....	103
3.2.3.3 Prédation et taille des nichées.....	105
3.2.3.4 Prédation et âge des pulli.....	105
3.2.4 Stade œuf – stade poussin : quel est le plus vulnérable à la prédation ?.....	107
CHAPITRE 4. EFFET DE LA PREDATION SUR LES TRAITs D'HISTOIRE DE VIE.....	109
4.1 Prédation et date de ponte.....	109
4.2 Prédation et taille de ponte.....	109
4.3. Prédation et succès reproductif.....	111
DISCUSSION GENERALE.....	112
Les nichoirs, outils pratiques ou biais importants ?	112
Des modèles de prédation à la communauté de prédateurs.....	114
La mésange bleue ultramarine subit-elle plus de prédation que sa congénère européenne ?.....	115
La prédation, source principale de mortalité.....	116
Quelle utilité pour les nids artificiels ? Comparaison avec les nids naturels.....	118
CONCLUSION.....	122
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	127

INTRODUCTION GENERALE

La prédation ou relation mangeur-mangé, se définit par le fait qu'un organisme se nourrit d'un autre organisme, en entier ou en partie, entraînant, en général, la mort de ce dernier. Dans la catégorie des prédateurs rentrent certains protistes, les animaux ou plantes carnivores, adoptant diverses stratégies de chasses, ainsi que les parasitoïdes. D'autre part, beaucoup considèrent les parasites et les herbivores comme des prédateurs, car ils se nourrissent d'autres êtres vivants, à la nuance près que ceux-ci n'entraînent pas la mort immédiate de leurs proies.

Prédateurs et proies construisent ainsi les réseaux trophiques dans un écosystème, particulièrement aux niveaux des consommateurs secondaires et même au niveau des consommateurs primaires si on considère les herbivores comme prédateurs des végétaux. Ils permettent la circulation de l'énergie et son retour constant vers le biotope. A mesure que l'on progresse vers les niveaux supérieurs de consommation cependant, les rendements énergétiques et la productivité secondaire deviennent plus faibles.

Les relations prédateur – proie entraînent souvent des phénomènes de *coévolution*, selon le modèle de la reine rouge, avancé par Van Vanlen en 1973 (BRONDEX, 2003), dans lequel les prédateurs deviennent de plus en plus efficaces dans la capture de leurs proies et les proies de plus en plus efficaces pour échapper à leurs prédateurs. Ainsi, lorsque des prédateurs nouveaux apparaissent dans des écosystèmes, ils sont susceptibles d'entraîner la disparition des proies non armées contre eux. Ces cas s'observent clairement dans les systèmes insulaires (SAVIDGE, 1987 ; SIEVING, 1992).

Actuellement on reconnaît l'influence de la prédation sur les traits d'histoire de vie des populations dans leur contexte écologique spécifique (MARTIN, 1995 ; MARTIN & BRISKIE, 2009). La littérature concernant les oiseaux est particulièrement axée sur la prédation au nid durant la phase de reproduction (MARTIN & JORON, 2003 ; GREGOIRE *et al.*, 2003 ; FONTAINE *et al.*, 2007), considérant les nids comme ressource pour les prédateurs et la préda-

tion comme processus (MARTIN, 1993). En effet, durant cette phase, œufs et poussins représentent des proies bien plus accessibles que les adultes et représentent un enjeu pour la communauté de prédateurs, qui pour nombre d'entre eux, calent leur propres activités reproductives sur la période de reproduction des oiseaux.

La prédation représente une pression de sélection majeure

Longtemps, les écologistes tenaient dans la limitation des ressources et la compétition qui en découlait, les facteurs clés à la base de la structuration des communautés et des traits d'histoire de vie des populations d'oiseaux (MARTIN, 1993), selon la théorie de la ressemblance-limite de MCARTHUR et LEVINS (1967). Plus deux espèces ont des besoins similaires, plus elles sont susceptibles d'entrer en compétition (LACK, 1947, in RICKLEFS & MILLER, 2000). Les populations répondaient alors par des phénomènes de séparation de niches pour minimiser les effets de la compétition, voire d'exclusion d'une des espèces hors du système.

Plus tard, les travaux traitant de mortalité révélaient que la prédation était la première source de mortalité au nid chez la plupart des populations d'oiseaux (RICKLEFS, 1969 ; MARTIN, 1993 ; SMALL, 2005). Dans certaines d'entre elles, plus de 80% des nids pouvaient être détruits par les prédateurs (MARTIN, 1993). A partir de ce constat, il apparaissait nécessaire de considérer la prédation en tant que contrainte environnementale majeure à laquelle les oiseaux étaient confrontés et qu'elle pouvait générer des adaptations particulières, aussi bien d'ordre comportemental (défense anti-prédateurs) (BLONDEL, 1995), que physiologiques, notamment dans la perte de poids pour mieux échapper aux prédateurs (CARRASCAL & POLO, 1999) ou dans la réduction de la taille de ponte (SKUTCH, 1949, SLAGSVOLD, 1982). Les expériences d'agrandissement de nichées montraient, en effet, que dans un contexte donné, les parents pouvaient élever plus de poussins qu'ils ne le faisaient en réalité ; D'autres forces, telles que la prédation, interviendraient alors pour limiter la taille de ponte (SLAGSVOLD, 1982 ; LIMA, 1987). La prédation aurait ainsi une influence primordiale dans l'expression des stratégies reproductives (FONTAINE & MARTIN, 2006) et constituerait ainsi un *facteur de sélection* déterminant dans le succès reproductif

d'une espèce (MARTIN & CLOBERT, 1996). Le *risque de prédation* devenait un facteur ultime dans l'évolution des stratégies reproductives.

Actuellement, la prédation est reconnue comme étant un processus évolutif et écologique majeur influençant les systèmes biologiques à différents niveaux (FONTAINE *et al.*, 2007), depuis le succès reproductif d'une espèce jusqu'à la structuration des communautés d'oiseaux (GUSTAFSSON, 2005).

Si elle contribue à éliminer d'une population-proie les individus les plus défavorisés (BARBAULT, 1981), individus malades, blessés ou en manque de territoire, elle contribue dans d'autres cas à la régulation des effectifs des espèces proies. Elle révèle par-là, une relation densité-dépendante du prédateur avec sa proie, comme a montré DUNN (1977) dans le cas des mésanges et de la belette (*Mustela nivalis*) ou des nombreux modèles oiseaux-insectes (TORGERSON & CAMPBELL, 1982).

Les prédateurs répondent aux variations de densité de leur proie

La variation de densité des proies entraînent, en effet, différents types de réponses de la part du prédateur. Dans *la réponse numérique*, le prédateur augmente simplement ses effectifs lorsque la proie augmente en nombre, soit par immigration (MORRIS *et al.*, 1958 in RICKLEFS & MILLER, 2000), soit en produisant plus d'individus (PITELKA *et al.*, 1955 in RICKLEFS & MILLER, 2000). Ce modèle est observé chez de nombreux rapaces diurnes et nocturnes (ROHNER, 1996, in RICKLEFS & MILLER, 2000).

Dans un autre type de réponse, la variation de densité de la proie affecte le taux de consommation de celle-ci par le prédateur. C'est la *réponse fonctionnelle*, concept mis au point par HOLLING (1959). On distingue trois types de réponses fonctionnelles. Dans la première, le taux de consommation de la proie par le prédateur augmente à mesure que la densité de la proie augmente, c'est la réponse de type I. Théoriquement, il n'y a pas de limite supérieure à la consommation de la proie lorsque son effectif augmente, ce qui est rare dans la nature ou peut être observable dans certaines gammes de valeurs de l'abondance de la proie (KORPIMÄKI & NORRDHAL, 1991 in RICKLEFS & MILLER, 2000).

Dans la réponse de type II, l'augmentation en densité de la proie entraîne d'abord une augmentation de sa consommation par le prédateur puis celle-ci ralentit même si la densité de la proie continue d'augmenter. HOLLING (1959) attribue ce ralentissement au temps de recherche et de manipulation des proies, et à l'arrivée à satiété des prédateurs.

Dans la réponse fonctionnelle de type III, lorsque l'effectif de la proie est faible, la consommation par le prédateur l'est aussi. Elle augmente rapidement lorsque l'effectif de la proie augmente et ralentit encore même si ce dernier continue d'augmenter. A la différence de la réponse de type II, la proie subit un relâchement de la pression de prédation lorsque sa densité est faible. Ce relâchement peut être expliqué par une disponibilité suffisante d'abris pour la proie à une faible densité.

La relation prédateur - proie est une dynamique oscillatoire

Ces différents types de réponse s'insèrent dans une dynamique à caractère oscillatoire entre les tailles des populations proie et prédateur. Les tentatives de modéliser cette dynamique donnèrent lieu à des travaux fondateurs tels que ceux de LOTKA et VOLTERRA à la fin des années trente.

Dans les cas les plus simples, mettant en jeu un seul prédateur et une seule proie, il est possible de modéliser cette relation en couplant les équations de croissance des populations proie et prédateur, dans un modèle logistique du type

$$dH/dt = rH - pHP, \text{ où :}$$

dH/dt : est la variation d'effectif de la proie en fonction du temps

H : l'effectif de la proie au temps t

r : le taux de croissance intrinsèque de la population proie

P : l'effectif de la population prédateur

p : l'efficacité du prédateur

Cette modélisation conduit théoriquement à des oscillations sans fin, permettant une grande prédiction de l'état des deux populations (Figure 1). Or, le modèle de

LOTKA-VOLTERRA prend en compte seulement les effectifs des proies et des prédateurs et suppose implicitement que plus il y a de proies, plus les prédateurs en prélèvent (réponse de type I).

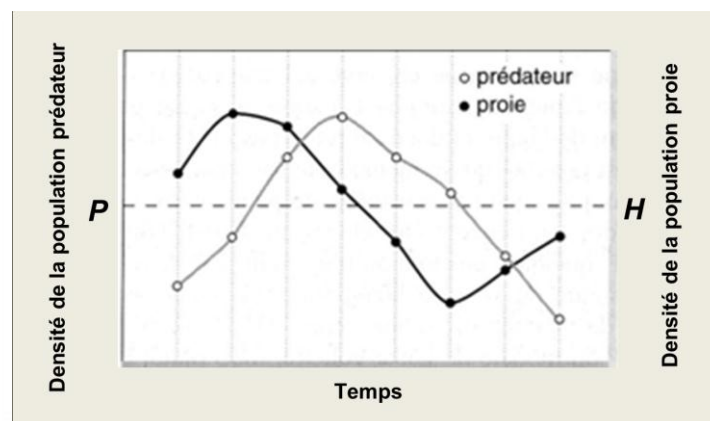


Figure 1 : Variations de densité d'un couple prédateur-proie (d'après Ricklefs & Miller, 2000)

Cependant, beaucoup de facteurs biologiques peuvent modifier la forme de cette relation, tels que les interactions entre les prédateurs, souvent plusieurs en compétition pour une seule ressource-proie. Ces interactions pourraient limiter le nombre de proies prélevées et diluer la dynamique prédateur-proie comme modélisée par LOTKA et VOLTERRA.

Une alternative à ce biais a été proposée par NICHOLSON et BAILEY (1935), construite sur un autre modèle de prédation, celui des parasitoïdes et de leurs hôtes. Ces insectes appartenant à l'ordre des Hyménoptères, ne consomment pas directement leurs proies (larves de Diptères par exemple) mais pondent des œufs à l'intérieur de leurs corps. Les larves des parasitoïdes vont se nourrir du tissu vivant, et se transformer en adultes ailés en tuant finalement leur hôte. Dans ce modèle, les auteurs mettent en évidence qu'en plus des effectifs des hôtes et des parasitoïdes, d'autres facteurs influencent la stabilité et la prédictibilité des oscillations prédateurs-proies. Notamment, lorsque le taux de natalité du parasitoïde est une fonction décroissante de son effectif ou lorsque l'efficacité avec laquelle le parasitoïde trouve un hôte non attaqué diminue.

La stabilité des oscillations est néanmoins toujours difficile à atteindre, mais favorisée grandement par l'hétérogénéité de l'espace. Plus il y a de niches refuges dans un écosystème, plus les proies maintiennent des effectifs permettant de relancer la population si celle-ci vient à diminuer dangereusement. L'expérience de GAUSE dans les années 30 est édifiante à ce sujet.

Dans un montage de laboratoire, l'auteur met en présence deux espèces de protozoaires, *Paramecium caudatum* et son prédateur *Didinium nasutum* dans un milieu homogène. Dans un premier temps, le prédateur consomme rapidement la totalité des proies et les deux espèces disparaissent. Dans une seconde phase, l'auteur rajoute des sédiments au milieu. Le prédateur consomme toutes les proies disponibles et finit par s'éteindre. Grâce aux abris créés suite à l'introduction de sédiments dans le milieu, quelques individus proies arrivent à survivre et à relancer la croissance de la population. Enfin, dans une troisième phase, l'auteur rajoute à intervalles de temps réguliers quelques individus des deux espèces, qui ont fini par effectuer deux cycles d'oscillations numériques, le temps que dura l'expérience. L'auteur montre ainsi que l'hétérogénéité de l'espace créée par les sédiments a permis la survie de quelques individus proies qui ont permis d'aboutir à un système oscillatoire stable et montre par ailleurs, l'importance de l'*immigration* d'individus nouveaux dans les deux populations.

L'importance de l'hétérogénéité de l'espace a également été mise en évidence par HUFFAKER (1958) dans un système expérimental composé d'oranges, d'acariens phytophages consommant l'écorce des fruits, et d'acariens prédateurs de ces derniers. L'auteur fait varier trois facteurs, à savoir : la disposition spatiale des oranges, l'accès aux ressources pour les phytophages et la dispersion des acariens prédateurs. En créant une telle variation spatio-temporelle dans le système, les populations prédateurs et proies se sont maintenues dans des cycles numériques stables pendant les 70 semaines que dura l'expérience.

La prédation dans la gestion des populations

Lorsqu'il fut démontré que la prédation constituait dans de nombreux cas un processus de régulation des effectifs des proies et prédateurs, un champ d'application important s'est

développé au cours du vingtième siècle dans le domaine de la lutte biologique contre certains ravageurs des cultures (ALROUECHDI, 1981 ; KUMAR, 1991 ; ROY, 1993). Les méthodes de lutte chimique, générant des pollutions à effets environnementaux et sanitaires, furent progressivement remplacées par l'utilisation des prédateurs naturels de certains ravageurs dans le cadre de la lutte intégrée (HUFFAKER & KENNETT, 1956). En outre, la compréhension des relations prédateurs-proies a trouvé des applications dans le domaine de la gestion des populations d'espèces vulnérables ou en danger, dans une perspective de conservation de la biodiversité (TORGERSON & CAMPBELL, 1982).

La prédation : facteur de biodiversité

La prédation peut, en outre, favoriser la coexistence d'espèces concurrentes dans un même milieu en relâchant les pressions de compétition entre elles. Elle favoriserait, par-là, la diversité spécifique locale (KULLBERG & EKMAN, 2000). Dans une vision de conservation, on comprend le rôle fondamental que peuvent jouer les prédateurs dans le maintien de la diversité dans un écosystème. La prédation représenterait une sorte de tribut à la diversité biologique.

PAINÉ (1966) montre bien qu'en l'absence de prédateurs dans un système, certaines populations proies peuvent disparaître, à cause de pressions de compétition existant entre elles et que diminuerait de manière significative l'action d'un prédateur. En effet, dans un système d'enclos marins au large des côtes californiennes, l'auteur observe l'évolution d'une communauté de mollusques en présence et en absence d'un prédateur, l'étoile de mer *Pisaster ochraceus*. En absence du prédateur, la compétition entre les espèces de mollusques atteint des niveaux qui entraînent, par exclusion, la disparition de plusieurs espèces de la communauté. A l'opposé, lorsque le prédateur maintient les populations proies à un niveau de densité relativement faible, les ressources ne constituent plus un facteur limitant et permettent la coexistence d'un ensemble d'espèces proies. Paine désigne alors les prédateurs comme étant des *espèces clés* dans un écosystème.

Plusieurs travaux (HOLLING, 1959 ; CRAMER & MAY, 1972, etc.), rapportés par BLONDEL (1995), soulignent le rôle diversifiant et stabilisant de la prédation et son importance dans la régulation des distributions et des abondances dans un milieu, favorisant ainsi le partage des ressources et de l'espace dès lors que ce dernier présente une certaine hétérogénéité. « ...OKSANEN & al. (1981) et MENGE & SUTHERLAND (1976) ont développé l'argument selon lequel les organismes sont surtout régulés par la compétition dans les environnements instables, peu productifs et contraignants, alors qu'ils le sont davantage par la prédation dans les environnements stables et prévisibles. » (BLONDEL, 1995).

A l'opposé, une forte prédation peut constituer un facteur d'appauvrissement dans un milieu ayant subi des perturbations telles que la fragmentation causée par les activités humaines (ANDREN, 1992, HAEMIG, 2001).

La prédation à l'échelle du paysage

A l'échelle du paysage, une part importante de la prédation chez les oiseaux se déroule dans les lisières inter-habitats, à cause de la densité plus forte de certaines populations proies ou prédateurs (BUREL & BAUDRY, 1999). Les premières évidences de l'effet de lisière ont été apportées par GATES & LYSEL (1978, *in* LAHTI, 2001). Elles ont été suivies par nombre d'autres travaux, notamment dans les formations caducifoliées ou mixtes d'Amérique du nord (DANIELSON *et al.*, 1997), de Chine (DENG & GOA, 2005), du Chili (VERGARA & SIMONETTI, 2003), ainsi que dans des formations tropicales humides d'Australie (HAUSSMAN *et al.*, 2005) ou du Kenya (MAINA & JACKSON, 2003).

La fragmentation de plus en plus importante des paysages a conduit à créer de nombreuses lisières inter-habitats, particulièrement des lisières de type forêt-cultures. En effet, les habitats naturels et particulièrement les habitats forestiers, sont de plus en plus affectés par les activités humaines qui entraînent leur morcellement suite à l'ouverture de pistes, de routes, aux activités agricoles, aux incendies, à la coupe et à l'exploitation du bois. Les effets mis en évidence dans nombre de travaux (*op.cit*) affectent par exemple les comportements des préda-

teurs, créent de nouvelles conditions écologiques qui modifient les dynamiques prédateur-proies, notamment en perturbant ou en supprimant les cycles de croisances des populations proies ou prédateurs (ANDREN, 1992).

Bien que les généralisations restent délicates, ces travaux mettent tous en évidence le rôle des lisières et de la fragmentation des paysages sur la prédation. Les taux de prédation sont souvent importants au niveau des lisières et dans les petits fragments forestiers, suite à l'action de prédateurs généralistes qui se montrent plus efficaces dans l'exploitation de cette catégorie d'habitats (NOUR *et al.*, 1993, ANDREN, 1992). Les lisières fonctionnent alors comme des pièges écologiques (*ecological traps*) pour les populations proies (GATES & LYSEL, 1978 *in* LAHTI, 2001).

L'impact de la prédation dans les paysages dépend d'autre part de la spécialisation des prédateurs. Les spécialistes perçoivent le paysage comme fragmenté et les lisières comme des barrières, alors que les généralistes perçoivent le paysage dans sa continuité. Tout en prenant en compte son hétérogénéité, ils traversent aisément les lisières (BUREL & BAUDRY, 1999).

Les forts taux de prédation observés au niveau des lisières et dans les petits fragments forestiers sont communs dans les paysages où la fragmentation est due à la présence de terres agricoles (ANDREN, 1992). Ceci n'est souvent pas observé dans les mosaïques de forêts, dans les habitats ouverts ou dans les îles (KNUTSON *et al.*, 2000).

Prédation et insularité

Il est généralement admis que l'insularité affecte les traits de populations d'espèces originellement continentales. Cette influence est due aux variations des interactions biotiques, notamment la compétition, la prédation, mais aussi à la disponibilité des ressources, car l'espace et les ressources trophiques sont limitées dans les îles (PALKOVACS, 2003).

Un des traits caractéristiques des populations insulaires est la tendance à la modification de la taille du corps, comparativement aux populations continentales adjacentes. Cette théorie est connue sous le nom de *règle de Foster* ou *règle de l'île* (RAIA & MEIRI, 2006) et confirmée particulièrement pour certains mammifères. Les mammifères de petite taille par exemple (moins de 100 g) évoluent en des formes insulaires géantes. A l'inverse, les mammifères de plus grande taille (plus de 100 g) évoluent vers des formes naines (MICHAMX *et al.*, 2002).

Le relâchement de la pression de prédation, voire l'absence totale de prédateurs sur les îles, affecterait la taille des espèces qui, sur le continent, est optimisée afin d'échapper aux prédateurs. La grande taille de certains herbivores par exemple (éléphant, rennes, etc.), leur permettrait de mieux combattre les prédateurs et donnerait des difficultés à ceux-ci pour les maîtriser. A l'inverse, les espèces de petites tailles (Rongeurs, Lagomorphes) sont à même d'exploiter efficacement les cachettes. Par ailleurs, sur les îles, les proies perdraient les comportements de vigilance anti-prédateurs, coûteux en énergie, et consacraient plus de temps et d'énergie à trouver des ressources (BLUMSTEIN & DANIELS, 2005).

D'autre part, si dans les systèmes continentaux, une forte prédation peut favoriser la dispersion et l'occupation d'habitats marginaux (LACK, 1968 in BLONDEL, 1995), dans les systèmes insulaires, l'action de prédateurs nouveaux (naturellement immigrés ou souvent introduits par l'Homme) peut conduire à l'extinction locale de populations ou d'espèces, car celles-ci, n'ayant pas d'*histoire évolutive* avec les prédateurs introduits, se retrouvent désarmées devant ces derniers et finissent par disparaître (SAVIDGE, 1987, SIEVING, 1992, VAZQUEZ-DOMINGUEZ *et al.*, 2004).

Les nids artificiels : une approche dans l'étude de la prédation

L'observation des événements de prédation étant difficiles (les nids étant souvent cachés et les prédateurs discrets), les chercheurs ont eu recours à l'utilisation de nids artificiels dans l'étude de la prédation, dans l'idée d'inférer les résultats obtenus aux processus affectant les nids naturels (BURKE *et al.*, 2004 ; THORINGTON & BOWMAN, 2003 ; MEZQUIDA & MARONE, 2003 ; BULER & HAMILTON, 2000 ; BAYNE *et al.*, 1997). Leur utilisation facile et le

contrôle des expérimentations qu'ils permettent ont attiré rapidement les écologistes et les expériences sur nids artificiels sont devenues très courantes (MOORE & ROBINSON, 2004). Cet intérêt a été suscité suite à l'observation du déclin de plusieurs populations d'oiseaux nord-américains, particulièrement d'espèces de prairie et de buissons (THOMPSON & BURHANS, 2004). On comparait alors les données provenant de nids artificiels et de nids naturels afin de mettre au point des stratégies de gestion des populations dans un objectif de conservation.

La fin des années 1990 voient la controverse s'installer au sujet de leur utilisation car les chercheurs prenaient conscience que les nids artificiels pouvaient être une représentation très éloignée des nids naturels, pouvant même attirer des prédateurs différents (THOMPSON & BURHANS, 2004 ; MAJOR & KENDHAL, 1996), biaisant ainsi les expériences et les hypothèses qui pouvaient en découler. Les données provenant de nids artificiels devaient alors être considérées avec prudence car ceux-ci ne pouvaient représenter, en fin de compte, qu'une première approximation dans l'étude de la prédation (MAJOR & KENDHAL, 1996). Ils auraient au moins le mérite de préciser les acteurs en présence : les différents prédateurs auxquels la population proie est soumise, puis dans une certaine mesure le « mode opératoire » de chaque prédateur sur la population proie.

Problématique et objectif de l'étude

D'emblée, nous pouvons affirmer que le type d'organismes étudié, un oiseau forestier, est soumis à la pression d'un « pool » de prédateurs. Ceci implique une diversité des modalités de prédation, née de la complexité même de la biologie des oiseaux. En effet, on peut distinguer chez les passereaux, durant leur cycle de vie, plusieurs états différents, soumis à autant de prédateurs, qui diffèrent par leurs performances et leur mode opératoire : un état adulte très mobile et éventuellement agressif, un état embryonnaire sous forme d'œuf immobile, un état juvénile au nid, mobile mais bien présent par ses cris et les mouvements qu'il suscite chez les parents, un état juvénile hors du nid.

Les contraintes inhérentes à ce genre d'étude ont orienté notre choix vers l'espèce la plus apte à occuper les cavités artificielles, les nichoirs. Le modèle sélectionné dans la présente

étude est la mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), un passereau cavicole largement distribué dans le paléarctique occidental et dont les populations d'Afrique du Nord (représentées par la sous espèce *ultramarinus*) vivent à la limite sud de l'aire de répartition de l'espèce.

L'étude qui en a découlé constitue une des premières analyses de la prédation au nid chez des populations de passereaux forestiers nord africains. Une seule autre étude se rapportant à la prédation au nid a été réalisée sur une communauté d'oiseaux dans les oasis du sud tunisien (BOUKHRISS *et al.*, 2009).

La mésange bleue, ainsi que la mésange charbonnière *P.major*, ont déjà fait l'objet d'études relatives à la prédation au nid durant plus de vingt années, en Grande Bretagne particulièrement, dans le bois de Wytham (DUNN, 1977 ; Mc CLEERY *et al.*, 1996). Ces études ont permis de préciser, dans le contexte biogéographique médio-européen, les modalités de prédation et l'effet sur les populations d'oiseaux. Notamment, la fécondité plus élevée des oiseaux cavicoles secondaires (*secondary hole nesters*), telles que les mésanges, a longtemps été interprétée comme une conséquence d'une prédation moins forte dans les cavités, comparativement aux espèces nichant à ciel ouvert (*open-cup nesters*). Mais MARTIN (1993) a démontré que la fécondité plus élevée de ces espèces s'expliquait par le fait que les cavités naturelles se trouvaient toujours en nombre limité dans le milieu et qu'il était avantageux, dans ce cas, de produire un grand nombre d'œufs. Rappelons que ce raisonnement s'applique particulièrement aux espèces cavicoles secondaires, c'est-à-dire celles qui occupent des cavités déjà existantes, et non excavatrices telles que les pics.

Pour les besoins de notre étude, nous avons choisi de travailler sur une population de mésanges des subéraies de plaine de la région d'El Kala ; Les forêts de chêne-liège représentent l'écosystème forestier naturel le plus répandu dans la région. A ce titre, il nous a paru intéressant de contribuer à la compréhension des processus écologiques régissant ce type de milieu, qui, rappelons-le, se trouve sous des pressions de dégradation de plus en plus importantes, dues aux différentes activités anthropiques.

Cette problématique s'inscrit directement dans les axes de recherche du laboratoire d'Ecologie des systèmes terrestres et aquatiques (*Ecostaq*) de l'université Badji Mokhtar,

investi dans l'étude des traits d'histoire de vie des populations d'oiseaux de la région Annaba-El Kala, région réunissant plus de 60% des espèces d'oiseaux connues en Algérie (MOALI et ISENMANN, 2000). Elle vient compléter différents travaux réalisés dans la même région et qui ont utilisé la mésange bleue comme modèle biologique, travaux traitant de l'écologie de la reproduction (CHABI, 1998), l'écologie alimentaire (SAKRAOUI, 2000) et l'impact des parasites sur les poussins (BOUSLAMA, 2003).

Les observations et mesures ont été réalisées pendant cinq années de terrain, entre 2003 et 2007. Par ailleurs, des données provenant de divers travaux antérieurs, que nous appellerons *données historiques* (BOUSLAMA, 2003 ; CHABI, 1998 ; SAKRAOUI, 2000 ; ZIANE, 1993, ZEMMOULI, 1995 ; LAZLI, 2003 ; MELLOUH, 2003), réalisés dans la même région, et pour certains dans des habitats différents, nous ont permis d'apporter des éléments de comparaison intéressants et d'élargir la matrice de données *actuelles*, confortant l'analyse et l'interprétation de nos propres résultats.

L'objectif de cette première étude sur la prédation au nid en Algérie est de caractériser la prédation en plusieurs points :

1. La connaissance de la communauté de prédateurs affectant les nids de mésange bleue.
2. La description de leurs modalités d'action après identification des différents modèles observés sur terrain.
3. L'analyse de l'effet de la prédation sur les traits d'histoire de vie de la population échantillonnée.

A travers ces questions générales, d'autres questions sous-jacentes ont naturellement découlé, à savoir :

- Y'a-t-il des prédateurs dominants sur les nids de mésange ? Le concept de prédateurs dominants (WEIDINGER, 2008 ; LAHTI, 2009) trouve son intérêt dans le sens où ce sont ces derniers qui marquent la plus forte influence sur la dynamique du système prédateur - proie.

- Quel stade de développement des individus est-il le plus vulnérable à la prédation ? En effet, les deux états (œufs et pulli) sont *a priori* très différents par le pouvoir d'attraction qu'ils exercent sur les prédateurs. Le stade pulli, de par les cris et les odeurs des poussins, devrait attirer plus fortement les prédateurs et représenter donc une contrainte pour les couples reproducteurs.
- La description de la phénologie de la prédation au cours de la saison de reproduction, à savoir, quand les prédateurs en général, ou certains prédateurs en particulier, se manifestent-ils le plus, au cours de la saison de reproduction ?
- Quelle part de la mortalité totale est déterminée par la prédation ? Nous chercherons par là à confirmer que, dans le contexte écologique et biogéographique considéré, la prédation représente effectivement la part majeure de la mortalité au cours des activités reproductives des mésanges.

Par ailleurs, parallèlement aux observations sur les nids naturels, nous avons placé un dispositif de nids entièrement artificiels, contenant des œufs en cire et installés dans les nichoirs restés inoccupés par les mésanges. Notre premier objectif était de recueillir un maximum d'indices pouvant nous aider à identifier ou à confirmer l'identité des prédateurs et de comprendre leurs modes d'action ainsi que les facteurs d'attraction agissant sur ces derniers, tout en fixant des limites à l'interprétation des données recueillies sur ce type de nids. D'autre part, suivant MAJOR et KENDHAL (1996), nous avons cherché à avoir une approximation de l'intensité de la prédation générale.

Les résultats obtenus seront discutés à l'échelle des habitats, puis sur le plan du secteur écologique du nord-est algérien. La rareté de données provenant d'autres régions du secteur méditerranéen, limite grandement la discussion des résultats à l'échelle du secteur biogéographique. Nous nous référerons, dans ce cas, à des données du centre et nord-paléarctique. Rappelons que ces dernières régions accueillent le modèle biologique étudié (la mésange bleue) ainsi que des prédateurs semblables à ceux des habitats de notre région d'étude.

MATERIEL ET METHODES

1. DESCRIPTION GENERALE DE LA REGION D'ETUDE

1.1 CADRE ECO-GEOGRAPHIQUE

La région d'étude est située à l'extrême nord-est de l'Algérie et fait partie de la wilaya d'El Tarf, wilaya frontalière avec la Tunisie à l'est (Figure 2). Les limites géographiques de cette région sont représentées au sud et à l'est par les monts de la Medjerda, qui sont le prolongement extrême de l'Atlas tellien. La limite nord est représentée par le littoral méditerranéen. D'Est en ouest, la région s'étend entre la frontière algéro-tunisienne et l'oued Mafragh, une quarantaine de kilomètres vers l'ouest.

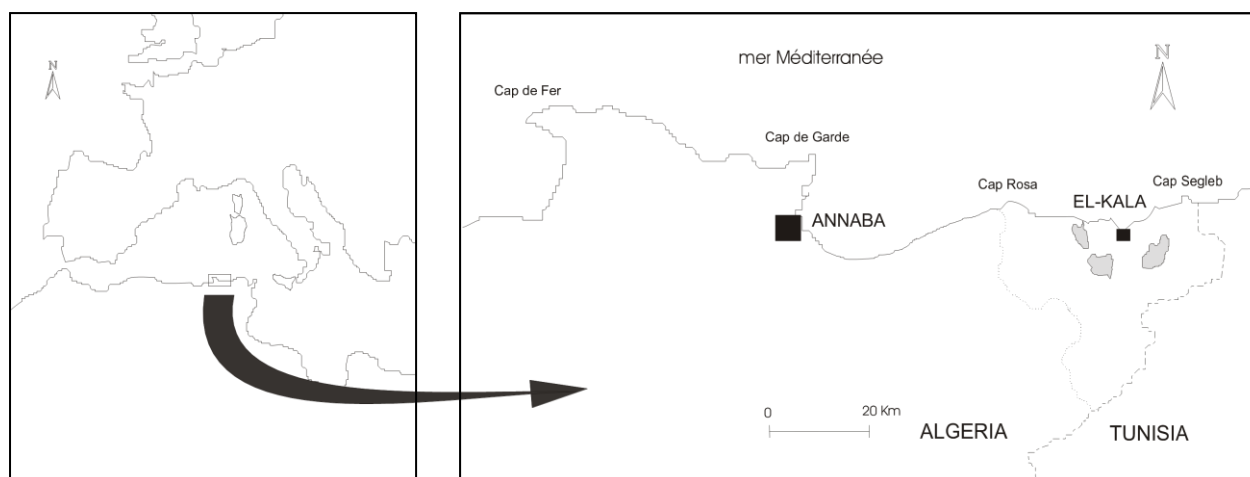


Figure 2 : Situation géographique de la zone d'étude
(Limites du parc national d'El Kala en pointillés)
(in BENYACOUB et al., 1998).

On note à l'intérieur de cette zone un ensemble très hétérogène de paysages et de formations naturelles, constituant une véritable mosaïque d'habitats, et qui donne à la région dite d'El Kala, une place importante sur le plan de la biodiversité dans l'ouest de la méditerranée. Cette région est, à ce titre, instituée en aire protégée (parc national d'El Kala), sur une superficie de près de 76000 ha et reconnue comme étant un des *points chauds de biodiversité végétale* dans le bassin méditerranéen (VELA & BENHOUBOU, 2007). L'analyse de l'origine

biogéographique de nombreux taxa animaux ou végétaux atteste, en effet, d'influences médio-européennes, afro-tropicales et proprement méditerranéennes (BENYACOUB *et al.*, 1998), faisant de ce secteur un véritable carrefour biologique.

1.1.1 Aperçu géologique

L'histoire géologique de la région est fortement marquée par les événements liés à la formation du tell oriental. Rappelons que ce massif représente le prolongement vers l'Est de l'Atlas tellien, chaîne montagneuse qui traverse le nord de l'Algérie en direction générale S.S.O-N.N.E. Au cours du tertiaire, l'importante activité tectonique au miocène inférieur, a donné lieu à d'importants mouvements orogéniques qui ont conduit à l'élévation et la conformation du tell oriental, avec son volume montagneux actuel (MOREL, 1990).

Le rabaissement du niveau de la mer, par la suite, a entraîné le creusement de vallées sur le versant nord de l'Atlas et un important dépôt de conglomérats dans tous les bassins internes (MARRE, 1987). Au quaternaire supérieur, correspondant à la fin de la dernière période glaciaire, on assiste à une période d'activité érosive intense qui a façonné les paysages actuels et donné lieu à la formation du cordon dunaire littoral et ses plages, ainsi qu'au dépôt d'alluvions sur toutes les parties basses.

La lithologie régionale a été documentée par JOLEAUD (1936) ; elle atteste de la dominance de grès et d'argiles numidiens de l'Eocène supérieur. Les grès sont la composante essentielle des reliefs de la région ; ils affleurent souvent en pointes rocheuses isolées et forment, à certains endroits, des falaises abruptes comme on peut observer aux environs des villages de Bougous et de Zitouna. La désagrégation de ces roches donne des sols de nature acide favorisant le développement d'importants maquis à essences acidophiles telles que le chêne liège. Les argiles, quant à eux, constituent un socle profond, imperméable, sur lequel reposent les grès numidiens. En surface, ils affleurent dans les fonds de vallées et les dépressions.

Par ailleurs, des dunes sableuses forment un cordon dunaire. Les plus anciennes sont composées d'éléments très fins et très éolisés et sont recouvertes d'une pellicule ferrugineuse,

d'où le nom de *sables rouges* donné à ces dunes. Certaines se retrouvent jusqu'à 30 km de la côté, dans la vallée de Oued Bougous, ce qui montrent qu'elles avaient une grande extension (MOREL, 1990). Les dunes récentes, voire actuelles, recouvrent la moitié nord-ouest du massif du cap Rosa, où elles peuvent dépasser les 100 m de hauteur. Leur alignement est N.O-S.E, direction des vents dominants. Enfin, quelques traces du crétacé sont représentées par les cuvettes de Aïn Kerma, Zitouna et Bouhadjar.

1.1.2 Hydrographie

L'hydrographie régionale montre une complexité qui, par bien des aspects, reste encore incomplètement comprise. On peut distinguer les éléments suivants : les eaux de ruissellement sont drainées par deux importants collecteurs que sont les oueds Bounamoussa à l'ouest et l'Oued Kebir à l'est de la région d'étude (Figure 3). Ces oueds prennent naissance sur les versants nord de la Medjerda, traversent les marais de la Mekkhada, avant de finir leur course vers la mer par l'intermédiaire d'un collecteur principal, l'Oued Mafragh.

De manière indirecte, les eaux de ruissellement sont aussi collectés dans les bassins des lacs Mellah et Tonga avant d'être évacués vers la mer. Un autre système hydrologique, le lac Oubeira, représente de son côté une importante réserve aquifère d'une superficie de 2200 ha. Sa nature de cuvette fermée, endoréique, conjuguée aux faibles pentes de la plaine de Tarf-Aïn assel, dans laquelle court son principal exutoire, l'Oued messida, font que les eaux de cette partie de la région circulent mal et finissent difficilement par rejoindre l'Oued Kebir. Elles forment, de ce fait, de nombreux systèmes marécageux à la végétation hygrophile caractéristique (joncs, carex, renoncules, etc.).

En outre, le stockage souterrain des eaux est assuré par de nombreuses nappes phréatiques des grès nummulitiques et des sables dunaires qui alimentent des sources pérennes. Les pompages permanents sur les nappes, associés à des épisodes intermittents de sécheresse ont causé, au début des années 1990, un assèchement suffisamment long de certaines zones humides phares, telles que le lac noir, qui a conduit à une perte nette de biodiversité et la disparition locale de certaines espèces rares telles que le nénuphar jaune (*Nuphar luteum*).

En outre, la baisse des niveaux des nappes favoriserait la pénétration des eaux de mers par intrusion dans les sols, conduisant, à terme, à leur stérilisation (MEBARKI, 2010).

1.1.3 Les grands ensembles écologiques de la région

On peut distinguer trois grands ensembles écologiques se succédant du nord au sud, dans un alignement approximativement parallèle : la zone littorale méditerranéenne, la zone sublittorale, formée de collines et de dépressions et les montagnes de la Medjerda susdites (Figure 3).

1.1.3.1 La zone littorale

Elle est marquée par l'existence d'un cordon dunaire d'origine quaternaire qui s'étend depuis la frontière algéro-tunisienne à l'est, jusqu'à l'embouchure de l'oued Mafragh, 0 km à l'ouest. Ce système dunaire s'étend en réalité encore plus à l'ouest, jusqu'à l'embouchure de l'oued Seybouse, à l'entrée de la ville d'Annaba. La largeur de ce système dunaire est de 7 à 8 km et atteint, à son maximum, 120 m d'altitude (MARRE, 1987).

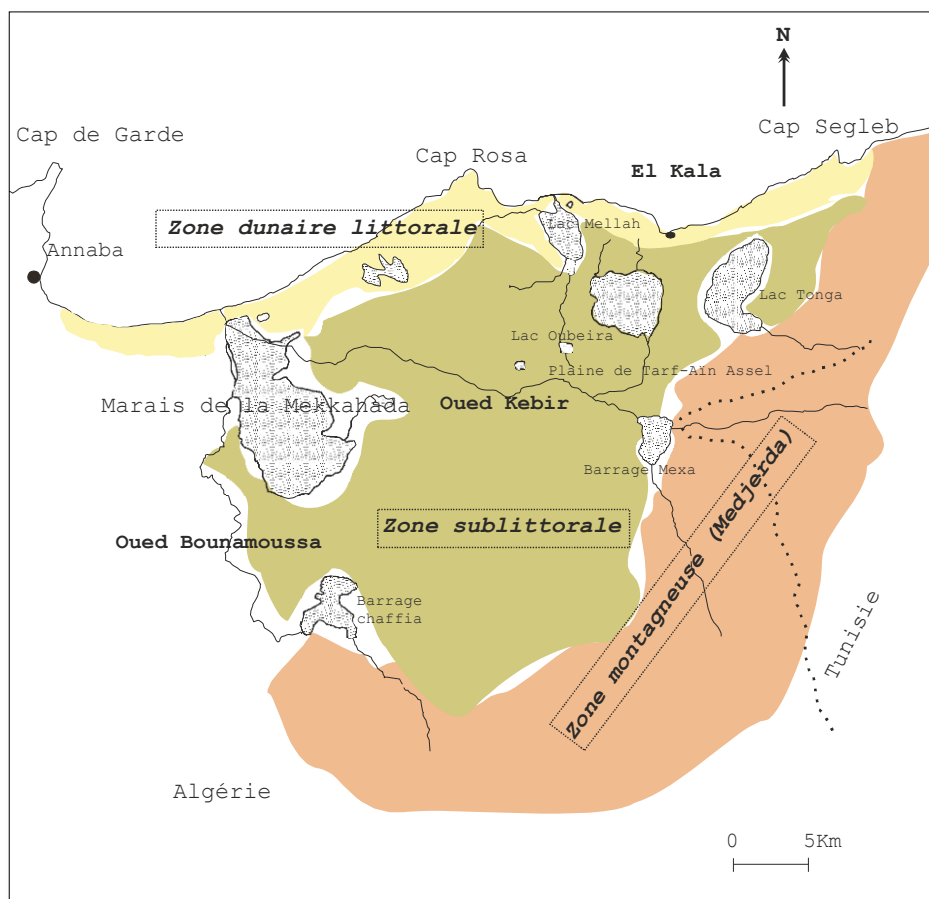


Figure 3 : Unités éco-géographiques de la zone d'étude (d'après BENYACOUB et al., 1998, modifié)

Le couvert végétal présente deux faciès dominants : un faciès à dominante de pin maritime (*Pinus pinaster*) et un faciès à dominante de chêne Kermès (*Quercus coccifera*). Celui-ci forme une cocciferaie pure, atteignant 3 à 4 m de hauteur (Photo 1a), ou se trouve associé aux genévriers (*Juniperus oxycedrus* et *J.phoenicea*) (Photo 1d). Les zones dégradées (notamment à cause des incendies) présentent des faciès à Hélianthème (*Halimium halimifolium*) et palmier nain (*Chamaerops humilis*).



*a. Maquis littoral pur à chêne Kermès
(Environs de la Messida)*



*b. Oued Mafragh
(Massif de l'Edough en arrière-plan)*



c. Dune vive de la Messida



*d. Maquis dunaire à chêne Kermès, genévrier
et palmier nain aux environs d'El-Hneya*

Photos 1 : Faciès divers du cordon dunaire littoral de la région d'El Kala
(© R.BOULAHBAL)

1.1.3.2 La zone sub-littorale

Elle jouxte au sud le cordon dunaire littoral et s'achève aux piémonts de la Medjerda, environ 30 km au sud. Limitée à l'Est au Cap Segleb, elle se poursuit à l'ouest jusqu'à la plaine d'Annaba, sur une distance de 60 km. Cette zone se présente comme un ensemble très hétérogène, composé de divers habitats (voir Photos 2), on peut y noter :

- a. Des collines gréseuses de faible altitude (maximum 300 m au Djebel Koursi). C'est le domaine du chêne liège. Celui-ci constitue la principale essence forestière de la forêt sempervirente méditerranéenne dans la région. Occupant une superficie de plus de 30

% du territoire du parc national (BENYACOUB & CHABI, 2000), ces milieux forestiers étaient autrefois plus étendus. Les subéraies mûres de type climacique sont actuellement réduites à l'état de tâches, dont une des plus caractéristiques est représentée par la forêt de Boumerchen, située sur la rive nord du lac Oubeira et occupant à peine une quarantaine d'hectares. En effet, divers facteurs de dégradation (incendies, coupes, pâturage, démasclage, etc.) freinent l'évolution naturelle des forêts de chêne-liège vers les stades de maturité et les maintiennent en état de maquis arborés (OUELMOUHOUB & BENHOUBOU, 2000). Ces formations présentent alors un sous-bois dense, vulnérable au feu. Actuellement, elles représentent le faciès dominant des subéraies de la région (Photos 2).

Par ailleurs, un phénomène d'enrésinement (remplacement du chêne-liège par le pin maritime, plus compétitif, est observé dans plusieurs points de la région et présage, à moyen terme, de la perte de superficies importantes de la subéraie.



a. Maquis de Mendériès



b. Vue sur la vallée de Oued Bouaroug

Photos 2 : Formations sublittorales de chêne liège dans la région d'étude
(© R.BOULAHBAL)

- b. Des dépressions alluvionnaires occupées par des étangs et marais qui forment un des plus importants complexes de zones humides de méditerranée occidentale, dit complexe d'El Kala (Photos 3). Sa diversité ornithologique, notamment en espèces migratrices (canards, oies, hérons, limicoles, etc.) a été à l'origine de la création du parc national d'El Kala en 1983, classé en réserve de la biosphère par l'UNESCO (DEBELAIR, 1991). Plusieurs zones humides, dont le lac Oubeira, le lac Tonga et le lac des oiseaux,

sont classés sites Ramsar pour les effectifs de canards qu'ils accueillent en hiver (DGF, 2001). Une autre zone humide, le lac Mellah, représente par ailleurs un milieu lagunaire rare en Afrique du Nord, et constitue une frayère pour de nombreux poissons marins qui y trouvent des conditions de séjour à l'abri des prédateurs.



a. *Vue en direction nord-est*



b. *vue en direction Nord-ouest*

Photos 3 : Rive sud du Marais de la Mekkhada
(© R.BOULAHBAL)

- c. Des forêts marécageuses représentées par des massifs naturels d'aulne glutineux (aulnaies), purs, ou mélangés aux saules pédonculés, aux peupliers noirs et blanc, aux frênes et ormes champêtres (Photo 4). Ces formations, rares au niveau du bassin sud méditerranéen, présentent une haute valeur patrimoniale de par leur statut de véritables reliques naturelles, témoins des paléo-climats en Afrique du Nord. Elles constituent, en outre, des réservoirs de biodiversité importants, malheureusement en constante érosion suite aux dégradations anthropiques telles que le défrichage, la coupe illégale du bois et le pompage de l'eau (BELOUAHEM-ABED *et al.*, 2009) ; L'aulnaie *Righia*, plus grande aulnaie d'Afrique du Nord, de près de 400 ha, s'est vue très récemment traversée de part en part par des tranchées de près de 50 m largeur, ouvertes pour le passage de lignes à haute tension.



Photo 4 : Aulnaie (forêt marécageuse) de Ain Khiair
(© R.BOULAHBAL)

- d. Des cours d'eau, dont le plus important est l'oued Kebir-Est. Celui-ci, prenant sa source dans la Medjerda tunisienne, traverse la région en direction S.S.E-N.N.O sur une distance de 40 km environ, rejoint la plaine alluviale de la Mekkhada pour se déverser en mer par l'oued Mafragh.

L'oued Kebir est bordé sur une grande partie de son parcours par une ripisylve dominée par les peupliers, les frênes et les ormes, constituant un véritable corridor biologique (Photos 5) qui permet le passage et la circulation d'une zone à une autre pour nombre d'espèces. Il représente ainsi une des principales voies de remontée de l'anguille *Anguilla anguilla* vers ses lieux d'hivernage lacustres depuis la méditerranée. En outre, on y décèle des indices de présence de la loutre *Lutra lutra* le long du parcours de l'oued.

Pas moins de 30 espèces d'oiseaux y sont recensées (SAMET, 2010), constituant une communauté aux régimes divers, avec plus de 50% d'espèces insectivores, ce qui témoigne de la maturité de ces milieux. Des espèces phares du parc peuvent y être observées telles que le martin pêcheur, le loriot d'Europe, le pigeon ramier, le rollier d'Europe, etc.



Photos 5 : L'oued Kebir et sa ripisylve
(© A.SAMET)

1.1.3.3 La zone montagneuse

La zone montagneuse fait partie du massif de la Medjerda, partagé entre l'Algérie et la Tunisie. Ces reliefs, d'une altitude moyenne de 900 m, résultent de l'importante activité tectonique de la fin du tertiaire, qui a défini les grands traits de la topographie régionale (MARRE, 1987). Elle est marquée par un pendage important (80% de pentes fortes à très fortes) et culmine à 1202 m au *Djebel Ghorra*. L'importante pluviométrie (de 1000 à 1500 mm/an) y favorise le développement d'importants massifs forestiers. La subéraie se développe jusqu'à une altitude moyenne de 600 m, avec un sous bois dominé par la bruyère, la cytise, l'arbousier et la phyllaie. Des subéraies mûres s'observent encore plus en altitude, autour de 800 m, où les arbres ont une hauteur de 12 à 15 m.

La subéraie est relayée jusqu'aux sommets par des forêts caducifoliées de chêne zeen (*Quercus faginea*) (Photo 6), formations de type tempéré, aux arbres dépassant souvent 20 m de hauteur. Cette zone est caractérisée par un enneigement plus ou moins régulier en hiver, mais de courte durée.



Photo 6 : Forêt de chêne zeen
(© R.BOULAHBAL)

1.2 ELEMENTS DE CLIMATOLOGIE

La région d'étude est sous l'influence d'un climat méditerranéen, à fort contraste saisonnier, caractérisé par une saison douce et pluvieuse entre les mois d'octobre et avril et une saison chaude et sèche entre juin et septembre. L'Automne et le printemps y sont d'assez courtes durées et sont marqués souvent par des changements brutaux du climat tels que des vagues de chaleurs dues aux siroccos, suivies par des orages violents.

1.2.1 Température

La température annuelle moyenne est de l'ordre de 18°C, avec une moyenne minimale en hiver de 9-10°C et une moyenne maximale estivale de 30°C (Figure 4). Elle atteint rarement 0°C en hiver du fait d'une importante humidité relative de l'air qui agit en tampon. Les mois les plus froids sont janvier et février au cours desquels la température peut atteindre les 3 ou 4°C au cours de la nuit. Il gèle rarement. En été, on enregistre des températures approchant les 40°C au cours des mois de juillet et août, parfois accentuées par les siroccos et les incendies.

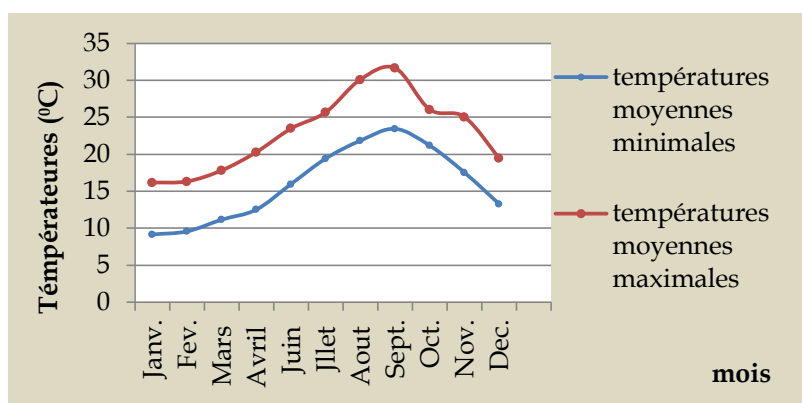


Figure 4 : Températures moyennes minimales et maximales dans la région d'El Kala (Période 1996 - 2007). Source : station météorologique d'El Kala

1.2.2 Pluviosité

C'est une des régions les plus pluvieuses de la frange littorale maghrébine, recevant en plaine entre 700 mm et 900 mm annuels (Figure 5). Les pluies proviennent des perturbations cycloniques qui se forment dans l'Atlantique ouest et nord-ouest, traversant la méditerranée occidentale et finissant par arroser le littoral et la façade nord de l'Atlas tellien, qui absorbent la part la plus importante de pluie. La partie orientale du Tell bénéficie, de plus, des pluies générées en méditerranée par les perturbations naissant dans le périmètre golfe de Gênes-Corse-Sardaigne (BENYACOUB, 1993).

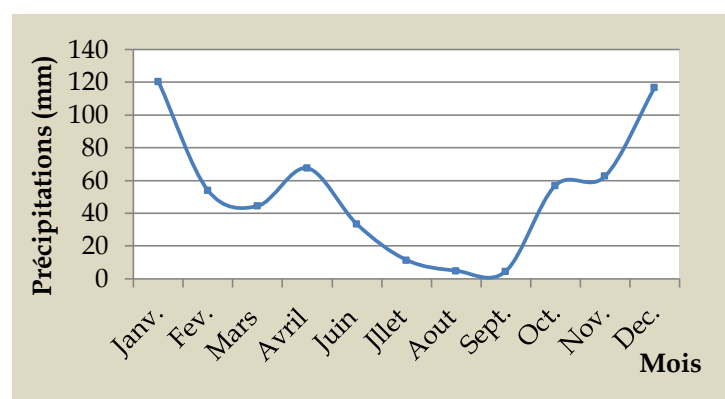


Figure 5 : Précipitations mensuelles moyennes dans la région d'El Kala (Période 1996 - 2007). Source : station météorologique d'El Kala

En altitude, la pluviométrie est plus importante, atteignant 1200 mm/an en moyenne. Le régime des pluies est cependant très variable et les moyennes mensuelles peuvent osciller fortement. Les pluies ont un caractère nettement orageux, particulièrement en fin d'été et au cours de l'automne, favorisant une forte érosion. Celle-ci est apparente en de nombreux endroits où le couvert végétal est raréfié à cause d'incendies répétés ou de défrichage, montrant des ravinelements plus ou moins profonds du sol ainsi que l'affleurement de la roche mère sur les sommets des collines gréseuses.

L'enneigement est irrégulier, ayant lieu au-delà de 600 m d'altitude, exceptionnellement moins, entre décembre et février. Les épisodes neigeux sont de courtes durées et la neige finit par fondre en quelques jours seulement.

1.2.3 Vents

Durant l'hiver, les vents dominants soufflent du nord-ouest, modérés à forts, donnant à certains endroits très exposés, une physionomie caractéristique de *port en drapeau* à la végétation. Cette direction est également observée dans l'alignement général des crêtes dunaires, ce qui témoigne de la régularité des vents au cours des temps historiques.

En été, on assiste à des vents d'est, faibles à modérés. On enregistre en cette saison un net déficit hydrique. Ce déficit, accentué certains jours par la présence de siroccos, favorise l'apparition d'incendies. Ces différents éléments associés éprouvent la végétation et font de l'été la saison de ralentissement ou d'arrêt des activités biologiques dans le sud méditerranéen.

1.2.4 Humidité

La région d'étude est connue pour être une des plus humides d'Afrique du Nord. Sa situation littorale, mais aussi l'existence de nombreuses zones humides, ainsi que de nouveaux barrages, entraînent une importante évaporation due à un ensoleillement intense. L'humidité relative de l'air varie ainsi entre 60% et plus de 80% au cours de l'année (Fi-

gure 6), particulièrement ressentie en hiver et au printemps, période au cours de laquelle les brouillards matinaux sont fréquents et les rosées matinales quasi quotidiennes.

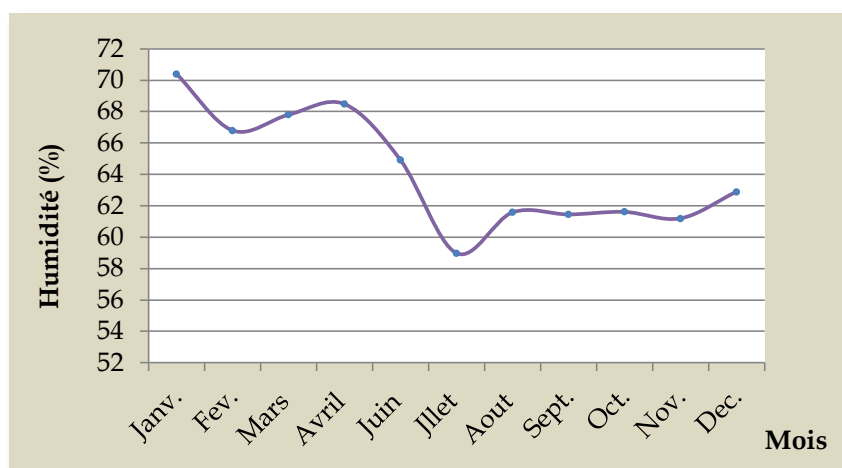


Figure 6 : Humidités relatives de l'air (%) dans la région d'El Kala (Période 1996 - 2007). Source : station météorologique d'El Kala

2. METHODOLOGIE GENERALE

2.1 Modèle biologique : La mésange bleue (*Cyanistes caeruleus ultramarinus* Bonaparte, 1841 ; *Paridae* : *Aves*) (synonyme : *Parus caeruleus*).

La mésange bleue constitue un modèle de choix dans l'étude des populations de passereaux dans divers contextes écologiques (BLONDEL *et al.*, 1993). Sa large distribution dans le paléarctique occidental, depuis la Scandinavie aux îles canaries au sud et de l'atlantique à l'Oural à l'est (PERRINS, 1979) (Figure 7), a drainé des données provenant de diverses régions de l'aire de répartition, et a permis des investigations sur la phylogénie des différentes sous espèces (KVIST *et al.*, 2004) ainsi que l'analyse de l'évolution des traits d'histoire de vie en fonction de la latitude et des divers facteurs écologiques associés (FARGALLO, 2004). En Afrique du Nord, la mésange bleue occupe toute la frange littorale et s'étend jusqu'aux premières oasis sahariennes où elle présenterait un caractère localement migrateur.

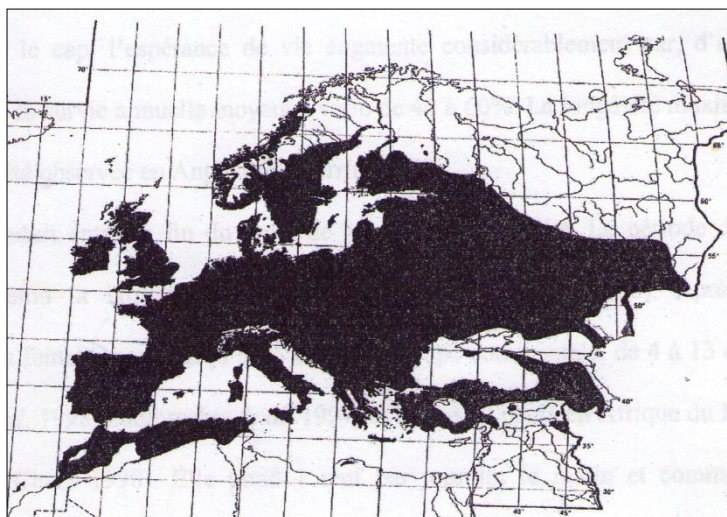


Figure 7 : Aire de répartition de la mésange bleue *Cyanistes caeruleus* dans le paléarctique occidental (CRAMP et PERRINS, 1993)

Elle est représentée par la sous-espèce *ultramarinus*, observée du Maroc jusqu'en Tunisie, caractérisée morphologiquement par une calotte noire, un manteau bleu-gris foncé, et un bec plus court que celui de la sous espèce européenne *P.c.caeruleus* (Photos 7). On reconnaît neuf sous espèces occupant l'aire de répartition (HARRAP & QUINN, 1996, in KVIST *et al.*, 2004), dont la classification est en cours de remaniement.

Il est actuellement proposé une seule espèce, *Cyanistes teneriffae* pour l'ensemble des îles Canaries et de l'Afrique du Nord, jusqu'en Tunisie.

La mésange bleue est un passereau de petite taille pesant 10 à 11 g pour 11,5 cm d'envergure. Son *preferendum* demeure les habitats forestiers, caducifoliés, mixtes ou sempervirents mais on la rencontre également dans les parcs et les jardins à l'intérieur des agglomérations urbaines, dès qu'il y a présence d'arbres.

La densité des populations dépend de la nature de l'habitat. Habituellement, les densités sont plus importantes dans les milieux caducifoliés. On relève de 14 à 30 couples dans les formations caducifoliées d'Europe (BLONDEL, 1985). Dans la région d'étude, les plus fortes densités s'élèvent à 11 couples/10 ha dans les forêts caducifoliées de chêne *zeen*, à partir de 800 m d'altitude (BENYACOUB, 1993). Les plus faibles sont notées dans les maquis bas pour une raison évidente de quasi-absence d'arbres dans ce type de milieu.

La densité y est de 0,59 couples/10 ha (BENYACOUB, *op.cit*). Les formations de chêne-liège de basse altitude de 0 à 100 m, représentant notre terrain d'étude, présente une densité de population s'élevant à 7 couples/10 ha (BENYACOUB, *op.cit*).



a. *C.c. ultramarinus* (Afrique du Nord)
© R.BOULAHBAL



b. *C.c. caeruleus* (Europe)
© Y.THONNERIEUX



c. *C.c. teneriffae* (îles Canaries)
© F.LEVIEZ



d. *C.c. ogliastrae* (Corse, Sardaigne, sud ibérique)

Photos 7 : Sous-espèces de mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*)

Son régime alimentaire est essentiellement insectivore. Les graines et les fruits constituent néanmoins une part non négligeable dans le régime hivernal lorsque les insectes se raréfient. Au printemps, les chenilles défoliatrices des chênes, hautement nutritives, deviennent leur proie principale et constituent l'essentiel de l'alimentation des poussins (BOUSLAMA, 2003, SAKRAOUI 2000, ZEMMOULI 1995). La synchronisation entre l'initiation de la ponte et l'abondance maximale de nourriture pour l'élevage des poussins reste fondamentale pour le succès reproductif des mésanges (DIAS, 1994) et la survie des futurs reproducteurs.

La mésange bleue est une espèce cavicole secondaire, nichant dans les cavités naturelles des arbres, ou les cavités creusées par d'autres espèces telles que les pics. Sa période de reproduction débute au mois de Mars et s'étale jusqu'à la mi-juillet pour les couples les plus tardifs. La *date de ponte* se montre étroitement liée à la latitude dans l'aire de répartition, présentant un gradient sud-nord, les populations vivant dans les latitudes nordiques se reproduisant plus tard que celles vivant dans les régions sud de cette aire.

La *taille de ponte* tend à diminuer vers les parties périphériques de l'aire de répartition et semble maximale vers les parties centrales, traduisant une étroite adaptation des populations aux conditions écologiques locales (FARGALLO, 2004). Le succès reproductif reste tributaire de la quantité de ressources disponibles dans le milieu ainsi que des niveaux de prédation ou de parasitisme.

2.2 SITE D'ETUDE

Il s'agit de la forêt domaniale de *Brabtia*, représentant le secteur de gestion Ouest du parc national d'El Kala. Il est situé à huit kilomètres du littoral vers le sud et à une dizaine de kilomètres à l'ouest de la ville d'El Kala (Figure 8).

Le site d'étude correspond à plusieurs stations dont trois sont situées dans la zone de *Brabtia* proprement dite, longeant la vallée de Oued Bouaroug et une quatrième station, située dans la subéraie de Boumerchen, en amont de la rive nord du lac Oubeira (figure 8). Les premières ont vu le dernier passage du feu en 2000, alors que la subéraie de Boumerchen fut épargnée des incendies depuis près d'une cinquantaine d'années, jusqu'en 2008 où une partie du site a brûlé.



Figure 8 : Localisation du site d'étude dans le parc national d'El Kala
(D'après BENYACOUB et al., 1998)
NB : les cercles verts correspondent aux stations d'implantation des nichoirs

La subéraie de Brabtia est un maquis arboré à sous-bois dense. Le chêne-liège y forme une strate arborée à 30% de recouvrement et une hauteur moyenne de 7 m. La hauteur du sous-bois varie de 50 cm à 2 m avec une densité moyenne de 60%.

Les variations du relief créent cependant des zones de densité importante, atteignant près de 90% de recouvrement au sol, au voisinage des cours d'eau lorsque la pente devient faible et que le sol s'épaissit. C'est à ces endroits que la végétation est la plus haute.



Photo 8 : Vallée de l'oued Bouaroug
(Partie du site d'étude en premier plan)
© R.BOULAHBAL

La végétation, dominée par des essences thermophiles, appartient à l'étage mésoméditerranéen tel que défini par OZENDA (1975). L'espèce dominante est le chêne-liège, souvent associé au lentisque, définissant le groupement à *Quercus suber* et *Pistacia lentiscus* (TOUBAL, 1986). Seize espèces d'arbustes et une quarantaine d'espèces herbacées composent le cortège floristique (TLILI, 2003). Le peuplement arbustif est dominé par le lentisque (*Pistacia lentiscus*), le genêt (*Calycotome villosa*), la bruyère arborescente (*Erica arborea*) et la phyllaie (*Phyllirea media*). Les passages du feu favorisent l'important développement du genêt (*Calycotome villosa*) et du ciste à feuilles de sauge (*Cistus salvifolius*) qui rendent les déplacements difficiles à l'intérieur des maquis.

La forêt de Boumerchen (faisant partie également de la forêt domaniale de Brabtia), se situe sur la rive nord du lac Oubeira. Celui-ci couvre environ 40 ha et présente une formation de chêne-liège de type climacique, où le sous-bois présente une hauteur moyenne de 2 m et un recouvrement au sol de 50%. Nous avons sélectionné ce site dans l'objectif de comparer les données recueillies entre une subéraie perturbée par l'incendie et celle-ci, nettement plus mûre. Une première analyse des données n'ayant pas montré de différences entre les deux milieux, les données recueillies dans les deux sites ont été fusionnées en un seul bloc.

La diversité floristique des formations de chênes liège est potentiellement plus importante, comme l'atteste une banque de graines composées d'au moins une centaine d'espèces d'annuelles (IBOUKASSENE, 2008) que l'on peut recenser particulièrement les premières années après les passages du feu. En outre, la dynamique de la succession du chêne-liège après incendie abordée par OUELMOUHOUB & BENHOUHOU (2007), a montré que les facteurs combinés de l'incendie et du pâturage freinent de manière significative l'évolution des subéraies vers un état climacique. Par ailleurs, ces auteurs montrent que les fortes pressions de pâturage observées localement inscrivent ces formations dans une dynamique régressive.



a. Subéraie de Boumerchen



b. Subéraie de Menderiès



c. versant sud-est de la subéraie



d. Subéraie de Menderiès

Photos 9 : Vues partielles du site d'étude (forêt domaniale de Brabtia)
(© R.BOULAHBAL)

2.3 DISPOSITIF D'ÉCHANTILLONNAGE : LES NICHOIRS

2.3.1 Description et Emplacement

Les nichoirs sont des boîtes en bois, utilisés par les ornithologues comme des cavités artificielles de nidification pour les oiseaux cavicoles. Les plus courants, dans l'étude des passereaux de cette catégorie, sont construits à l'aide de planchettes de bois de 2 cm d'épaisseur. Le nichoir a une profondeur de 20 cm, muni à l'avant d'un trou d'envol de 26 mm de diamètre (Photos 10). Ce diamètre permet d'exclure les autres oiseaux cavicoles tels que la mésange charbonnière et favorise l'occupation par les mésanges bleues. Le haut du nichoir est muni d'un couvercle crocheté permettant d'observer l'état des nids construits à l'intérieur. Ils sont installés sur site avant le début des activités reproductives, fin février-début mars, lorsque les mâles commencent à chanter (phase de cantonnement). Ils sont accrochés à 3 m de hauteur sur le tronc des arbres et placés à 50 m de distance en moyenne les uns des autres. L'orientation du trou d'envol est notée et la position géographique est relevée à l'aide d'un GPS, permettant ultérieurement une visualisation cartographique de leur répartition (Figure 9).



Photos 10 : Nichoir accroché au tronc d'un chêne et ponte de cinq œufs
(© R.BOULAHBAL)

La densité des nichoirs ainsi obtenue est de 6/10 ha. L'ensemble des nichoirs n'est pas installé dans une même zone mais éclaté en plusieurs lots d'une vingtaine d'unités, couvrant une superficie approximative de 80 ha. Cette répartition est conditionnée par la topographie du terrain et la difficulté d'accès et de déplacement dans certaines parties du

site d'étude. Nous avons veillé à répartir les nichoirs dans des zones homogènes en couverture arborée. Le tableau 1 indique le nombre de nichoirs installés sur les cinq saisons d'étude, portant le total à 372 nichoirs.

A chaque fin de saison, ils sont désinstallés, nettoyés et remplacés la saison suivante pour la plupart dans les mêmes emplacements. A partir de 2005, les nichoirs ont été laissés sur place jusqu'à la saison suivante où ils ont été nettoyés avant le début de la saison de reproduction.

Tableau 1 : Nombre de nichoirs installés annuellement

2003	2004	2005	2006	2007	total
30	61	111	114	56	372

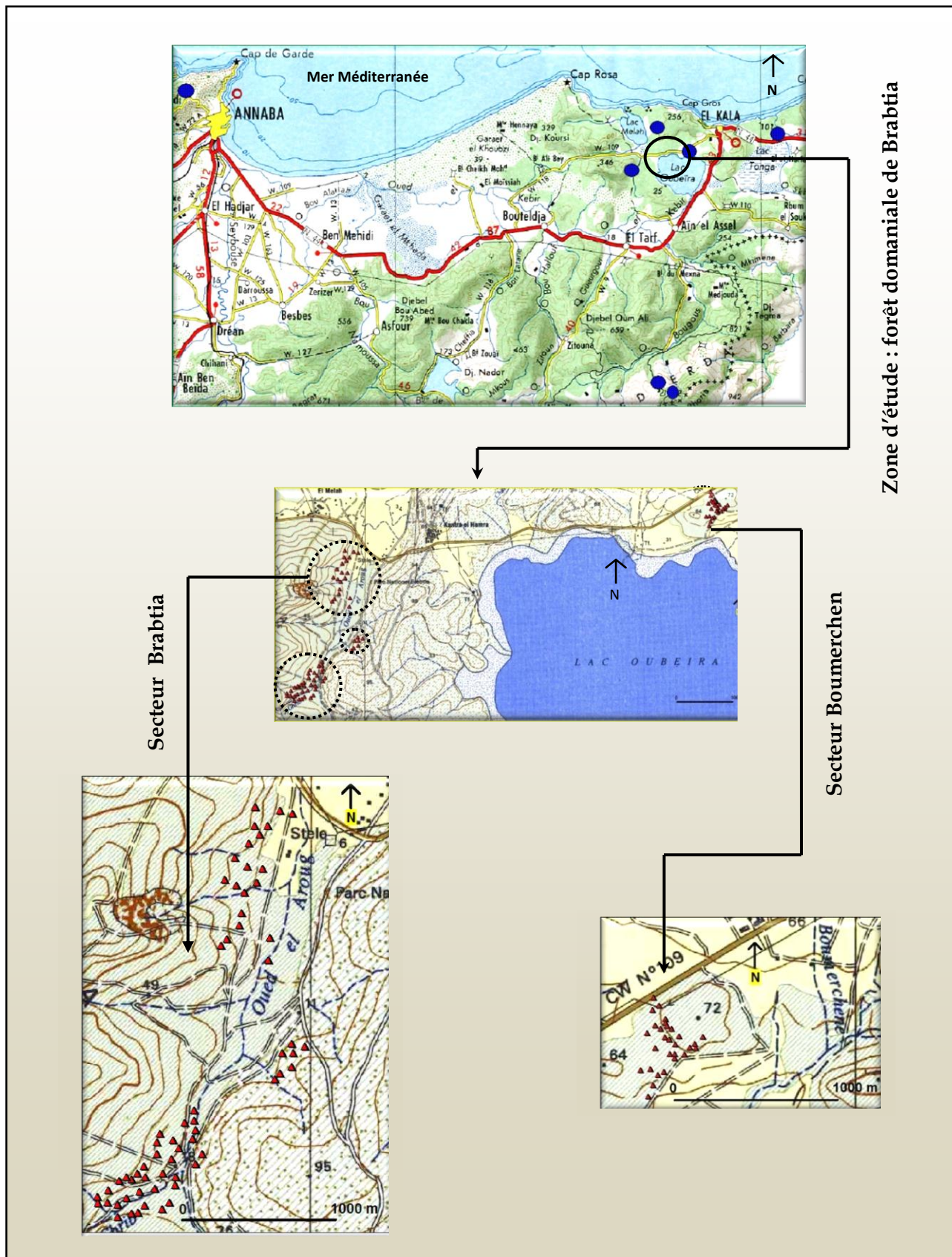


Figure 9 : Carte d'implantation des nichoirs dans la zone d'étude

2.3.2 Occupation des niohirs

La visite des niohirs est entamée une quinzaine de jours après leur installation, à raison d'une visite par semaine (DUNN, 1977). Divers stades de construction des nids y sont observés (Tableau 2). On considère qu'un niohir est *occupé* lorsqu'il y a présence *au moins* d'un œuf. Par conséquent, les niohirs dans lesquels on relève des nids sans œufs sont considérés comme inoccupés. En effet, les occupations provisoires sont relativement fréquentes. Il semble que certaines femelles débutent la construction d'un nid pour l'abandonner par la suite et en construire un nouveau dans un autre niohir, localisé dans le même secteur.

Tableau 2 : Etapes de la construction des nids chez la mésange bleue

STADES	CARACTERISTIQUES
01	Moins de 10 brindilles de mousses
02	Plus de 10 brindilles
03	Plus de 10 brindilles arrangées, mais le fond du niohir est visible.
04	Construction de la coupe
05	Coupe terminée sauf le revêtement intérieur.
06	Nid prêt pour la ponte
07	1 œuf dans le nid

Les niohirs occupés sont ainsi visités depuis la construction des nids jusqu'à l'envol des poussins, les visites s'étalant depuis la mi-mars jusqu'à la mi-juin, période d'envol des poussins les plus tardifs.

Par ailleurs, une fois les œufs éclos, l'âge des poussins est noté. Une échelle établie par les chercheurs du C.E.F.E/C.N.R.S de Montpellier nous a permis de déterminer l'âge des poussins en nous basant sur les modifications du plumage depuis l'éclosion jusqu'à l'envol (Tableau 3).

Tableau 3 : Détermination de l'âge chez les poussins de mésange bleue

AGES	CRITERES DE DETERMINATION
ECLOSION	Toupet de duvet gris sur la tête, commissures du bec jaunes, gosier rouge orangé, poussins nus rouges, aveugles, silencieux.
1 jour	Poussins jaunissant, pépient faiblement
2 jours	Faible taches ponctuelles noirâtres médianes sur le dos (fourreaux des plumes de couverture)
3 jours	Les fourreaux des rémiges pointent de 1mm environ sur les ailes.
4 jours	Bondes dorsales des fourreaux noires, bien marquées.
5 jours	Les fourreaux des rémiges font 5 mm, ceux des rectrices pointent au croupion.
6 jours	Deux lignes latérales jaunes apparaissent sur le ventre, les yeux commencent à s'entrouvrir.
7 et 8 jours	Fourreaux des rémiges de 10 mm, des plumes sortent de la tête, les yeux sont au $\frac{3}{4}$ ouverts.
9 jours	Duvet sur presque tout le corps, les rémiges sortent de leurs fourreaux de 5 mm, la tête est bien emplumée.
10 jours	Ventre emplumé sauf une bande large de 5 mm au centre, yeux grands ouverts, rémiges de 8 mm, rectrices de 4 mm.
11 jours	Raie ventrale sans plumes de 2 mm, rémiges de 12 mm, rectrices de 6 mm.
12 jours	Raie ventrale bien emplumée, rémiges de 12 mm, rectrices de 6 mm.
13 jours	Croupion, haut de cuisse et flancs encore garnis de duvet.
14 et 15 jours	Commencent à voleter.
16-18 jours	Les poussins peuvent voler et se percher à un arbre.

2.4 PARAMETRES REPRODUCTIFS

Chaque saison, on calcule le *taux d'occupation* des nichoirs : c'est le nombre de nichoirs occupés par des couples de mésanges rapporté au nombre de nichoirs installés sur le site. Parallèlement, nous relevons les paramètres reproductifs ou traits d'histoire de vie

pour chaque nid. Pour chaque paramètre, une moyenne sera calculée pour l'ensemble des nids. On calcule ainsi :

- **La date de ponte** : date à laquelle le premier œuf est pondu. On retiendra pour l'échantillon la *première date de ponte* (ponte du premier œuf du couple le plus précoce) qui donne une indication sur la précocité des pontes au cours de chaque saison et la *date de ponte moyenne* (moyenne des dates de pontes).
- **La période de ponte** : période qui s'étale entre la date de ponte la plus précoce et la date de ponte la plus tardive de l'échantillon.
- **La taille ou grandeur de ponte** : c'est le nombre d'œufs pondus par femelle. La femelle pond un œuf par jour et débute l'incubation en général avant l'achèvement de la ponte. La taille de ponte moyenne est la moyenne des tailles de ponte de l'échantillon.
- **Le succès à l'éclosion** : c'est le rapport du nombre d'œufs éclos au nombre d'œufs pondus par nid.
- **Le succès à l'envol** : rapport du nombre de poussins envolés au nombre d'œufs éclos par nid.
- **Le succès reproductif** : rapport du nombre de poussins envolés au nombre d'œufs pondus par nid. Ces trois derniers paramètres sont exprimés en pourcentage. Des valeurs moyennes sont calculées pour chacun d'eux.

2.5 PREDATION SUR LES NIDS NATURELS

2.5.1 Indices de Prédation

Le constat de la prédation sur un nid se base sur l'observation de plusieurs modalités de destruction totale ou partielle des nids de mésange à l'intérieur des nichoirs. Certains travaux ont utilisé des caméras de surveillance installées à l'intérieur des nichoirs et nous ont été utiles dans l'identification des prédateurs (SMALL, 2005 ; BURKE *et al.*, 2004). Les relevés d'indices nous ont permis dans un premier temps de caractériser et de décrire des « modèles » de prédation, qui nous permettront, par la suite, de dresser une typologie de la prédation. Ces indices sont les suivants (MARTIN & JORON, 2003 ; MAJOR, 1999 ; CHRISTMAN & DHONT, 1997 ; NOUR *et al.*, 1993) :

- disparition des œufs
- destruction des œufs dans le nid
- œufs consommés ou non
- disparition des poussins
- poussins blessés et morts au nid
- dérangement partiel de la structure du nid
- destruction totale du nid

2.5.2. Taux de prédation

Le taux de prédation correspond au pourcentage de nids détruits partiellement ou totalement. Il est calculé pour chaque saison de reproduction. On calcule par ailleurs :

- *le taux de prédation au stade œuf* (nombre de nids attaqués durant la phase de ponte-incubation),
- *le taux de prédation au stade poussin* (nombre de nids attaqués en phase d'élevage des poussins).

- le taux de prédation en début de saison de reproduction, correspondant à la phase de disponibilité maximale des ressources alimentaires, période fixée entre le 15 mars et le 30 avril,
- le taux de prédation en fin de saison de reproduction, correspondant au passage à la saison estivale et à la raréfaction des ressources trophiques pour les mésanges, période fixée entre le 1^{er} mai et le 15 juin.
- Ces différents taux de prédation sont également calculés pour chaque prédateur.

2.5.3 Chevauchement de niches

En outre, nous avons utilisé l'indice de chevauchement de niche de Pianka afin de déceler l'existence de compétition entre les prédateurs pour les ressources (œufs et poussins). Cet indice est calculé pour deux prédateurs en utilisant leurs taux de prédateurs respectifs au stade œuf et au stade poussin.

Il est donné par la relation suivante : $O_{jk} = \sum P_{ij} P_{ik} / \sum P_{ij}^2 \sum P_{ik}^2$, où P est le pourcentage de l'item proie *i* (œuf ou poussin) dans le régime des espèces *j* et *k* (PIANKA, 1973, in CARVALHO & GOMES, 2001).

2.5.4 Taux de survie de Mayfield

La durée d'observation des nids au cours d'un travail de terrain ne rend pas forcément compte de toutes les pertes occasionnées lorsque les visites sont trop espacées. En effet, il arrive souvent que des nids soient trouvés à des stades d'incubation très avancés, sans qu'il ne soit possible de savoir s'il y a eu des pertes éventuelles. A l'opposé, des nids tardifs sont trouvés à des stades précoces de la ponte sans qu'il ne soit possible de les suivre ultérieurement pour des impératifs de temps imparti à l'étude. Dans le premier cas, les nids avancés sont pris tels quels, conduisant à une surestimation du succès reproductif. Dans le deuxième cas, les nids sont simplement écartés du corps de données, conduisant à amenuiser la taille des échantillons et à la perte d'informations. Mayfield (1975) considère qu'en plus des effectifs (nombre d'œufs, de poussins, d'individus ou de nids), il faut prendre en considération la durée totale d'observation des nids, et avance le concept de

Jours-nids, qui est la durée totale d'exposition de l'ensemble des nids de l'échantillon aux différentes sources de mortalité. Cette durée est calculée de la manière suivante :

On considère un échantillon de 25 nids de mésange bleue, dont on veut calculer la probabilité de survie pendant la période d'incubation. Chaque nid est observé trois fois au cours de cette phase de la reproduction. Le nombre de *jours-nids* pour cet échantillon sera : $25 \times 3 = 75$ jours-nids. si, dans cet échantillon, 14 nids sont perdus en cours d'incubation, le taux de mortalité sera égal à $14 / 75 = 0.186$ par jour-nid et la survie journalière égale à $1 - 0.186 = 0.813$ par jour-nid. La probabilité de survie d'un nid au cours de la phase d'incubation sera donc égale à sa probabilité de survie journalière multipliée par elle-même autant de fois que dure cette phase, soit 13 jours, c'est-à-dire $0.813^{13} = 0.068$.

2.6 PREDATION SUR LES NIDS ARTIFICIELS

2.6.1 Introduction

Les nids artificiels représentent une première approximation dans l'étude de la prédation au nid chez les oiseaux forestiers (MAJOR & KENDHAL, 1996). Ils ne peuvent constituer un reflet fidèle des nids naturels. Ils apportent cependant un ensemble d'indications très utiles dans l'identification des prédateurs susceptibles de pénétrer dans les nichoirs d'une part, et dans la description de leur mode d'action d'autre part.

La comparaison des taux de prédation spécifiques aux prédateurs sur les deux types de nids permet en outre de mieux appréhender le comportement des prédateurs et la nature des facteurs attractifs qui agissent sur eux dans la recherche des proies.

2.6.2 Constitution des nids

Les nids artificiels sont constitués de brindilles de bruyère arrangées en forme de coupe, dans laquelle on place des œufs en cire (Photo 11). Ces nids sont placés à l'intérieur des nichoirs restés inoccupés par les mésanges.



Photo 11 : Nid artificiel avec œufs en cire
(© R.BOULAHBAL)

Lorsque il était possible, des nids abandonnés ont été utilisés à la place de la bruyère (MEZQUIDA & MARONE, 2003, MARTIN, 1987). Les nids artificiels sont installés environ 15 jours après la pose des nichoirs, installation différée dans le but de maximiser les occupations naturelles par les mésanges. La figure 10 illustre la disposition réelle des nichoirs abritant des nids artificiels, telle qu'elle a été réalisée sur terrain, sur une partie du site d'étude (illustration réalisée à partir de fichiers *Mapsource*). Les nids artificiels sont alors visités en même temps que les nids de mésange.

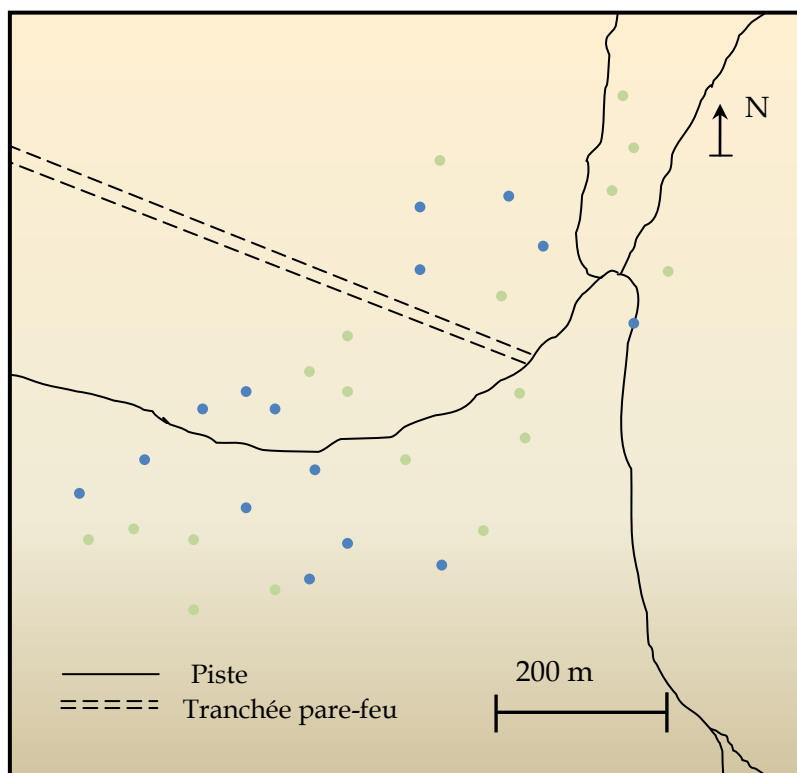


Figure 10 : Répartition des nichoirs contenant des nids naturels (en vert) et des nids artificiels (en bleu) sur une partie du site d'étude (Lieu-dit Mendériès)

2.6.3 Indices de prédation sur nids artificiels

Ils permettent également d'identifier des modèles de prédation basés sur les indices observés, à savoir :

- traces de morsures ou de griffures laissées sur les œufs en cire
- disparition totale ou partielle des œufs
- destruction de la structure du nid

2.7 EXPERIMENTATIONS

Parallèlement aux relevés des cas de prédatons, nous avons réalisés quelques expérimentations dans le but de tester l'effet de certains facteurs, supposés avoir une influence sur la prédation : le nombre d'œufs, la présence d'odeur, la visibilité des nichoirs.

2.7.1 Nombre d'œufs et présence d'appât dans les nids artificiels.

Dans cette expérimentation, nous avons varié le nombre d'œufs en cire dans les nids artificiels. Le plan expérimental installé au cours de la saison 2006 est présenté dans la figure 11. Il combine trois tailles de pontes (1, 3 et 7 œufs en cire) avec la présence ou non d'un appât, constitué de morceaux de viande de volaille, fixés sur la face interne du couvercle du nichoir (Photo 12).



Photo 12 : Nichoir appâté contenant 7 œufs
(Noter l'appât accroché sur la face interne du couvercle du nichoir) (© R.BOULAHBAL)

Le dispositif a été mis en place pendant un mois. Cette expérimentation est inspirée de MARTIN (1993) que nous avons complétée par l'utilisation d'appâts. Les appâts ont été renouvelés chaque fois qu'il était nécessaire suite à leur consommation par les fourmis ou à leur dessèchement.

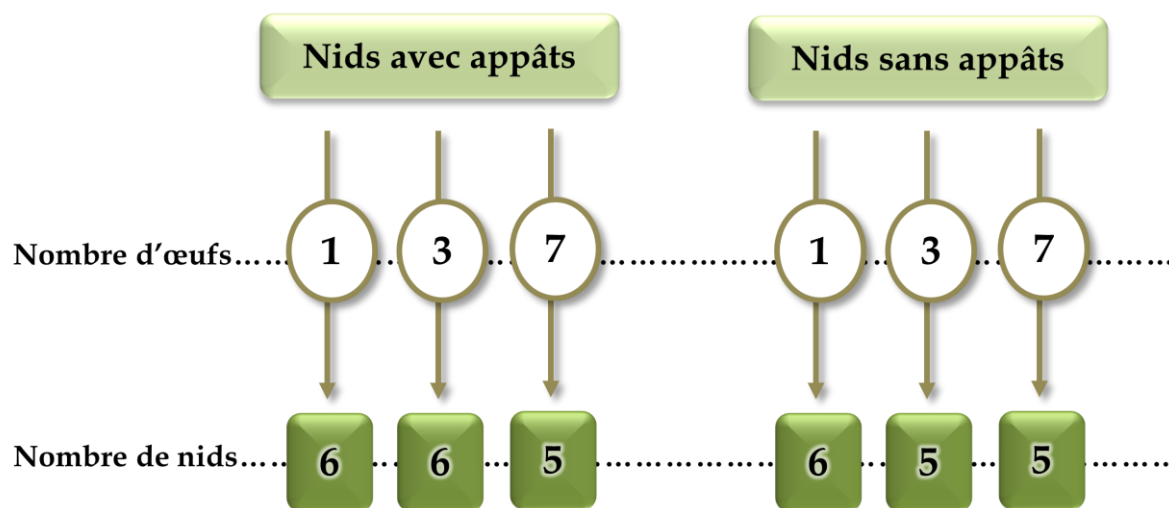


Figure 11 : Plan expérimental

2.7.2 L'appât dans les nids naturels

Cette deuxième expérience concerne uniquement les nids naturels, dans lesquels nous avons procédé à la mise en place d'appâts dans un lot comptant 37 nids. Un deuxième lot, pris comme témoin, sans appât, comptait 36 nids. L'objectif de cette expérience étant de vérifier si la présence d'un appât odorant pouvait affecter le taux de prédation.

2.7.3 Visibilité des nichoirs.

Suivant MARTIN & JORON (2003) ET WEIDINGER (2002), nous avons testé l'effet de la visibilité des nichoirs sur la prédation. L'expérimentation a été réalisée en 2005 et a concernée 41 nichoirs localisés dans un même secteur. Nous avons défini une échelle de visibilité des nichoirs de 0 à 5 (0 : entièrement visible ; 5 : totalement invisible). Les cotes de visibilité sont relevées à 5 m du nichoir en parcourant un quart de cercle autour du trou d'envol du

nichoir (Figure 12). Les cotes de visibilité ont été rassemblées en deux catégories : de 0 à 2 (nids visibles) et de 3 à 5 (nids peu ou non visibles).

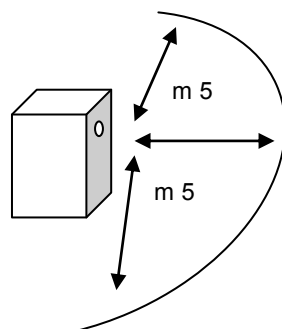


Figure 12 : Distance de relevé des côtes de visibilité des nidoirs

2.8. MATRICE DE DONNEES

Nous avons constitué un bloc de données réunissant nos propres résultats, recueillis entre 2003 et 2007, auxquels nous avons joint des données supplémentaires, que nous avons appelé *données historiques*, qui ont été aimablement mis à notre disposition par plusieurs chercheurs de l'université d'Annaba, dont les travaux ont eu pour modèle biologique la mésange bleue (Tableau 4).

Tableau 4 : Références des données historiques

Source bibliographique	Terrain d'étude
BOUSLAMA, 2003	Subéraies Brabtia (PNEK)
BRAHMIA, à paraître	Subéraie Brabtia (PNEK)
CHABI, 1998	zeenaies (1200 m) d'El Ghorra (Massif de la Medjerda) ; subéraies de Seraïdi (500 m) (Massif de l'Edough)
LAZLI, 2003	Subéraie Brabtia (PNEK)
MELLOUH, 2003	Zeenaie d'El Ghorra (Massif de la Medjerda) (PNEK)
SAKRAOUI, 2000	Subéraie Brabtia (PNEK)
ZEMMOULI, 1995	Subéraie Brabia (PNEK)
ZIANE, 1993	Aulnaie Tonga (PNEK)

Ayant tous utilisé des nichoirs identiques aux nôtres, et pour certains, dans les mêmes habitats, il s'avérait intéressant de pouvoir agrandir le corps de données afin d'augmenter la fiabilité des analyses et la puissance des tests statistiques utilisés. Nous nous sommes astreints dans un premier temps à identifier et à extraire toutes les données relatives à la prédation dans chaque étude consultée et les joindre par la suite à notre propre matrice. La présentation des données est illustrée dans le Tableau 5.

Tableau 5 : Présentation des données dans une matrice Excel

IDF	N	DP	TP	ECL	TYP	MP	MA	PO	PP
93A01	A4	22/04/93	5	0	a	5	0	5	0
93A02	A9	16/04/93	5	4	0	0	0	0	0
93A03	A11	11/05/93	5	5	0	0	0	0	0
93A04	A27	16/04/93	5	4	0	0	0	0	0
93A05	A28	14/04/93	6	6	c	6	0	0	6

IDF Identification du nichoir
 ID Numéro du nichoir
 DP Date de ponte
 TP Taille de ponte
 ECL Nombre d'œufs éclos

TYP Type de prédateurs
 MP Mortalité due à la prédation
 MA Autre cause de mortalité
 PO Prédation sur œufs
 PP Prédation sur poussins

Cet ensemble de données provient des subéraies de plaine de la forêt domaniale de Brab-tia, des subéraies d'altitude de Seraïdi (Massif de l'Edough surplombant la ville d'Annaba), des forêts caducifoliées de chêne zeen du Djebel Ghorra et, enfin, de l'aulnaie du lac Tonga, nous permettant de procéder à une approche par type d'habitat.

2.9. ANALYSE DES DONNEES

Les moyennes calculées pour divers paramètres ont été présentées avec leur intervalle de confiance, plutôt que l'écart-type. Il est calculé à un seuil de 95% et il est défini comme étant l'intervalle de valeur de la variable aléatoire dans lequel la moyenne vraie (moyenne de la population) est probablement présente.

Nous avons, de plus, utilisé le logiciel R de traitements statistiques dans l'analyse des données, notamment en utilisant différents test statistiques :

- Test du χ^2 de Pearson dans la comparaison des proportions (ex : comparaison des taux de prédation en début et en fin de saison de reproduction)
- Test exact de Fisher, variante du test χ^2 , utilisé lorsque certains effectifs sont inférieurs à 5.
- Test de Student dans la comparaison de moyennes observées.
- Analyse de la variance à deux critères.

RESULTATS & INTERPRETATIONS

La diversité des résultats nous a conduits à fractionner ce chapitre en plusieurs parties pour plus de clarté. La première partie analyse les traits reproductifs ou traits d'histoire de vie de la population échantillonnée de mésange bleue. Cette analyse est effectuée à l'échelle spatiale, selon les habitats et la région, et à l'échelle temporelle, selon les années.

La deuxième partie décrit les modèles de prédation observés sur le terrain. Sur la base des indices observés et des données de la littérature, nous tenterons une identification des prédateurs, responsables des modèles d'attaques observés.

La troisième partie traite des modalités de la prédation à différents niveaux :

- Selon les années, particulièrement pour les subéraies de plaine pour lesquelles les données disponibles s'étalent sur plusieurs années.
- Selon les phases de déroulement du processus de la reproduction : construction des nids, ponte et incubation des œufs, élevage des poussins.
- Au cours de la saison de reproduction, sachant que les environnements sud-méditerranéens deviennent vite contraignants à l'arrivée des chaleurs estivales.
- Selon la nature de l'habitat impliqué, sachant que les habitats caducifoliés mettent à disposition des mésanges une quantité de ressources plus importante que dans les habitats sempervirents.

Une quatrième partie aborde l'effet de la prédation sur les traits d'histoire de vie, à savoir sur la date et la grandeur de ponte, ainsi que sur le succès reproductif.

CHAPITRE 1. ANALYSE DE LA REPRODUCTION

1.1 TAUX D'OCCUPATION DES NICHOURS

Le taux d'occupation est le pourcentage de niochirs occupés par les mésanges par rapport au nombre de niochirs posés sur site au cours d'une saison. On considère qu'un niochir est occupé lorsqu'au moins un œuf y a été pondu.

En moyenne, 53,54% (IC95% = 50,31 - 56,75 ; n = 5 années) des niochirs installés sont occupés chaque saison par des couples de mésanges, avec une variation non significative entre les années ($X^2 = 6.3356$, ddl = 4, p = 0.17 NS).

L'orientation du trou d'envol montre un effet sur l'occupation des niochirs ; Ceux orientés à l'est sont plus fréquemment occupés que ceux orientés vers les autres directions géographiques ($X^2 = 4,64$, ddl = 2, p = 0,03*). En effet, cette direction confèrerait une moindre exposition aux vents d'ouest, qui se lèvent en milieu de journée, suffisamment forts pour déséquilibrer les niochirs. Elle éviterait aussi une exposition trop importante au soleil ce qui pourrait augmenter la température interne des niochirs à un niveau néfaste pour les poussins.

Le maximum d'occupation a été observé en 2004, saison durant laquelle plus de 67% des niochirs ont été occupés (Tableau 6). La densité moyenne d'occupation s'élève à 5,3 couples/10 ha. Cette densité se montre inférieure à celle précédemment mesurée par BENYACOUB (1993), de 7 couples/10 ha, dans les habitats similaires, en utilisant la méthode des IPA (Indices ponctuels d'abondance).

Tableau 6 : Taux d'occupation des niochirs

Années	2003	2004	2005	2006	2007
Taux d'occupation (%)	46,66	67,21	51,35	49,12	55,35
n : effectif de niochirs posés	(n = 30)	(n = 61)	(n = 111)	(n = 114)	(n = 56)

1.2 TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

Nous présentons au tableau 7 les paramètres reproductifs des échantillons de populations provenant des divers habitats de la région. Ces paramètres seront analysés selon trois critères : l'année, l'altitude et l'habitat. Nous procéderons par la suite à une synthèse.

L'analyse temporelle concernera uniquement les données relatives aux subéraies de plaine, vue la disponibilité de données étalées sur une séquence de 12 années, entre 1991 et 2007.

Selon l'altitude, l'analyse portera sur deux niveaux altitudinaux : les sites de plaine, situés à environ 30 m d'altitude, et les sites de montagnes, situés à 500 m (Seraïdi) et 900 m d'altitude (El Ghorra).

Enfin, le critère habitat portera sur la nature caducifoliée ou sempervirente de la formation ; on distinguera, d'une part, les formations caducifoliées de plaine (aulnaies) et d'altitude (zennaies) et, d'autre part, les formations sempervirentes de plaine et d'altitude, représentées par les subéraies.

1.2.1 Date et période de ponte

Sur le plan régional, les pontes de mésange s'étalent entre la fin mars et la fin mai, allongeant la période de ponte sur trois mois. Nous relevons une date de ponte moyenne (tous habitats et années confondus) située au 17 avril (IC95% = 15 - 19 avril ; n = 405). La date la plus précoce se situe au 23 mars et la plus tardive au 31 mai.

Tableau 7 : Paramètres reproductifs de la mésange bleue

<i>Année</i>	<i>n</i>	<i>DP1</i>	<i>DPm</i>	<i>PP</i>	<i>TPm</i>	<i>S.ecl</i>	<i>S.env</i>	<i>S.rep</i>
<i>Milieus sempervirents de plaine (subéraie de la forêt domaniale de Brabtia)</i>								
1991	10	02 avril	14 avril	33	5.80	0.74	0.57	0.42
1992	15	24 mars	13 avril	44	6.53	0.75	0.86	0.65
1993	10	31 mars	17 avril	32	6.40	0.76	0.87	0.69
1997	18	05 avril	17 avril	45	6.94	0.48	0.72	0.36
1999	16	-	-	-	6.37	1.00	0.70	0.70
2001	12	23 mars	11 avril	49	6.67	0.60	0.70	0.45
2002	19	27 mars	11 avril	54	6.56	0.66	0.69	0.47
2003	11	01 avril	09 avril	19	7.45	0.81	0.59	0.58
2004	41	25 mars	09 avril	45	6.90	0.83	0.69	0.62
2005	57	03 avril	18 avril	50	6.59	0.72	0.64	0.59
2006	58	31 mars	10 avril	49	6.45	0.72	0.54	0.51
2007	31	06 avril	20 avril	40	6.29	0.29	0.27	0.21
<i>Milieus d'altitude (G : Ghorra, El Kala 1000 m ; S : Seraïdi, Annaba, 500 m)</i>								
1991G	46	04 avril	27 avril	55	6.48	0.88	0.91	0.81
1992G	25	26 avril	02 mai	21	6.72	0.78	0.89	0.70
1991S	10	22 avril	08 mai	40	6.00	0.77	0.75	0.63
1992S	21	02 avril	19 avril	45	5.95	0.73	0.83	0.59
<i>Milieus caducifoliés de plaine (Aulnaie Tonga, El Kala)</i>								
1992A	12	29 mars	14 avril	32	7.00	0.72	0.95	0.68
1993A	11	09 avril	18 avril	33	5.82	0.76	0.66	0.51

n : nombre de nids, *DP1* : première date de ponte ; *DPm* : date de ponte moyenne ; *PP* : période de ponte (jours) ; *TPm* : taille de ponte moyenne, *S.ecl* : succès à l'éclosion moyen ; *S.env* : succès à l'envol moyen ; *S.rep* : Succès reproductif moyen

1.2.1.1 Effet année

La disponibilité de données s'étalant sur 11 années (indisponibilité des données pour l'année 1999) en subéraie de plaine a permis d'illustrer la variation de la date de ponte moyenne au cours des années (Figure 13); on observe ainsi une fluctuation relativement importante de ce paramètre, variant entre le 09 avril et le 19 avril avec une différence très hautement significative ($t = 38.9715$, $df = 10$, $p\text{-value} = 2.955e-12$). La moyenne des dates

de pontes est située au 14 avril (IC95% = 12 - 15 avril, n = 302) dans les subéraies de plaine.

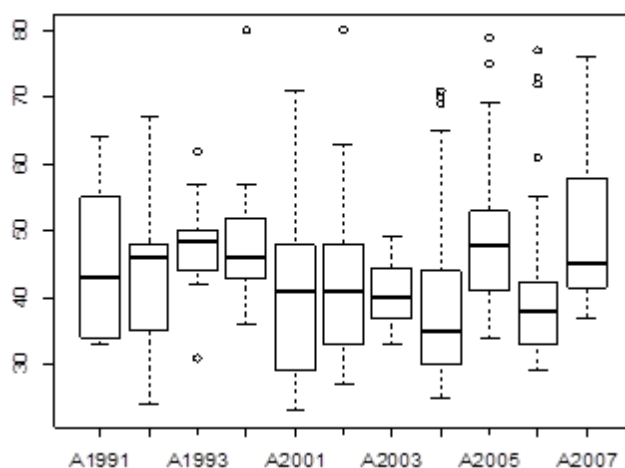


Figure 13 : Variation de la date de ponte moyenne dans les subéraies de plaine (Séquence 1991 - 2007)

1.2.1.2. Effet altitude

Dans les milieux d'altitude (El Ghorra, Seraïdi), la date de ponte moyenne, située au 27 avril (IC95% = 26 avril - 02 mai ; n = 102), est retardée de près de 15 jours par rapport à la date de ponte moyenne observée en plaine, située au 14 avril, la différence étant très hautement significative ($t = 9.6861$, $df = 155.026$, $p\text{-value} < 2.2e-16$).

Les périodes de ponte s'étalent entre le 23 mars et le 19 mai en plaine, avec une période moyenne de 43 jours (± 8 ; n = 13). En altitude, les dates extrêmes relevées se situent entre le 1^{er} avril et le 31 mai, avec une moyenne de 45 jours (± 9 ; n = 3). Les moyennes respectives ne sont pas statistiquement différentes ($t = -0.7914$, $df = 3.08$, $p\text{-value} = 0.4851$).

1.2.1.3 Effet Habitat

L'existence d'un effet altitudinal sur la date de ponte moyenne conduit à séparer les habitats des deux niveaux (Figure 14). De ce fait, les dates de pontes moyennes relevées dans les deux habitats de plaine (aulnaies : 16 avril et subéraies : 13 avril) ne présentent pas de différences ($t = -1.1456$, $df = 1.735$, $p\text{-value} = 0.3856$). Il ne se trouve pas de différence éga-

lement entre les dates de ponte moyennes des habitats d'altitude (subéraies : 25 avril et zennaies : 29 avril) ($t = -0.1018$, $df = 1.138$, $p\text{-value} = 0.9338$).

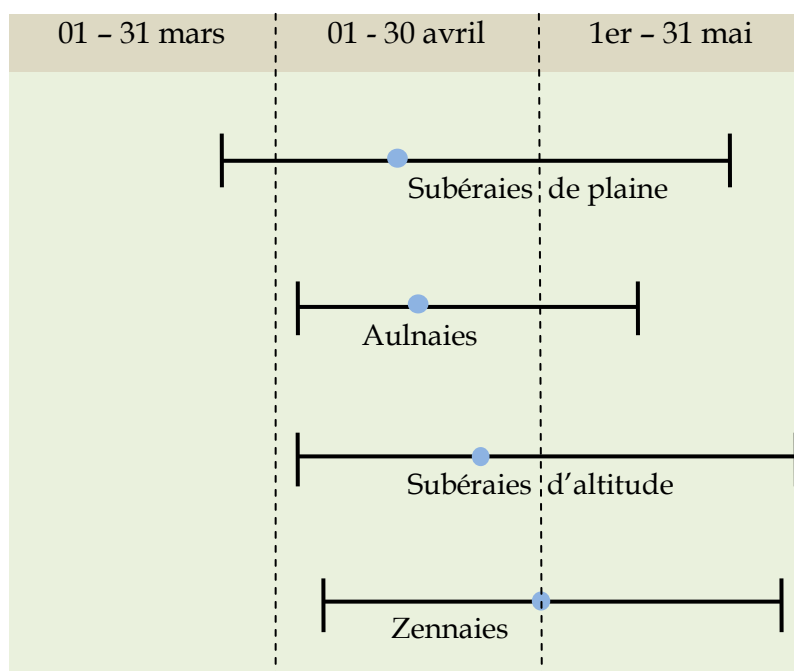


Figure 14 : Périodes de pontes et dates de pontes moyennes (cercles en bleu) dans les différents habitats

Les périodes de pontes, quant à elles, présentent une différence entre les habitats de plaine. Dans la subéraie, elle s'élève à 43 jours en moyenne ($\pm 10,46$ $n = 11$) contre 32 jours dans l'aulnaie ($\pm 0,7$, $n = 2$) ($t = 3.1999$, $df = 10.442$, $p\text{-value} = 0.009004$). A l'opposé, on n'observe pas de différence en altitude. Dans la subéraie, les pontes s'étalent sur 40 jours ($\pm 0,0$, $n = 2$) contre 38 jours dans la zennaies ($\pm 24,94$, $n = 2$) ($t = 0.1176$, $df = 1$, $p\text{-value} = 0.9254$) (Tableau 8).

Tableau 8 : Dates et période de ponte moyennes dans les différents habitats (années cumulées)

	Habitats de plaine		Habitats d'altitude	
	Subéraie	Aulnaie	Zennaie (1000 m)	Subéraie (500 m)
Effectif	279	23	71	31
Date de ponte moyenne	13 avril	16 avril	29 avril	25 avril
Ecart type (jours)	11,59	8,81	12,59	14,34
Période de ponte	23 mars - 19 mai	29 mars - 11 mai	04 avril - 28 mai	01 avril - 31 mai

1.2.2 Taille de ponte

La taille de ponte moyenne (moyenne des tailles de pontes par habitat, années confondues) s'élève à 6,52 (IC95% = 6,42 - 6,61, n = 421) variant de 4 à 12 œufs pondus. La taille de ponte la plus fréquemment observée est de 7 œufs (Figure 15).

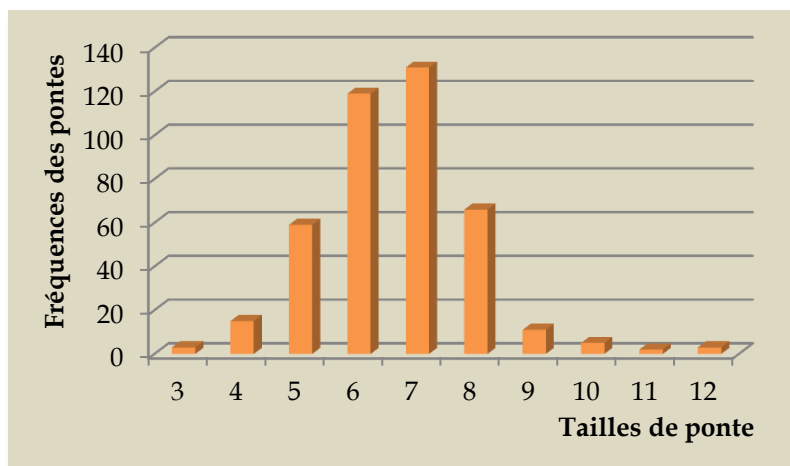


Figure 15 : Distribution de fréquences de la taille de ponte chez la mésange bleue (Années et sites cumulés)

1.2.2.1 Effet année

L'analyse globale ne montre pas de différence dans la taille de ponte moyenne selon les années ($t = 1,96$, $df = 12$, $p = 0,07$), analyse effectuée en subéraie de plaine vue la disponibilité de données sur plusieurs années. Les différences sont presque statistiquement significatives.

On peut, cependant, noter une baisse apparente de la taille de ponte moyenne entre 2003 et 2007 (Figure 16), séquence au cours de laquelle les mésanges produisent 1,16 œufs en moins, cette différence se montrant hautement significative ($t = 2,74$; $df = 194$; $p = 0,006^{**}$).

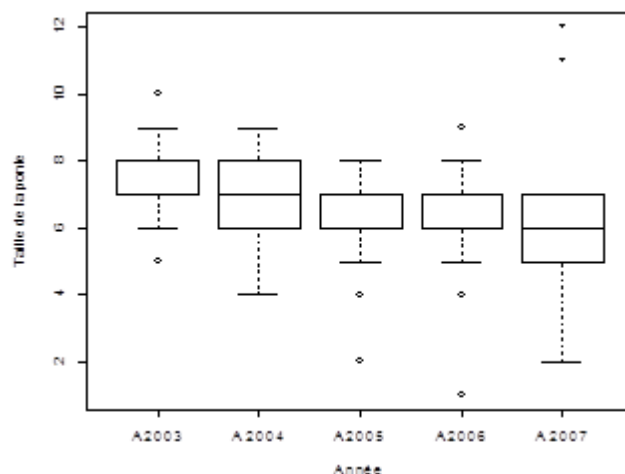


Figure 16 : Diminution de la taille de ponte dans les subéraies de plaine (2003 – 2007)

1.2.2.2 Effet altitude

Le niveau altitudinal ne semble pas influencer la taille de ponte de manière globale ($F = 2.54$, $df = 2$, $p = 0.079$). On peut noter qu'à une altitude moyenne, à 500 m, la taille de ponte est intermédiaire entre le niveau de plaine (30 m) et celui d'altitude maximale (1000 m) (Figure 17). La différence la plus proche de la signification réside entre les niveaux 30 m et 500 m ($p = 0,065$). Il n'apparaît pas de différences entre les niveaux 30 m et 1200 m ($p = 0,99$), ni entre les niveaux 500 m et 1000 m ($p = 0,13$), suggérant que la particularité de ce modèle pourrait être due à des spécificités d'habitat et non pas à la seule altitude.

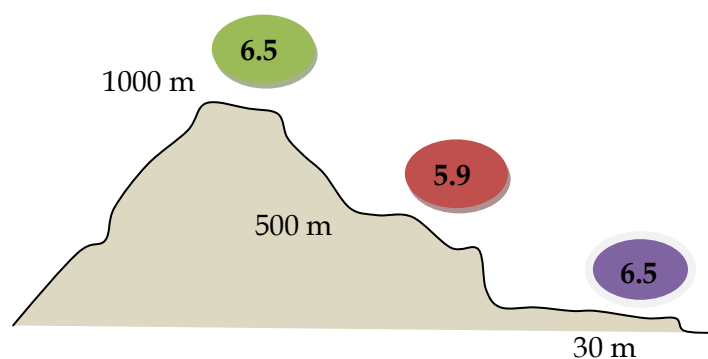


Figure 17 : Tailles de ponte moyennes(en cercle) à trois niveaux altitudinaux

1.2.2.3 Effet Habitat

Les tailles de pontes moyennes relevées dans les différents habitats sont présentées au tableau 9. L'analyse globale n'indique pas de différence dans les tailles de ponte moyennes ($F = 1.7681$, $df = 3$, $p = 0.1526$). Cependant, la comparaison des habitats deux à deux (avec une correction de Bonferroni, divisant le seuil de signification par autant de comparaisons effectuées, le seuil de signification passant de 0,05 à 0,008) révèle une seule différence significative, entre les subéraies de plaine et les subéraies d'altitude ($t = 2,98$, $df = 42$, $p = 0,0046^*$). La subéraie de moyenne altitude semble donc présenter une taille de ponte moyenne significativement inférieure à celle de la subéraie de plaine.

Tableau 9 : Tailles de pontes moyennes dans les différents habitats (années cumulées)

	Habitats de plaine		Habitats d'altitude	
	Subéraie	Aulnaie	Zennaie (1200 m)	Subéraie (500 m)
Effectif	294	23	71	31
Taille de ponte moyenne	6,60	6,43	6,56	5,97
Ecart type (effectif)	1,39 (n=295)	1,19 (n=23)	1,63 (n=71)	1,04 (n=31)
Mode	7	6	6	6

1.2.3 Succès de la reproduction

Le succès de la reproduction est le pourcentage de poussins envolés par rapport au nombre d'œufs pondus. Ce paramètre intègre le succès à l'éclosion (*pourcentage d'œufs éclos par rapport au nombre d'œufs pondus*) et le succès à l'envol (*pourcentage de poussins envolés par rapport au nombre d'œufs éclos*). Il est influencé par les différents facteurs de mortalité agissant aux différentes étapes de la reproduction, depuis la ponte jusqu'à l'envol des poussins. Le succès reproductif global (habitats et années confondus) a une valeur moyenne de 0,52 (IC95% = 0,48 - 0,55), ie 52% des œufs pondus dans un nid donnent des individus à l'envol.

1.2.3.1 Effet année

La figure 18 illustre l'évolution de ces trois paramètres sur une séquence d'années consécutives entre 2001 et 2007, dans les subéraies de plaine, séquence au cours de laquelle on peut noter leur diminution progressive entre 2004 et 2007, marquant l'avènement d'une mortalité de plus en plus importante. Cette diminution observée se montre très hautement significative ($F = 2,34$, $ddl = 1$, $P = 0.0004269$ ***)

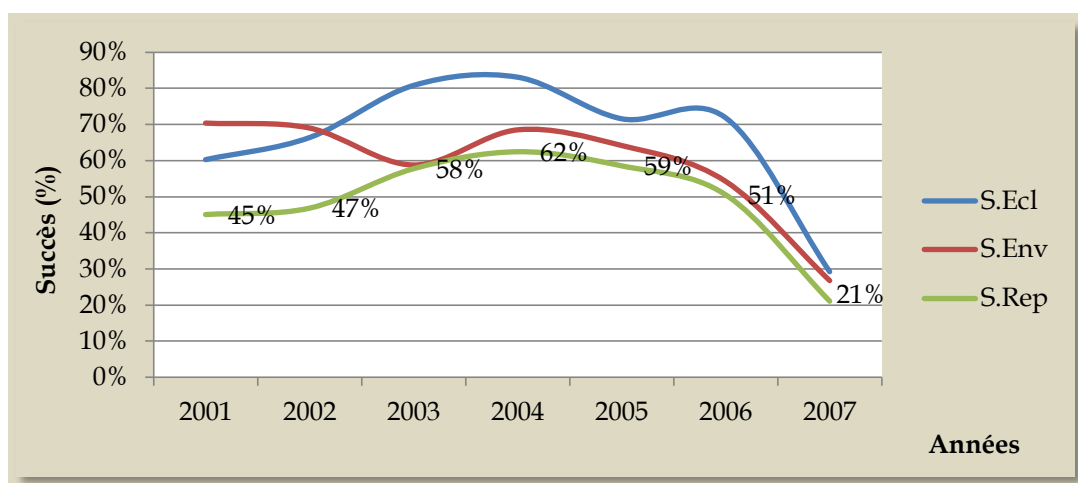


Figure 18 : Succès à l'éclosion, succès à l'envol et succès reproductifs moyens (Les valeurs affichées correspondent au succès reproductif)

1.2.3.2 Effet altitude

De manière globale, le succès reproductif moyen dans les milieux de plaine ($0,54$; $IC95\% = 0,49 - 0,58$; $n = 12$) est inférieur au succès reproductif observé en altitude ($0,73$; $IC95\% = 0,70 - 0,75$, $n = 4$), la différence étant significative ($t = -2.5405$, $df = 7.074$, $p\text{-value} = 0.0383$). Les populations de plaine accusent ainsi une plus forte mortalité (Figure 19).

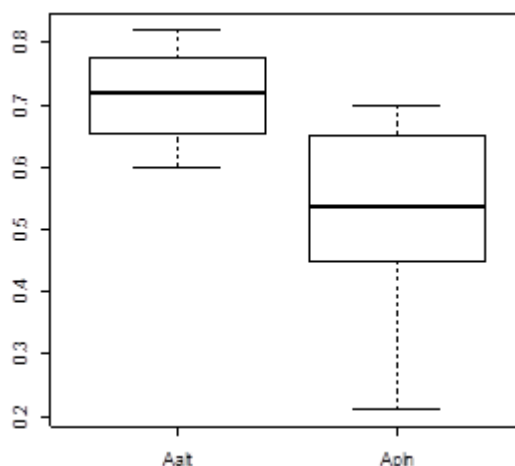


Figure 19 : Succès reproductifs moyens en altitude (Aalt) et en plaine (Apln)

1.2.3.3 Effet habitat

Cette mortalité semble être plus marquée dans les milieux sempervirents, les subéraies notamment, dont le succès reproductif moyen semble inférieur à celui relevé dans les milieux caducifoliés (Tableau 10 et Figure 20), mais la différence n'est pas significative ($t = -1.9976$, $df = 5.213$, $p\text{-value} = 0.09992$).

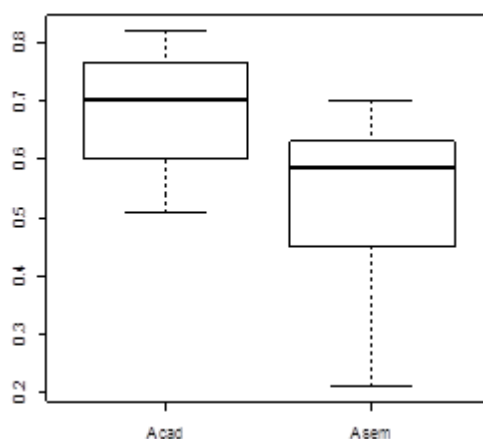


Figure 20 : Succès reproductifs moyens dans les habitats caducifoliés (Acad) et sempervirents (Asem)

En intégrant le paramètre *altitude*, il ressort que ce sont les milieux sempervirents de plaine (subéraies de plaine) qui présentent les plus faibles succès reproductifs. En effet, les valeurs respectives indiquent un succès reproductif moyen de $0,73 (\pm 0,34)$ dans les subé-

raies d'altitude contre 0,52 ($\pm 0,15$) dans les subéraies de plaines ($t_{\text{student}} = 3,38$; $P < 0,001^{**}$), indiquant une mortalité plus importante dans ces derniers milieux (Tableau 10). La diminution constante du succès reproductif entre 2004 et 2007 accentuerait cette tendance.

Tableau 10 : Succès reproductifs moyens dans les différents habitats

	Habitats de plaine		Habitats d'altitude	
	Subéraie	Aulnaie	Zennaie (1000 m)	Subéraie (500 m)
Effectif	100	23	71	31
Succès à l'éclosion	0,72 \pm 0,37	0,74 \pm 0,35	0,85 \pm 0,25	0,77 \pm 0,35
Succès à l'envol	0,74 \pm 0,36	0,83 \pm 0,36	0,91 \pm 0,23	0,81 \pm 0,32
Succès reproductif	0,53 \pm 0,41	0,60 \pm 0,41	0,78 \pm 0,31	0,61 \pm 0,37
moyennes	0,54 \pm 0,41		0,73 \pm 0,34	

1.3 SYNTHÈSE

1.3.1 Date de ponte

La large distribution de la mésange bleue dans le paléarctique occidental (CRAMP & PERINS, 1993) a pour corollaire une importante variabilité des traits d'histoire de vie de l'espèce (BLONDEL *et al.*, 1993). Un point central est que l'ajustement entre l'initiation de la reproduction et le pic de disponibilité alimentaire dans le milieu est fondamental pour la réussite de la reproduction et la maximisation de la fitness, l'enjeu étant de maximiser le nombre de jeunes à l'envol d'une part, dans une condition sanitaire qui leur garantisse les meilleures chances de survie et de reproductions futures, et la propre survie des parents, d'autre part (DIAS, 1994).

Dans l'aire de distribution de l'espèce, la date de ponte moyenne varie avec la latitude et l'altitude. L'augmentation saisonnière de la température moyenne et de la Photopériode est à l'origine du déclenchement de la cascade d'évènements physiologiques conduisant à l'activation ovarienne et la production des œufs par les femelles.

Dans le milieu, l'augmentation de la température au printemps initie, en parallèle, le débourrement des arbres (apparition des jeunes feuilles) et entraîne le déploiement d'une

faune associée d'arthropodes phytophages (VAN BALEN, 1973), au sein de laquelle les chenilles de Lépidoptères constituent l'essentiel de l'alimentation des poussins lors de leur croissance. Or, la quantité de ressources disponibles dépend de la nature de l'habitat (TREMBLAY *et al.*, 2003) ; En effet, les habitats caducifoliés, de par le renouvellement total de leur feuillage, mettent à disposition des mésanges une quantité significativement plus importante de ressources que les habitats sempervirents, qui renouvèlent seulement une partie de leur feuillage. Par ailleurs, la variation annuelle de la température moyenne au moment de la reproduction expliquerait les différences significatives observées dans les dates de ponte moyennes observées à l'échelle régionale, selon les années et l'altitude (*cf paragraphes 1.2.1.1 et 1.2.1.2*).

Ainsi, la synchronisation de l'élevage, particulièrement lorsque les poussins atteignent une dizaine de jours, avec le pic de disponibilité des chenilles dans le milieu est déterminant ; C'est la théorie de la « *food limitation hypothesis* » de LACK (1947).

La disponibilité de données provenant de régions diverses de l'aire de distribution de l'espèce a montré que la date de ponte (ainsi que la taille de ponte) varie avec la latitude dans une relation quadratique et non pas linéaire, associée à la notion d'habitats périphériques et centraux dans cette même aire (FARGALLO, 2004). En effet, les habitats situés vers la partie centrale sont considérés comme des habitats riches et optimaux, comparative-ment aux habitats périphériques qui présentent moins de ressources et sont considérés comme des habitats marginaux. Dans ces derniers, les mésanges ont tendance à produire moins d'œufs (GARCIA-DEL-REY *et al.*, 2007) afin de maximiser leur succès reproductif et ajustent leur date de ponte à la période la plus favorable en termes de quantité de ressources disponibles. Les derniers auteurs relèvent, par ailleurs, la date de ponte la plus précoce connue, située au 3 février, dans un système à *Phoenix/Tamarix* dans les îles Canaries.

Les populations d'Afrique du Nord évoluent notamment en marge sud de l'aire de distribution de l'espèce. Ainsi, à l'échelle régionale, nous observons une date de ponte moyenne située au 17 avril, avec un décalage significatif entre les habitats de plaine (14 avril) et les habitats situés en altitude (27 avril) (Tableau 8).

Les données synthétisées dans le tableau 11 révèlent qu'un gradient altitudinal affecte la date de ponte moyenne des populations de mésanges bleues nord africaines. Depuis la plaine (altitude de 30 m à El Kala) jusqu'aux plus hautes altitudes (1400 m au Djurdjura), la date de ponte moyenne recule progressivement du 16 avril au 10 mai (voir références au Tableau 11).

1.3.2 Taille de ponte

La taille de ponte moyenne, de 6,39 œufs, est une des plus faibles enregistrées dans l'aire de distribution de l'espèce (FARGALLO, 2004). Un cas extrême se trouve dans les îles Canaries où GARCIA-DEL-REY *et al.* (2007) relèvent une taille de pontes moyenne de 4 œufs ; La situation marginale de ces populations expliquerait ces faibles tailles de ponte dans le sens de la pauvreté relative des habitats concernés en ressources (formations sempervirentes), les mésanges se trouvant en situation de compromis entre la maximisation de leur succès reproductif et leur propre survie (DHONT, 2001).

Tableau 11 : Dates de pontes moyennes dans le nord algérien

Localité et Altitude	habitat	Date de ponte moyenne	Source	Moyenne des dates de pontes
El Kala 30 m	Semp	10 avril	Bousslama (2003)	10 avril
El Kala 30 m	Semp	06 avril	Ziane <i>et al.</i> (2006)	
El Kala 30 m	Semp	14 avril	Présent travail	
Annaba 500 m	Semp	14 avril	Chabi <i>et al.</i> (1995)	20 avril
Annaba 500 m	Semp	25 avril	Présent travail	
Séraïdi 1000 m	Caduc	03 mai	Chabi <i>et al.</i> (1995)	28 avril
Séraïdi 1000 m	Caduc	22 avril	Ziane <i>et al.</i> (2006)	
Séraïdi 1000 m	Caduc	29 avril	Présent travail	
Djurdjura 1400 m	Semp	09 mai	Moali et Isenmann (1990)	10 mai
Djurdjura 1400 m	Semp	10 mai	Moali et Isenmann (1990)	

Semp : sempervirent ; *Caduc* : caducifolié

Dans notre région d'étude, la taille de ponte moyenne n'a pas montré de variation entre les formations de plaine et celles d'altitude à 1000 m, comme ont également noté ZIANE *et al.* (2006) dans le même contexte. *A contrario*, on ne retrouve pas le modèle observé par

CHABI *et al.* (1995), spécifiant de plus grandes tailles de pontes dans les formations caducifoliées d'altitude, ainsi que LAMBRECHTS *et al.* (2004) dans les forêts caducifoliées en Corse. Néanmoins, la taille de ponte moyenne a montré une particularité relative aux formations de chêne-liège situées à 500 m d'altitude ; celle-ci présente une valeur significativement inférieure par rapport aux autres niveaux altitudinaux (30 m et 800-1000 m). Le calcul des tailles de ponte moyennes relatives à ces dernières formations a été effectué à partir d'échantillons relativement faibles (10 nids en 1991, 21 en 1992), ce qui limite, à notre sens, l'interprétation de cette observation.

Par ailleurs, un effet significatif a été noté sur une séquence d'années entre 2003 et 2007 dans les subéraies de plaine où le nombre d'œufs moyen produit a diminué de 7,45 œufs à 6,29, révélant probablement un ajustement phénotypique de la taille de ponte. Cette observation sera plus largement discutée dans les prochains chapitres.

1.3.3 Succès reproductif

A l'opposé, le succès reproductif moyen, de 52%, est influencé de manière significative par l'altitude et la nature de l'habitat. Il est plus élevé en altitude et, à un même niveau altitudinal, plus important dans les habitats caducifoliés, qui offrent des ressources quantitativement plus importantes pour le nourrissage des jeunes (TREMBLAY *et al.*, 2003, LAMBRECHTS *et al.*, 2004). Un effet année a été, en outre, noté entre 2004 et 2007, toujours dans les subéraies de plaine, marquant une diminution significative du succès reproductif moyen, passant de 62% à 21%.

CHAPITRE 2. IDENTIFICATION ET MODE OPERATOIRE DES PREDATEURS

2.1 LES MODELES DE PREDATION

L'observation, sur plusieurs années, des différents cas de prédation a permis de constater que la mésange bleue était soumise à plusieurs modalités d'attaque et de destruction du nid et de consommation des œufs et des pulli. Ces modalités ont permis de décrire six modèles de prédation, désignés *a*, *b*, *c*, *d*, *e* et *f* (Photos 13).

- Le modèle « *a* » correspond à la disparition des œufs avec une structure du nid retrouvée intacte.

- Le modèle « *b* » correspond à la destruction des œufs dans le nid, avec présence de fragments de coquilles et un dérangement partiel de la structure du nid.

- Le modèle « *c* » correspond au retournement du nid avec déstructuration totale. Lorsque ce modèle est observé sur une nichée, les poussins qui n'ont pas été prélevés (phénomène peu fréquent) sont retrouvés morts au fond du nichoir, portant parfois des blessures. Dans le cas des couvées, les œufs sont tous retrouvés au fond du nichoir, certains d'entre eux brisés par la manipulation brutale du nid. Dans certains cas, de nombreuses plumes d'adultes sont également retrouvées, indiquant la prédation d'un adulte.

- Le modèle « *d* » correspond à la disparition des œufs ou des poussins (au moins deux), avec dérangement partiel ou non de la structure du nid. Le matériel de construction du nid est alors souvent retrouvé sorti par le trou d'envol du nichoir. Celui-ci est même parfois élargi.

- le modèle « *e* » correspond au grignotage partiel de la coquille des œufs. Ceux-ci sont alors retrouvés presque entièrement consommés de l'intérieur.

- le modèle « *f* » correspond à un cas de mortalité des pulli qui n'est pas du à une attaque apparente par un prédateur au nid. Elle est plus vraisemblablement due à la disparition des parents qui entraîne l'abandon des couvées ou la mort des poussins par inanition. Ce dernier modèle se caractérise par une incertitude quant à la cause de la mort des parents, qui peut être due soit à une prédation, soit à un accident quelconque (choc, brisure d'aile ou de patte, combat avec un compétiteur).



Modèle a : Disparition des œufs ; Le nid reste intact



Modèle b : Les œufs sont déplacés et consommés sur place



Modèle c : Nid retourné à l'intérieur du nichoir. Les œufs reposent sur le fond



Modèle d : matériel de construction sorti par le trou d'envol, les poussins ont disparu



Modèle e : la coque des œufs est grignotée et le contenu est consommé de l'intérieur

Photos 13 : Modèles de prédation observés sur les nids de mésange bleue (© R.BOULAHBAL)

2.2 LES PREDATEURS ET LEURS MODES D'ACTION

Les modèles de prédation observés correspondraient à l'action de plusieurs prédateurs. Leur identification est basée sur des données bibliographiques indiquant des modes d'action similaires, sur l'observation directe quand celle-ci était possible et sur la connaissance de la biologie des prédateurs potentiels existant sur le site (Reptiles, Mammifères, Oiseaux, Insectes). Dans le chapitre suivant, les modèles de prédatations seront directement désignés par les prédateurs correspondant.

Si certains indices sont aisément interprétables tels que le retournement total du nid, clairement attribué à la genette commune, ou les traces de dentition de rongeur ou de lézard sur les œufs en cire, d'autres indices peuvent prêter à confusion tels que la disparition sans trace d'un œuf ou d'un poussin (LARIVIERE, 1999 ; KNUTSON *et al.*, 2000). La vidéo-identification reste alors un des moyens les plus sûrs dans l'identification des prédateurs et la description de leurs modes d'actions (THOMPSON *et al.*, 1999 ; SMALL, 2005).

2.2.1 Les Reptiles

Ils seraient responsables de la disparition des œufs ou des poussins sans que la structure du nid ne soit dérangée (PÄRT & WRENTENBERG, 2002 ; CHRISTMAN & DHONT, 1997). Ils correspondent au *modèle a*.

Dans certains travaux, les serpents sont les principaux Reptiles à attaquer les nids (SMALL, 2005 ; WEATHERHEAD & BLOUIN-DEMERS, 2004 ; SORACE *et al.*, 2000). Des cas de prédation par la couleuvre de Montpellier ont été signalés dans le sud de la France (DIAS, com.pers). Parmi les espèces d'ophidiens recensées dans le milieu d'étude, on relève la couleuvre fer à cheval (*Coluber hippocrepis*), la couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspesulanus*), la couleuvre vipérine (*Natrix maura*) et la couleuvre à collier (*Natrix natrix*). Pour notre part, nous ne disposons d'aucune observation permettant de considérer les serpents comme des prédateurs des nids de mésanges, du moins au niveau des nichoirs, mais leur action n'est pas à écarter.

En revanche, le lézard ocellé *Timon pater* a été observé plusieurs fois sur le tronc des arbres et capturé par deux fois à l'intérieur d'un nichoir contenant des œufs artificiels (Photo 14). On a pu constater que des œufs de mésange placés à côté d'un spécimen capturé et placé dans une cage avaient été gobés ; Bien que son régime alimentaire soit essentiellement composé d'invertébrés (Coléoptères, Gastéropodes et Fourmis) (ROUAG *et al.*, 2006), il semble que le lézard ocellé recherche activement les œufs, source importante de protéines, dans les nids de mésanges. On peut penser en outre qu'une compétition entre le lézard ocellé et les serpents susceptibles d'attaquer les nids, agisse par exclusion de ces derniers pour une même ressource trophique.



Photo 14 : Lézard ocellé (*Timon pater*) capturé à l'intérieur d'un nichoir
(© R.BOULAHBAL)

Une autre espèce de lézard, la tarente (*Tarentola mauritanica*) a été plus souvent surprise au repos à l'intérieur ou au dos des nichoirs. Mais il n'est pas impossible que des sujets de grande taille puissent s'attaquer aux œufs. Dans l'état actuel des observations, il n'est pas possible de préciser la part respective des prédateurs pour chaque espèce.

2.2.2 Les Mammifères

2.2.2.1 Les Rongeurs

La destruction des œufs dans le nid, correspondant au *modèle b*, serait le fait des Rongeurs. Les Rongeurs attaquent de nuit et dérangent la structure du nid en surface, en laissant des fragments de coquille d'œufs (CHRISTMAN & DHONT, 1997, SORACE *et al.*, 2000). Trois es-

èces seraient susceptibles d'attaquer les nids : le surmulot (*Rattus norvegicus*), le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*) et la souris de Lataste (*Mus spretus*) (Photos 15). Nous avons enregistré un nombre faible d'attaques par les rongeurs. Ceci s'expliquerait par la taille du trou d'envol qui limiterait l'accès au nid aux individus adultes. La taille de l'orifice d'envol serait suffisante pour une souris de Lataste et un jeune rat, mais en aucun cas à un rat adulte. Le mulot sylvestre, connu pour être un bon grimpeur (WALANKIEWICZ, 2002), serait le candidat le plus probable. Sa forte abondance sur le site d'étude (MAOUCHE, 2010) indiquerait son rôle de prédateur principal parmi les Rongeurs.

Les petites espèces peuvent aussi utiliser les niohirs pour leur repos ou leur reproduction (ADAMIK & KRAL, 2008), comme on a pu observer avec la souris de Lataste. CHRISTMAN & DHONT (1997) et PÄRT & WRETENBERG (2002) estiment par ailleurs que la prédation par les Rongeurs pourrait être plus commune qu'on ne le croit, à cause des chevauchements possibles avec le mode d'action des Reptiles. Mais cette affirmation concerne surtout les oiseaux non cavicoles. Il est difficile dans l'état actuel de nos connaissances de la généraliser au cas des oiseaux cavicoles.



Souris de Lataste
Mus spretus
© S.BENYACOUB



Surmulot
Rattus norvegicus
© M. ANDERA



Mulot sylvestre
Apodemus sylvaticus
© L. HLASEK

Photos 15 : Rongeurs présents dans le site d'étude

2.2.2.2 Les Carnivores

Dans cette catégorie, on recense la genette commune, responsable de la destruction totale du nid, à laquelle on attribue le *modèle c*. Les mensurations de ses pattes antérieures, environ 15 cm de longueur sur 2 cm de largeur, lui permettraient d'atteindre facilement le nid à l'intérieur du niohir et de le détruire. Elle saisisrait les poussins grâce à ses griffes semi-

rétractables. De nombreuses fois, des plumes d'adultes sont retrouvées dans le nid, indiquant que l'attaque a eu lieu probablement de nuit, lorsque les parents sont présents à l'intérieur du nichoir. Des poils caractéristiques de cet animal, caractérisés par la succession de bandes sombres et claires, ont souvent été retrouvés accrochés à la façade des nichoirs ayant subi son attaque, ou carrément sur la paroi du trou d'envol. Cet indice permettrait de l'identifier sans ambiguïté (Photo 16). La genette laisserait ses poils lorsqu'elle fourragerait avec sa patte à l'intérieur du nichoir. Son rôle de prédateur attaquant des nichoirs est également rapporté par MORENO-RUEDA (2005) et DIAZ & CARRASCAL (2006).

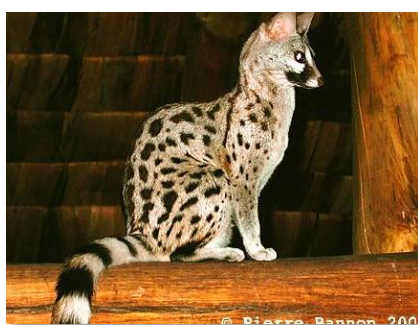


Photo 16 : *Genette commune* (*Genetta genetta* :Viverridae)
(© P.BANNON)

La genette attaquerait également les couvées à l'intérieur des nichoirs. Dans ce cas, la conformation de sa main ne lui permettrait pas de se saisir des œufs ; ceux-ci sont alors systématiquement retrouvés au fond du nichoir, sous le nid détruit par l'action de fouille en « aveugle » qu'effectue le prédateur. Il est probable que la genette agisse par mémoire visuelle, associant les nichoirs à l'existence d'une proie. L'attaque de quelques nichoirs où les poussins ont déjà pris leur envol ou même de nids en cours de construction conforte cette idée. L'odorat reste néanmoins le sens principal utilisé par les mammifères forestiers dans leur stratégie de chasse (LARIVIERE & CALZADA, 2001).

Ce viverridé aux mœurs nocturnes reste encore peu connu. Le jour, elle dort dans les arbres ou des terriers. Elle se délimite un territoire près d'un cours d'eau et admet difficilement les intrus ; seuls les territoires d'un mâle et d'une femelle peuvent se chevaucher (LUNDRIGAN & CONLEY, 2000). Elle emprunte toujours les mêmes chemins, ce sont ses sentiers de chasse. Elle se nourrit de petits Mammifères, d'Arthropodes, d'Oiseaux et même de végétaux. En Algérie, son régime alimentaire a montré une large prédominance du mu-

lot sylvestre *Apodemus sylvaticus* dans l'ouest algérien (MOSTFAÏ *et al.*, 2003) et dans la région du Djurdjura (HAMDINE *et al.*, 1993), suivi par les Arthropodes et les Oiseaux. Le mulot sylvestre domine également la composition de son régime alimentaire au Portugal (ROSALINO & SANTOS-REIS, 2002). Dans notre zone d'étude, BOUKHEROUFA (2005) et BOUKHEROUFA *et al.* (2009) ont montré la prédominance des Arthropodes et des Rongeurs dans le régime de la genette, suivis par les végétaux et les Oiseaux. D'après MOSTFAÏ *et al.* (2003), le mulot sylvestre serait remplacé par la souris de Lataste *Mus spretus* dans la composition du régime alimentaire de la genette dans la région d'El Tarf. L'abondance du mulot sur le terrain d'étude, cependant, laisse penser le contraire (MAOUCHE, 2010).

2.2.3 Les Oiseaux

Nous leur attribuons le *modèle d* correspondant à la disparition des œufs ou poussins avec dérangement partiel de la structure du nid. On observe, dans ce cas, que du matériel de construction est souvent sorti par le trou d'envol, sans dérangement important de la structure du nid. Ce cas de figure est attribué au pic épeiche *Dendrocopos major* (Photo 17). Cet oiseau est connu pour s'attaquer directement aux niochirs, n'hésitant pas à agrandir les trous d'envol pour consommer ses proies (Photo 18) (NILSSON, 1984 ; BANG & DAHLSTRÖM, 1999 ; MORENO-RUEDA, 2005 ; MAINWARING & HARTLEY, 2008). Il est aussi un des principaux prédateurs d'oiseaux nichant dans des cavités naturelles (mésanges, gobe-mouches) (WALANKIEWICZ, 2002). Une mémoire visuelle entrerait également en jeu, associant les niochirs à l'existence d'une proie ; En 2005, le pic épeiche a causé des dommages à 27% des niochirs posés en agrandissant leur trou d'envol, soit 30 niochirs sur 111, dont dix seulement étaient déjà occupés.



Photo 17 : *Pic épeiche (Dendroscopus major)*
© PA.PULCE



Photo 18 : *Trou d'envol agrandi par le pic épeiche.*
Noter les débris de bois à l'intérieur du nichoir
(© R.BOULAHBAL)

La mémoire visuelle chez les oiseaux est particulièrement reconnue chez les Corvidés qui repèreraient même les observateurs au cours de leurs visites (THOMPSON & BURHANS, 2004). En effet, des attaques par le geai des chênes *Garrulus glandarius* ont également été relevées par DAGHBOUCHE (2004) en zenaie, à 1200 m d'altitude, causant la perte de 70% des poussins à l'envol. Le geai ne s'attaquait pas directement aux nids, sa taille ne lui permettant pas l'accès par le trou d'envol, mais piquait littéralement les jeunes poussins à la sortie des nichoirs, au moment de l'envol. Ce prédateur a été observé une seule fois dans notre site d'étude en plaine, présence vraisemblablement accidentelle.

2.2.4 Les Insectes

Le *Modèle e* est attribué à deux espèces de fourmis, la fourmi écussonnée (*Crematogaster scutellaris*) (MARLIER, 2004 ; BELLMAN, 1999) et la fourmi camponote (*Camponotus cruentatus*) (MORENO-RUEDA, 2005 ; BELLMAN, 1999) (Photos 19). Ces espèces omnivores colonisent souvent l'écorce du chêne-liège, et entretiennent une variété d'interactions avec les mésanges, allant du commensalisme à des cas de prédation avérés sur les poussins ou les œufs (LAMBRECHTS *et al.*, 2008).

Bien que leur nourriture principale soit constituée de miellat de pucerons, nous les avons fréquemment observés à consommer les cadavres de poussins laissés au nid, ainsi que les œufs, trouant leur coquille pour en consommer le contenu. Ces attaques se produisent souvent sur les œufs abandonnés, rarement sur des pontes en cours d'incubation, car le rôle de la défense parentale (parents débarrassant les fourmis) serait fondamental dans ce cas ; Il arrivait, en effet, d'observer les fourmis entassées et mortes sur le bord du nid, comme rapporté également par LAMBRECHTS *et al.* (2008).

Le rôle de prédateurs des fourmis de type méditerranéen a été avancé par SMALL (2005) dans une étude en Californie. MORENO-RUEDA (com.pers) relève également ce type de prédateurs en Espagne, les fourmis s'attaquant d'abord aux yeux des jeunes poussins. Pour notre part, nous avons observé, ainsi que BRAHMIA (com.pers), des fourmis mordant et causant des blessures à des poussins à peine âgés de trois jours, attestant du rôle de prédateur chez les fourmis. D'autres observateurs dans la région avaient déjà signalé ce type de prédation sur les poussins, confirmant le rôle de prédateurs directs de ces organismes et pas seulement celui de nécrophage.



*Fourmis camponotes (*Camponotus cruentatus*)
brisant la coquille d'un œuf.*
© R.BOULAHBAL



*Fourmis écussonnées (*Creamtogaster scutellaris*) noyées dans le vitellus*
© R.BOULAHBAL

Photos 19 : Prédation des œufs par les fourmis

Par ailleurs, nous avons remarqué que les œufs en cire sont également leur cible puisqu'ils sont retrouvés grignotés sur une large partie de leur surface. La cire est-elle réellement consommée ? L'observation de résidus de cire sous forme de poudre autour des œufs artificiels attaqués laisse penser que non. Cette observation est néanmoins considérée comme une prédation. Rappelons que les nids post envol sont presque systématiquement envahis par ces fourmis. Celles-ci recherchent les divers débris organiques qui restent encore au nid (fragments de proies, de plumes, déchets, etc.).

2.2.5 Prédation des parents hors du nid

Enfin, l'abandon de la nichée suite à la disparition des parents entraîne la mort des pulli ou la non éclosion des œufs. La non éclosion est due à l'interruption du processus de couvaison et la mort des pulli à l'interruption du processus de nourrissage. La couvée ou la nichée peuvent ne pas subir d'attaques de prédateurs. On retrouve dans ce cas soit des œufs abandonnés intacts qui peuvent rester au nid pendant longtemps ; soit des pulli morts qui se décomposeront ou qui pourront éventuellement être dévorés par des fourmis, à l'état de cadavres.

2.3. CHEVAUCHEMENT DE NICHES

Dans ce paragraphe, on se propose de montrer l'existence de compétition entre les différents prédateurs pour des ressources communes, représentées par les nids de mésange bleue. Cette compétition peut être montrée par l'indice de Pianka, qui illustre les chevauchements de niches trophiques. Dans notre cas, il s'agit évidemment d'une partie de la niche trophique des prédateurs, car les œufs ou les poussins d'oiseaux ne représentent qu'une partie du régime alimentaire des prédateurs.

L'indice de Pianka varie de 0, indiquant l'*exclusion totale des niches*, c'est-à-dire l'absence théorique de compétition entre deux espèces pour une même ressource, à 1, indiquant au contraire un *chevauchement total des niches*, cas où deux espèces visent une même ressource qui se trouve limitée dans le milieu. Rappelons que les ressources concernées ou *items proies* sont représentés par les œufs et les poussins, voire les parents lorsqu'ils sont présents au nid.

Les indices calculés sont présentés au tableau 12. Il est aisé de concevoir l'absence de compétition apparente entre le pic épeiche et le lézard ocellé d'une part, entre le pic épeiche et les Rongeurs d'autre part, car ces prédateurs visent des ressources différentes, le premier recherchant essentiellement les poussins et les derniers recherchant les œufs.

Tableau 12 : Indices de chevauchement de niche de Pianka

	Reptiles	Rongeurs	Genette	Pic épeiche	Fourmis
Reptiles	-	-	0,75	0	0,91
Rongeurs	-	-	0,75	0	0,91
Genette	-	-	-	0,68	0,95
Pic épeiche	-	-	-	-	0,43
Fourmis	-	-	-	-	-

Les indices indiquent par contre, que la genette commune entre en compétition avec l'ensemble des prédateurs pour les nids de mésanges (Figure 21). Il s'agit de *compétition par exploitation* selon RICKLEFS & MILLER (2000) car il n'y a pas ou peu d'interférence directe entre la genette et les autres prédateurs. En effet, celle-ci chasse essentiellement la nuit ou au crépuscule, alors que les autres prédateurs principaux sont diurnes, limitant ainsi les éventuels contacts entre les prédateurs. Seuls les Rongeurs ont un mode vie nocturne.

Le faible impact des Rongeurs sur les nids de mésange (voir chapitre suivant) serait dû à deux facteurs : d'une part la compétition avec la genette, qui s'avère plus efficace dans l'exploitation de la ressource, et d'autre part, le fait même que les Rongeurs constituent une proie pour la genette, les amèneraient à peu s'aventurer sur les arbres, qui restent un espace de prédilection où évolue cette dernière.

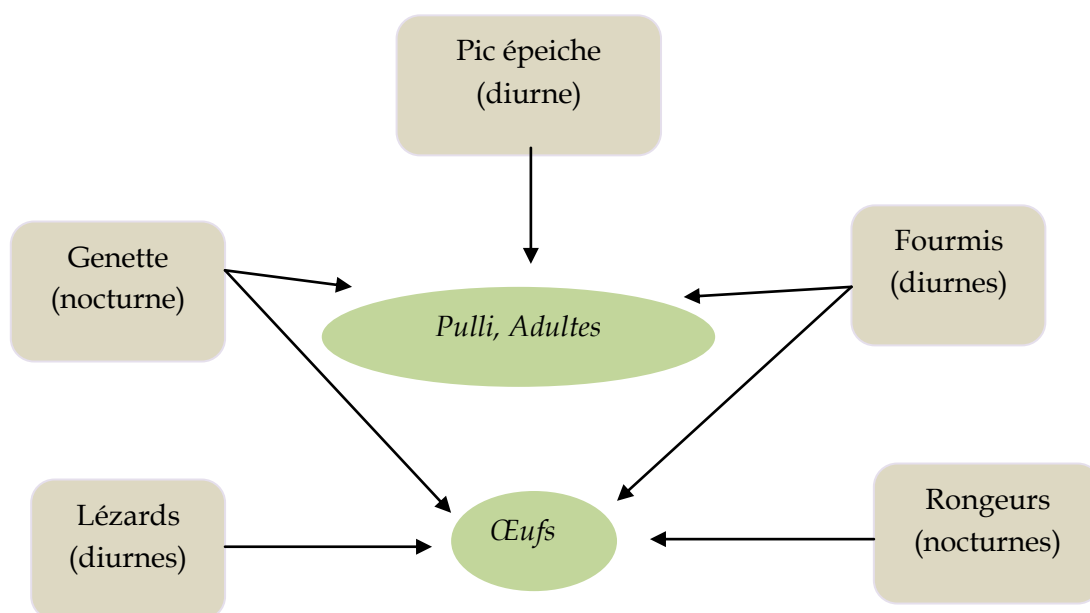


Figure 21 : Relations spécifiques pool de proies – pool de prédateurs

CHAPITRE 3. MODALITES DE LA PREDATION SUR LA POPULATION PROIE

Les modalités de la prédation sur la population proie seront analysées en premier lieu du point de vue global, en confondant toutes les phases de la reproduction, puis détaillées aux trois étapes de la reproduction, à savoir la construction du nid, la ponte-incubation et l'élevage, depuis l'éclosion des œufs jusqu'à l'envol des poussins.

A chaque phase, les résultats seront d'abord considérés à l'échelle du secteur régional, ensuite à l'échelle des habitats, notamment les subéraies de plaine (habitats sempervirents), les aulnaies (habitats caducifoliés de plaine) et les milieux d'altitude (subéraies et zennaies).

3.1 PREDATION BRUTE DES NIDS

3.1.1 Taux de prédation par année

Le taux de prédation est le nombre de nids attaqués en rapport au nombre total de nids recensés. A l'échelle régionale, le taux de prédation moyen (années confondues) s'élève à 36,44% (IC95% = 32,52 - 40,36 ; n = 18 années). Le taux de prédation annuel fluctue fortement d'une année à l'autre, variant de 10% en 1993 (n = 10 nids) à 74,19% en 2007 (n = 31), avec des différences très hautement significatives ($X^2 = 55.7912$, $df = 17$, $p = 5.111e-06$).

A l'échelle des habitats, les différences sont également très hautement significatives ($X^2 = 26.55$, $df = 2$, $p = 1.714e-06$). En effet, les milieux d'altitude présentent les taux de prédation les plus faibles avec un taux moyen de 20,21% (IC95% = 18 - 22,42 ; n = 4 années). Les milieux caducifoliés de plaine (aulnaies) ont un taux de prédation moyen de 35,22 % (IC95% = 27,99 - 42,45 ; n = 2 années). Enfin, les subéraies de plaine subissent la plus forte pression de prédation sur les nids, avec une moyenne de 42,06 % (IC95% = 37,33 - 46,79 ; n = 12 années) (Figure 22).

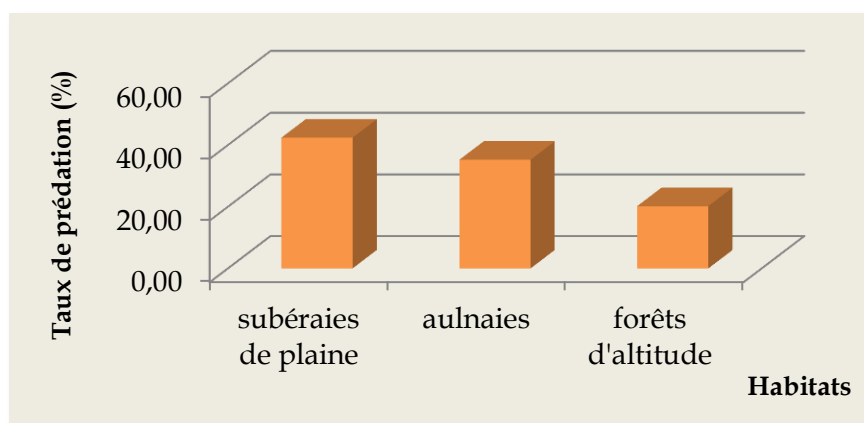


Figure 22 : Taux de prédation moyens (%) dans les divers habitats forestiers

Il y a lieu de noter l'augmentation régulière et significative du taux de prédation entre 2002 et 2007 ($X^2 = 13.4157$, $df = 5$, $p = 0.019$) (Figure 23) dans les subéraies de plaine. Rappelons que pour ces années, les niochirs sont localisés dans un même secteur, induisant probablement un effet d'habitude de tous ou certains des prédateurs à la présence de ces cavités artificielles (SONERUD, 1985, 1993).

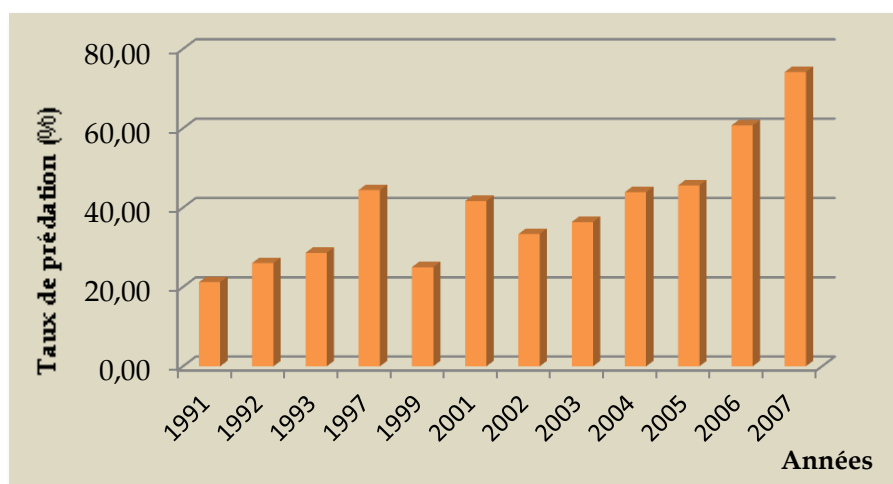


Figure 23 : Taux de prédation annuels (%) sur les nids naturels en subéraies de plaine

L'examen des contributions relatives des prédateurs à la prédation totale révèle au Tableau 13 que pour les années concernées (2002 à 2007), la genette commune montre une augmentation significative de sa pression d'attaque, passant de 5,55% dans la période 2002 - 2004 à 33,94% dans la période 2005 - 2007 ($X^2 = 4,15$, $df = 1$; $P = 0.041^*$), devenant le prédateur dominant des niochirs dans les subéraies de plaine. De même le pic épeiche

présente également une augmentation significative de sa contribution dans les deux périodes considérées, ce qui dénote clairement que ces prédateurs s'habituent aux nichoirs et apprennent à les considérer comme source potentielle de proies.

Tableau 13 : Contributions (%) des différents prédateurs à la prédation totale

	Reptiles	Rongeurs	Genette	Pic épeiche	Fourmis	Indirecte
2002 – 2004	7,33	0	5,55	9,17	0	3,66
2005 – 2007	10,09	3,66	33,94	10,09	11,00	5,55
p (Probabilité test Khi ²)	0,13	0,53	0,04	0,01	0,07	0,4

A titre d'illustration, la figure 24 montre une cartographie des prédateurs par la genette, reproduite à partir de fichiers *Mapsource*. Elle montre clairement l'augmentation, au cours de trois années successives, du nombre de prédateurs dus à cette espèce dans le secteur de Mendériès (au sud de la réserve de Brabtia).

La taille du territoire de la genette, près de 3 km² (LARIVIERE et CALZADA, 2001), ainsi que sa forte territorialité (LUNDRIGAN & CONLEY, 2000), indiquent qu'un seul individu ou un seul couple induirait une augmentation sensible du taux de prédation dans une même aire au cours des années, s'habituant à la présence des nichoirs, se souvenant même de leur position et de ceux qui ont fourni une proie.

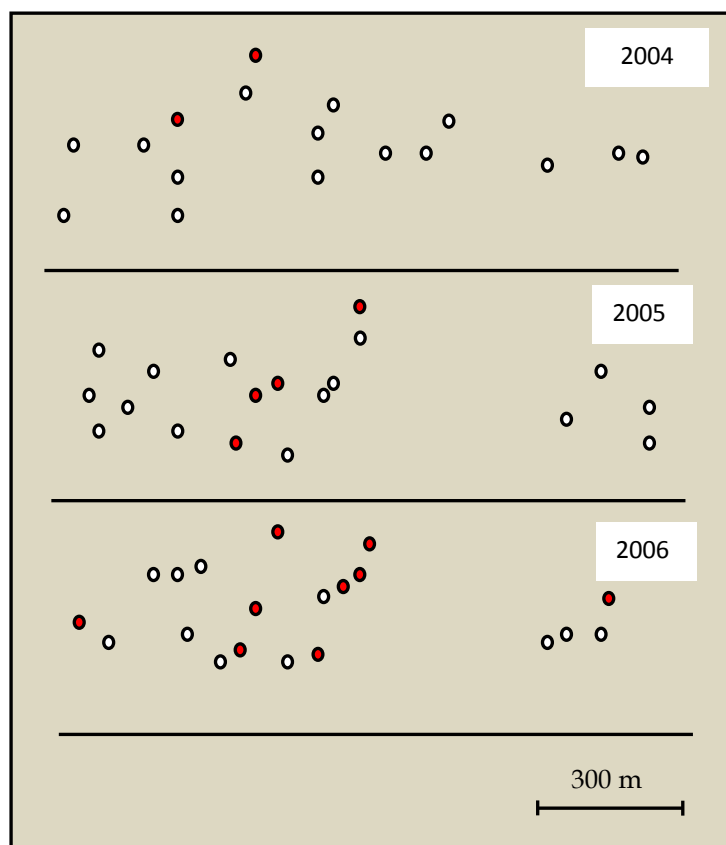


Figure 24 : Cartographie des prédateurs par la genette (cercles en rouges) dans le secteur de Mendéries

NB : les cercles en blanc représentent les nids non atteints par la genette.

La figure 25 illustre, en outre, une forte corrélation entre le nombre de nichoirs occupés et la fréquence de prédation totale (r Pearson = 0,95**, conforme à $\alpha = 0,001$ et 10 ddl) ; Plus il y a de nids disponibles, le nid représentant la ressource (MARTIN, 1993), plus la pression de prédation augmente, indiquant un type de réponse fonctionnelle de la part du prédateur, en l'occurrence la genette, à l'augmentation en effectif des proies dans son territoire (RICKLEFS & MILLER, 2000).

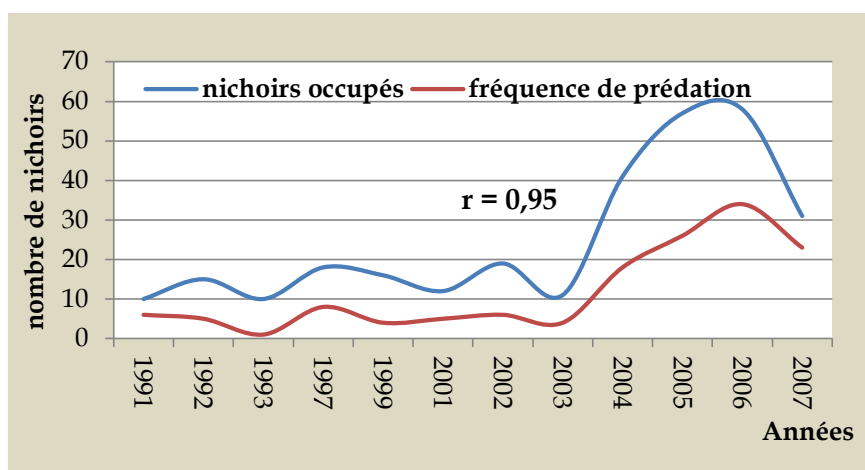


Figure 25 : Variation annuelle du nombre de niochirs occupés et de la fréquence de prédation

Mis à part le pic épeiche et la genette commune, les autres prédateurs ne montrent pas d'augmentation significative de leur prédation. Dans le cas des Fourmis, il s'agit certainement d'un défaut de notation (travaux antérieurs au nôtre), car les espèces impliquées, la fourmi écussonnée (*Crematogaster scutellaris*) et la fourmi componote (*Componotus cruentatus*), sont souvent présentes dans les nids, en général à raison de 5 à 10 individus, même si elles ne s'attaquent pas systématiquement aux œufs ou aux poussins. Leur régime omnivore (MARLIER, 2004) les pousse à la recherche de tous débris organiques présents dans les nids (fragments de proies, déchets), particulièrement après l'envol des poussins.

Les Rongeurs, montrant une contribution minimale à la prédation totale, seraient plus vraisemblablement attirés par des nids d'oiseaux non cavicoles tels que les fauvettes, qui nidifient dans la strate arbustive abondante dans le milieu d'étude. De plus, comme on l'a spécifié précédemment, ils éviteraient d'explorer les hauteurs des arbres car ils constituent eux-mêmes des proies pour la genette, dont c'est un espace de prédilection. Par ailleurs, les Rongeurs peuvent utiliser les niochirs pour y construire leur propre nid (SARA *et al.*, 2005), cas observé, pour notre part, une fois avec la souris de Lataste *Mus spretus*.

3.1.2 Contribution par prédateur

La figure 26 illustre les contributions relatives des différents prédateurs à l'échelle régionale. Sur 173 cas de prédateurs relevés, les Rongeurs ont la part la plus faible, avec seule-

ment 4,04% des cas. La genette se montre le prédateur principal avec 35,26% des cas. Les Reptiles et les Oiseaux totalisent respectivement 21,38% et 18,49%. Les Fourmis sont responsables de 10,98% des prédatons. Enfin, 9,82% sont assimilés à une prédation indirecte (modèle *f*), c'est-à-dire à la perte de la nichée suite à la prédation probable des parents, hors du nid. Les contributions des prédateurs sont très significativement différentes ($X^2 = 75.9468$, $df = 5$, $p = 5.902e-15$).

A ce stade, et dans le contexte de notre étude, nous pouvons affirmer que les prédateurs des nids de mésange se reproduisant dans les nichoirs sont, par ordre décroissant d'importance, la genette commune, le lézard ocellé, le pic épeiche et les Fourmis, causant une perte annuelle moyenne de 36,44% des nids. Genette, Lézard ocellé et pic épeiche sont alors considérés comme les prédateurs dominants, selon WEIDINGER (2008).

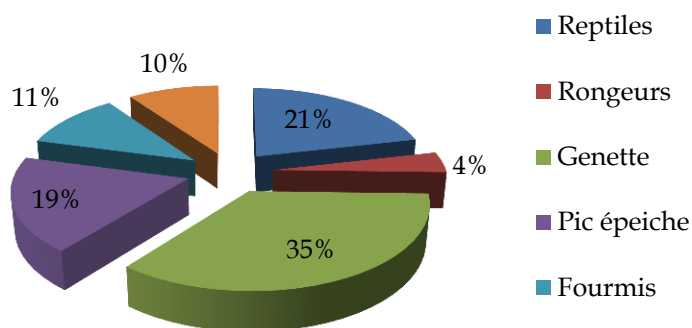


Figure 26 : Contributions relatives (%) des différents prédateurs à la prédation totale sur les nids de mésanges à l'échelle régionale (habitats et années confondus)

L'examen des contributions relatives des prédateurs par type d'habitat (Figure 27) confirme la place de prédateur dominant de la genette dans les subéraies de plaine avec 38,46% des prédatons ($n = 143$). Elle est suivie par le pic épeiche, avec 19,58%, puis par les Reptiles, qui contribuent à hauteur de 15,38%. Les Rongeurs détiennent encore la part minimale dans la prédation dans les subéraies de plaine avec seulement 4,9% de la prédation totale. Les Fourmis totalisent 13,29% des prédatons. Les différences se montrent globalement significatives ($X^2 = 72.4448$, $df = 5$, $p = 3.173e-14$).

A l'opposé, dans les milieux d'altitude (n = 22) et dans les aulnaies (n = 8), les Reptiles représentent les prédateurs dominants avec 50% des cas de prédatons dans les deux types de milieu (Figure 27). En altitude, les différences restent significatives ($X^2 = 27.9273$, $df = 5$, $p = 3.761e-05$). En revanche, dans les aulnaies, les contributions des différents prédateurs ne sont pas significativement différentes (Fisher test. $P = 0,1018$ NS).

Les faibles effectifs des prédatons dans les aulnaies (n= 8) et en altitude (n = 22) incitent cependant à considérer les interprétations pouvant en découler avec prudence. D'un autre côté, l'augmentation observée du taux de prédation par la genette, accompagnant la présence continue des nichoirs dans un même secteur, pourrait représenter un biais, qui masquerait probablement le rôle des autres prédateurs, notamment celui des Reptiles et du pic épeiche qui, nous semble-t-il, seraient les prédateurs dominants sur les nids de mésanges ; les premiers attaquant essentiellement les œufs, le deuxième essentiellement les poussins.

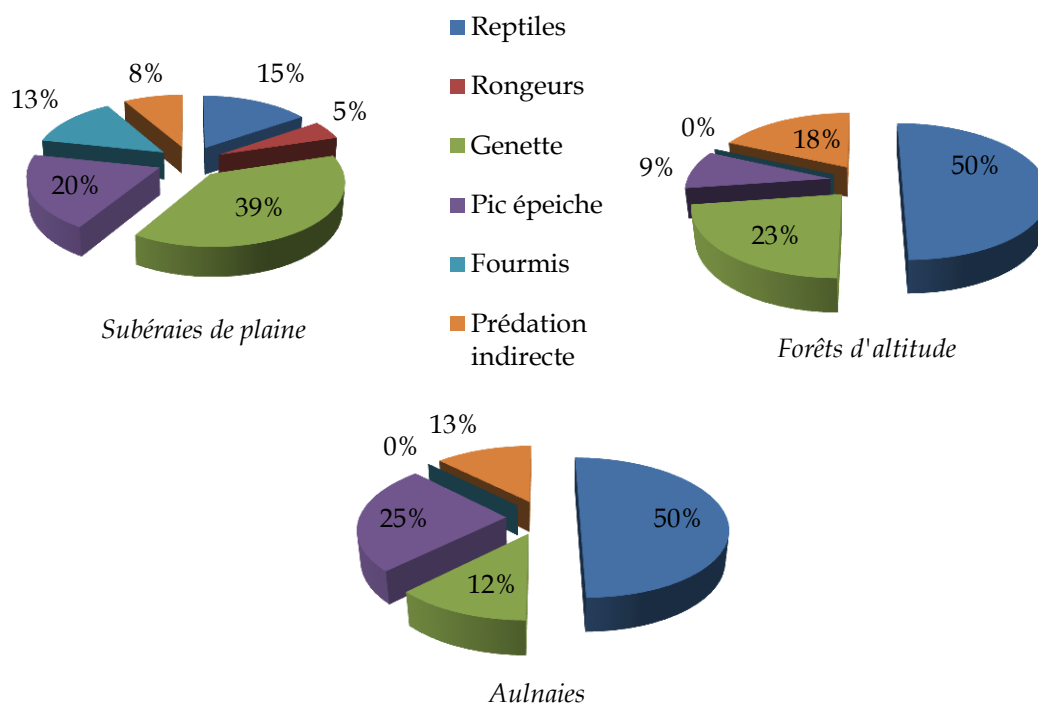


Figure 27 : Contribution des prédateurs (%) à la prédation totale dans les différents habitats

3.2 PREDATION AU COURS DES PHASES DE LA REPRODUCTION

Les différentes phases de l'évolution du nid (construction, ponte, incubation, élevage) représentent autant d'états différents de la ressource. Nous avons tenté de comprendre s'il y avait une étape spécifique de la reproduction soumise à une plus forte pression de prédation qu'une autre et quels en étaient les prédateurs impliqués.

La phase de construction s'étale depuis l'initiation de la construction (stade 1 de la construction, correspondant à la présence de quelques brindilles de mousses), jusqu'au jour précédent la ponte du premier œuf. Cette phase dure deux semaines en moyenne (14,59 jours \pm 4,85 ; n = 22). La durée de construction la plus courte observée est de 7 jours et la plus longue de 25 jours.

Le rythme de la construction du nid est variable. Certains nids demeurent pendant une dizaine de jours au même stade, généralement précoce (stades 1 à 3 de la construction des nids) ; Le rythme de la construction s'accélère ensuite aux derniers stades (stades 4 à 6). D'autres nids sont complétés et prêts à accueillir des œufs au bout d'une semaine seulement.

La phase de ponte-incubation débute à la ponte du premier œuf et s'achève au jour précédent l'éclosion du premier œuf. La durée de la phase de ponte varie selon le nombre d'œufs pondus. En admettant que la femelle pond un œuf par jour, nous notons ainsi une durée moyenne de 6,52 jours (variant de 4 à 12 jours), correspondant à la taille de ponte moyenne (cf paragraphe 1.2.2). La phase d'incubation proprement dite débute en général avant l'achèvement de la ponte, conduisant en conséquence à une asynchronie dans l'éclosion des œufs ; un décalage de un à deux jours est observé entre les premiers œufs éclos et les derniers. En temps absolu (incubation effective), cette phase dure en moyenne 14,17 \pm 1,4 jours (n = 23), variant de 13 à 18 jours.

La phase d'élevage débute à l'éclosion du premier œuf (premier jour de vie des poussins ou j0) jusqu'à l'envol des poussins (j17). Nous avons relevé les durées de présence au nid des

poussins. Elles varient de 13 à 20 jours. La durée moyenne de la phase d'élevage s'élève à $16,70 \pm 1,8$ jours ($n = 20$).

En résumé, nous considérons que la période d'observation pour chaque nid correspond en moyenne à 15 jours de construction, 7 jours de ponte, 13 jours d'incubation et 17 jours d'élevage, soit au total 52 jours durant lesquels chaque nid devient, de manière potentielle, une ressource pour les prédateurs (Figure 28).

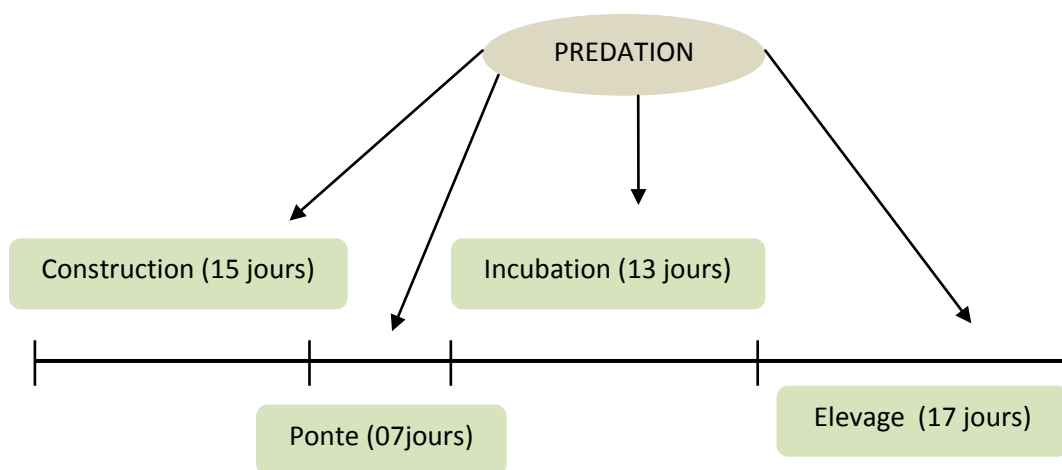


Figure 28 : Schématisation de la durée moyenne d'un cycle de reproduction individuel chez la mésange bleue (durées calculées en subéraies de plaine)

3.2.1 Prédation en phase de construction

Sur 173 cas de prédation relevés, cinq cas seulement concernent cette phase. Il s'agit de nids relativement avancés dans le processus de construction (stades 3, 4 et 5). Toutes ces attaques sont dues à la genette commune durant cette phase. Il est probable que les nids soient visités par d'autres prédateurs, sans qu'ils ne laissent de traces visibles. Leur petite taille leur permettrait d'explorer les nichoirs sans déranger les matériaux du nid. Ces prédateurs déserteraient le nid s'il est vide. La genette, en revanche, explore les nichoirs à l'aveugle à l'aide de ses pattes antérieures, détruisant le nid en construction, d'où le constat évident et caractéristique de son passage. Les rares prédateurs à cette phase de la reproduction nous ont amené à ne pas pousser l'analyse à ce stade.

3.2.2 Prédation en phase de ponte-incubation

3.2.2.1 Taux de prédation sur les œufs

Chaque saison, 21,84 % des nids sont attaqués et détruits, en moyenne, au cours de la phase de ponte-incubation (IC95% = 18,6 - 25,08) ; n = 18 années), conduisant, en général, à la perte totale des couvées. Une prédation partielle concerne dans 12,71 % des prédatons observées, consistant, en majorité (72% des prédatons partielles), en la disparition d'un seul œuf, plus rarement de 2 ou 3 œufs, due à l'action des Reptiles. Dans la totalité de ces cas, le processus d'incubation n'est pas interrompu et les œufs restants arrivent à éclosion s'il n'y pas d'évènements ultérieurs tels qu'une autre prédation (5 cas notés) ou l'abandon de la couvée.

Le taux de prédation annuel sur les œufs montre une fluctuation assez marquée (Figure 29), variant de 0% en 1993 (n = 10) et 1999 (n = 16), à 64,52% en 2007 (n = 31) avec des différences très hautement significatives ($\chi^2 = 25.84$, $df = 2$, $p = 2.447e-06$). Cependant, la taille de certains échantillons expliquerait l'absence de prédation apparente certaines années. A l'opposé, on remarque que la saison 2007 voit un taux de prédation égal à plus du double de la moyenne des autres années réunies.

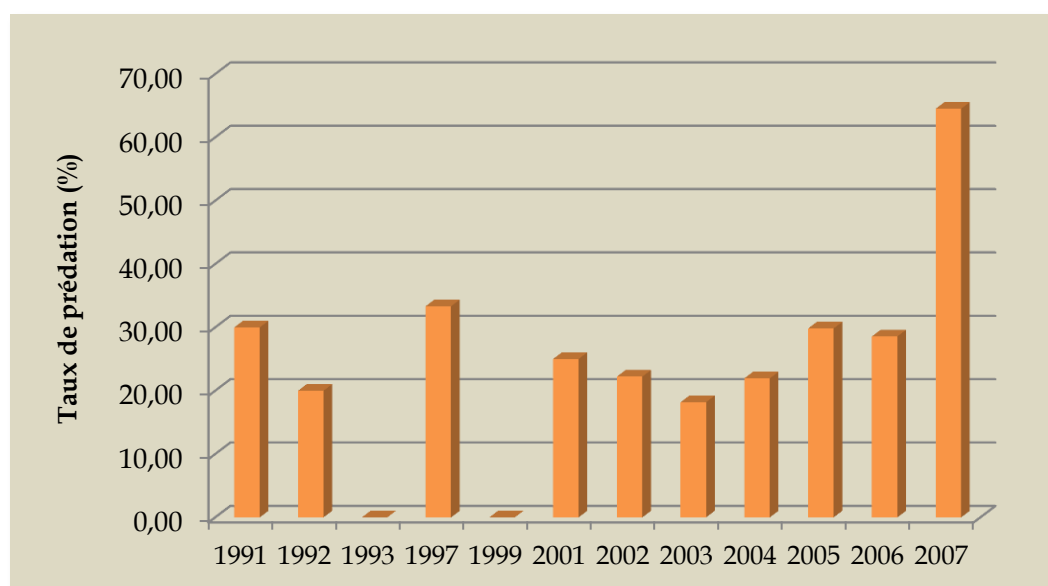


Figure 29 : Taux de prédation annuels (%) en phase de ponte-incubation en subéraies de plaine

L'illustration des contributions relatives des prédateurs (Figure 30) montre que les prédateurs dominants sont les Reptiles (34,90% des prédatons) et la genette (30,18%). Les Fourmis participent à hauteur de 12,26% à la prédation sur les œufs. Rongeurs et pic épeiche montrent la plus faible contribution avec respectivement 6,60% et 0,90% des cas de prédatons. La prédation indirecte, visant les adultes et entraînant, *a fortiori*, la perte des couvées est observée à hauteur de 15% des cas. Les différences globales sont hautement significatives ($X^2 = 10.6292$, $df = 2$, $p = 0.004919$).

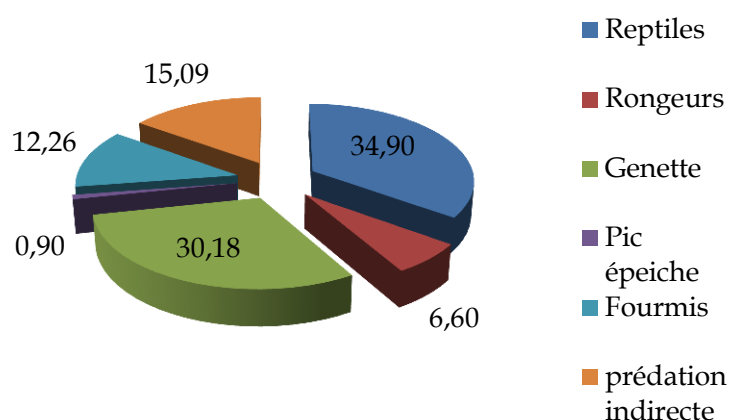


Figure 30 : Contributions relatives (%) à la prédation en phase de ponte-incubation

L'analyse par habitat indique de manière significative ($X^2 = 7.4872$, $df = 2$, $p = 0.023^*$), que les subéraies de plaine présentent la pression de prédation moyenne la plus forte au stade œuf avec 24,38% de nids attaqués (IC95% = 19,79 - 28,96 ; $n = 12$) (Figure 31). Elles sont suivies par les aulnaies avec 21,59% (IC95% = 19,17 - 24,00 ; $n = 2$), puis par les milieux d'altitude avec 14,33% (IC95% = 12,5 - 16,14 ; $n = 4$), se conformant ainsi au modèle global, observé à l'échelle régionale.

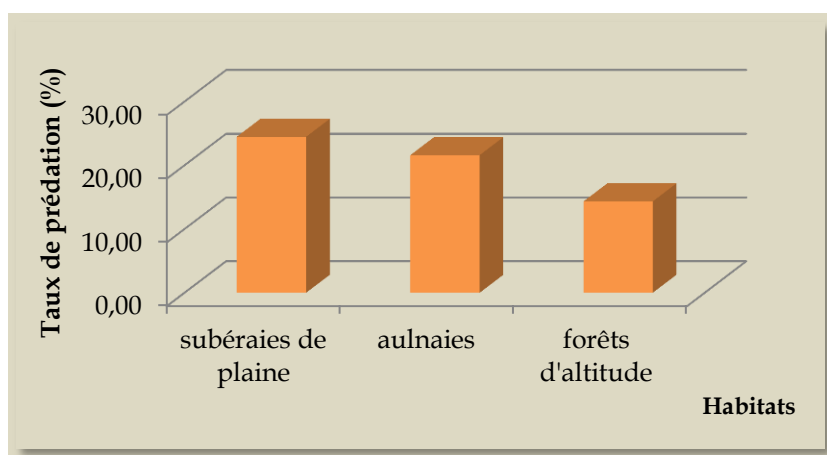


Figure 31 : Taux de prédation (%) moyen sur les couvées dans les différents habitats

Dans les subéraies de plaine, la genette tient un rôle dominant ; elle est responsable de 40% des prédatons ($n = 75$), suivie par les Reptiles et les Fourmis avec respectivement 28% et 21,13%, les différences étant significatives ($X^2 = 6.41$, $df = 2$, $p = 0.04^*$). Précisons toutefois, que sur un plan fonctionnel, la genette est un prédateur de proies carnées. Son action sur les couvées ne peut être considérée, par conséquent, que comme un « dommage collatéral » dû à la recherche des pulli ou des adultes, recherche qui se solde par la destruction des nids et des œufs lorsqu'ils s'y trouvent. A la différence des Reptiles et des Rongeurs, la genette ne recherche pas spécifiquement les œufs mais elle est souvent responsable de leur destruction en recherchant ses proies.

Dans les milieux d'altitude et les aulnaies, les Reptiles sont responsables respectivement de 61% ($n = 18$) et 80% ($n = 5$) de la prédation sur les œufs, marquant ainsi leur place de prédateurs dominants. La genette a également un rôle minime puisqu'elle ne contribue qu'à hauteur de 13% de la prédation relevée dans ces deux milieux ($n = 23$). Enfin, 21,73% des nids sont perdus par prédation indirecte.

Les autres prédateurs sont absents en altitude et dans les aulnaies. On ne relève, en effet, aucune prédation due au pic épeiche, aux Rongeurs ou aux Fourmis. S'il n'est pas étonnant de constater l'absence du pic épeiche dans la prédation à cette étape de la reproduction (ce prédateur s'attaquant essentiellement aux poussins), l'absence des Rongeurs et

Fourmis pourrait être liée à la taille de l'échantillon de nids attaqués sur lequel l'analyse est effectuée (n = 23).

Par ailleurs, la différence observée dans la place de prédateur dominant dans les trois habitats (genette vs Reptiles) pourrait être un simple artefact induit par l'habitude de la genette à la présence des nichoirs dans les secteurs où ces derniers sont placés au cours d'années consécutives, notamment dans les subéraies de plaine. Cet effet masquerait le rôle des Reptiles qui seraient, à notre avis, les prédateurs dominants à l'échelle régionale au cours de la phase de ponte-incubation.

3.2.2.2 Prédation et taille de ponte

Nous avons cherché à savoir si la pression de prédation était influencée par la taille de ponte. Deux essais d'analyse ont indiqué (Tableau 14) que les taux de prédation sur les faibles et fortes tailles de ponte étaient statistiquement similaires. Par conséquent, on peut conclure à l'absence de l'effet présumé. CRESWELL (1997) ne trouve également pas d'effet de la taille de ponte sur la prédation au nid chez le merle noir *Turdus merula*.

Tableau 14 : Effet de la taille de ponte sur la prédation

Taille de ponte	effectifs	Taux de prédation	Test khi ²
≤ 5	54	69,96%	X ² = 1,83 ; P = 0,17 NS
≥ 8	67	50,74%	
≤ 6	130	51,53%	X ² = 2,25 ; P = 0,13 NS
≥ 7	166	42,77%	

3.2.2.3 Phénologie de la prédation en phase de ponte-incubation.

Les premiers cas de prédation sont relevés à la mi-avril, presque deux semaines après l'avènement des premières pontes (Figure 32). 100% de ces cas sont dus à la genette. On assiste par la suite à l'apparition des Reptiles, dont les attaques atteignent un maximum à la fin avril.

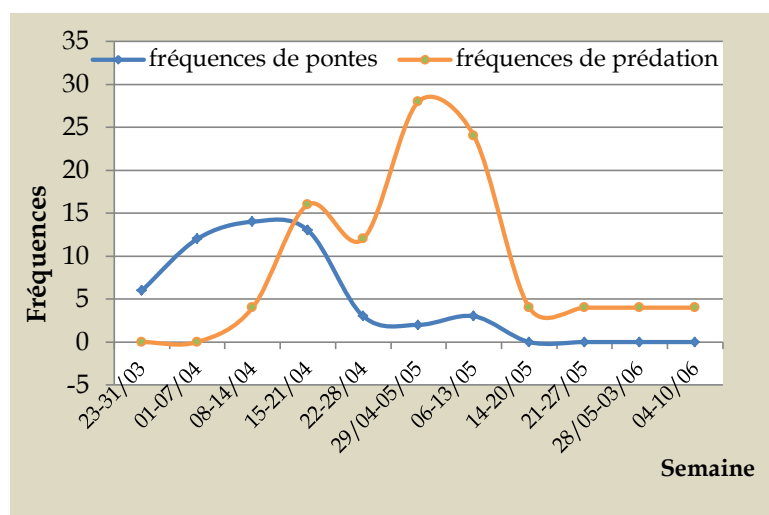


Figure 32 : Fréquences de pontes et de prédictions par semaine (Données cumulées)

A l'échelle régionale, les taux de prédation en début et en fin de saison, périodes fixées entre le 15 mars et le 30 avril pour la première, et entre le 01 mai et le 15 juin pour la seconde, s'élèvent respectivement à 31,15% (n = 363) et 48,78% (n = 41), la différence étant très hautement significative ($X^2 = 11,696$, $df = 1$, $P = 0,00062^{***}$). Les couvées tardives sont donc soumises à une plus forte pression de prédation.

L'analyse par habitat (Figure 33), indique l'inexistence d'un effet saison dans les milieux d'altitude ($X^2 = 0,0602$, $df = 1$, $P = 0,8062$ NS). En revanche, une différence très hautement significative ($X^2 = 17,26$, $df = 1$, $P = 3,247e-05^{***}$) apparaît dans les milieux de plaine, dont les taux de prédation en début et en fin de saison s'élèvent respectivement à 25,98% (n = 254) et 68% (n = 25). C'est dans les subéraies de plaine particulièrement que la pression de prédation sur les couvées devient plus forte en fin de saison.

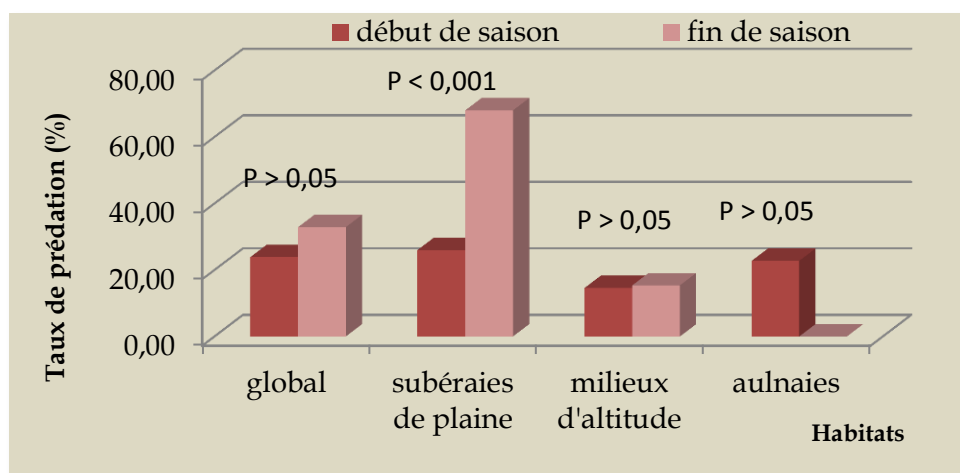


Figure 33 : Taux de prédation (%) en début et fin de saison (Les probabilités entre parenthèses représentent les résultats des tests χ^2 appliqués à chaque habitat)

Par ailleurs, considérés individuellement, les prédateurs ne montrent pas d'augmentation significative de leur contribution comme le montre la figure 34.

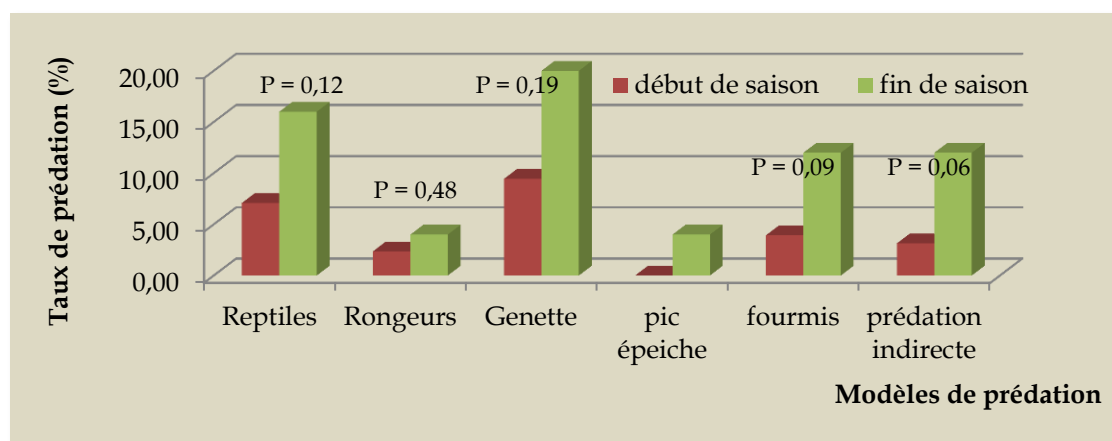


Figure 34 : Taux de prédation spécifiques (%) en début et fin de saison au cours de la phase de ponte-incubation (Les probabilités entre parenthèses représentent les résultats des tests χ^2 appliqués à chaque prédateur)

3.2.2.4 Prédation sur les nids artificiels

De 2003 à 2007, une batterie de nids artificiels, installés dans les nichoirs inoccupés par les mésanges, nous a permis de recueillir divers indices, utiles dans l'identification de certains prédateurs et de leurs modes d'action. En outre, à l'instar de nombreux travaux (BURKE *et al.*, 2004 ; THORINGTON & BOWMAN, 2003 ; MEZQUIDA & MARONE, 2003), nous nous sommes attachés à vérifier si l'utilisation de ce type de nids pouvait permettre d'effectuer une évaluation de la prédation sur les nids naturels, du moins au cours de la phase de ponte-incubation à laquelle nous nous référerons seulement dans ce cas. En effet, l'absence d'un « stade poussin » dans les nids artificiels conduit à confronter ces derniers avec le seul stade de la phase de ponte-incubation des nids naturels.

a. Modèles de prédation sur nids artificiels

Nous avons relevé quatre modèles de prédation, *a*, *b*, *c* et *e* sur les nids artificiels, équivalents à ceux observés sur les nids naturels. Les modèles *d* et *f* sont évidemment absents, à cause de l'absence des pulli pour le premier cas et celle des parents pour le dernier (Tableau 15).

Tableau 15 : Modèles de prédation sur les nids artificiels

Modèle	Caractéristiques	Fréquence (%)
<i>a</i> (Reptiles)	Disparition des œufs ou œufs mordus	62,79
<i>b</i> (Rongeurs)	Œufs mordus	13,95
<i>c</i> (Genette)	Retournement du nid	4,65
<i>e</i> (Fourmis)	Œufs mordus	20,93

- Le modèle *a* correspond à la disparition des œufs en cire. Il s'avère être le plus fréquent avec 62,79% des cas. Dans les nids attaqués, lorsque certains œufs sont retrouvés, ceux-ci laissent nettement apparaître des traces de dentition de Reptiles (Photo

20), notamment de lézard. Cet indice est facilement identifiable car les Lézards sont caractérisés par une dentition homodonte (dents semblables). Dans certains cas, les œufs sont retrouvés à l'extérieur du nichoir, sur le sol.

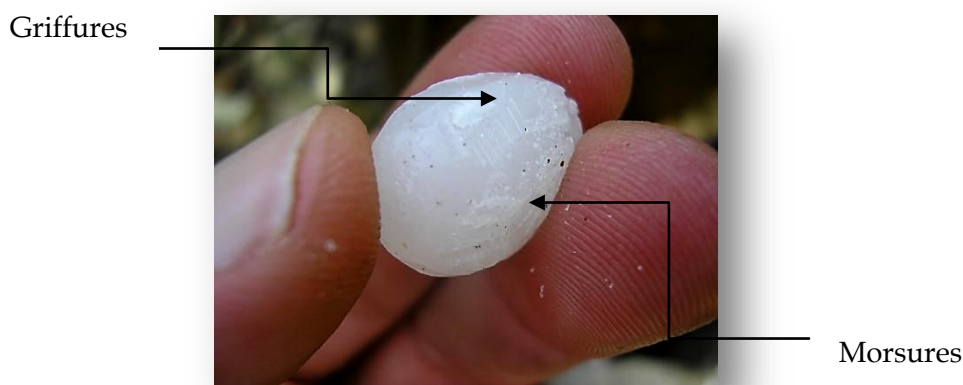


Photo 20 : Marques de dentition et de griffes de Reptiles sur un œuf en cire
(© R.BOULAHBAL)

- Le modèle *b* révèle des œufs fortement mordus, laissant nettement apparaître des marques de dents de Rongeurs, dues à leurs paires d'incisives. On le note dans 13,95 % des cas de prédation. Une trace de dents de rongeur de taille plus importante a été notée dans deux cas, probablement due au Surmulot *Rattus norvegicus*. Précisons que les nichoirs correspondant avaient leur trou d'envol élargis par le pic épeiche, ce qui a permis l'intrusion de ce type de prédateur.
- Le modèle *c* présente des nids entièrement retournés, dû à l'action de la genette commune. Il enregistre la plus faible fréquence avec seulement 4,65 % des cas (Figure 35). Ce prédateur semble faire une nette distinction entre les nids artificiels et les nids naturels.

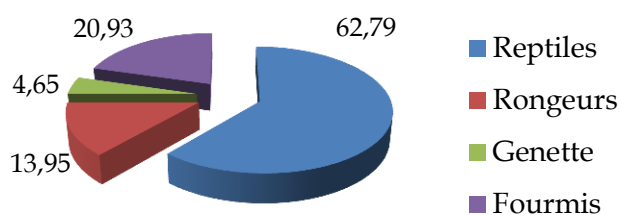


Figure 35 : Contributions relatives des prédateurs (%) sur les nids artificiels

- Le modèle *e* est relevé dans 20,93 % des nids artificiels attaqués. Il correspond à l'attaque des œufs en cire par des Fourmis (Photo 21). Les œufs sont retrouvés grignotés sur une large partie de leur surface. Les résidus de cire laissés par les Fourmis montrent que celle-ci n'est pas consommée. Ce fait est néanmoins assimilé à une prédation ; Par ailleurs, lorsque des œufs naturels abandonnés sont placés avec les œufs artificiels, ceux-ci sont également retrouvés troués et vidés de l'intérieur, ce qui prête clairement aux Fourmis le rôle de prédateurs.



Photo 21 : Œufs en cire attaqués par des Fourmis écussonnées (*Crematogaster scutellaris*)
(© R.BOULAHBAL)

On note ainsi que sur les nids artificiels, la contribution des prédateurs est nettement différente du modèle observé sur les nids naturels. Les Reptiles, les Fourmis et les Rongeurs sont les prédateurs dominants sur les nids artificiels, alors que la genette joue un rôle mi-

nime sur cette catégorie de nids, contrairement à son statut de prédateur dominant sur les nids naturels.

b. Taux de prédation annuel

Les nids artificiels enregistrent un taux de prédation annuel moyen de 39,3% (IC95% = 33,00 - 45,59 ; n = 5). Le taux de prédation annuel a varié de 21% en 2005 à 54,5% en 2006 et 2007. Au même titre que pour les nids naturels, la pression de prédation sur les nids artificiels augmente de manière significative au cours des années ($\chi^2 = 5.2787$, df = 1, P = 0.02159) (Figure 36).

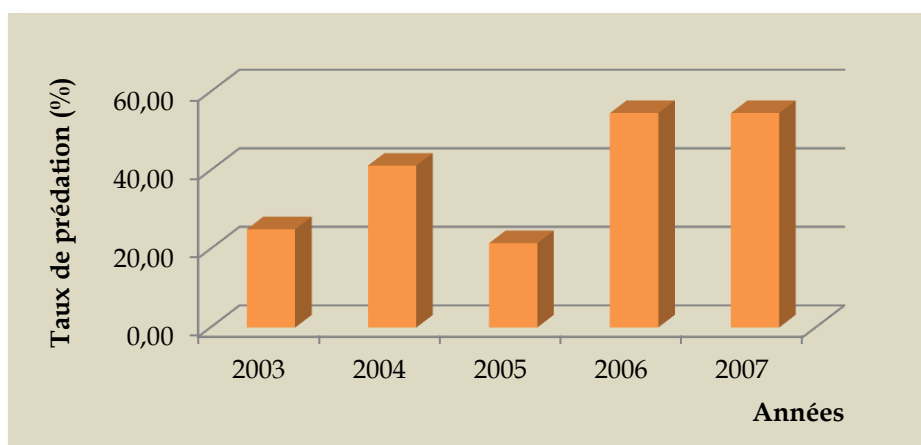


Figure 36 : Taux de prédation (%) sur les nids artificiels

c. Phénologie de la prédation sur les nids artificiels

La pression de prédation est, par ailleurs, significativement plus importante en début de saison de reproduction sur les nids artificiels, se caractérisant par un taux de 49,27% (n = 69) en début de saison (15 mars - 30 avril) contre 28,57% (n = 35) en fin de saison (1^{er} mai - 15 juin) ($\chi^2 = 4,07$; P = 0,04*) (Figure 36). Ce modèle s'oppose à celui observé sur les nids naturels lors de la phase de ponte-incubation ; Les prédateurs diminuent ainsi leur pression sur les nids artificiels en fin de saison pour l'augmenter sur les nids naturels à la même période. On pense que cela relèverait d'une capacité de distinction des prédateurs entre les nids, qui leur permettraient d'orienter leur choix vers une ressource plus intéres-

sante, particulièrement en fin de saison, moment où l'activité même des prédateurs est plus importante, comme on l'a vu précédemment.

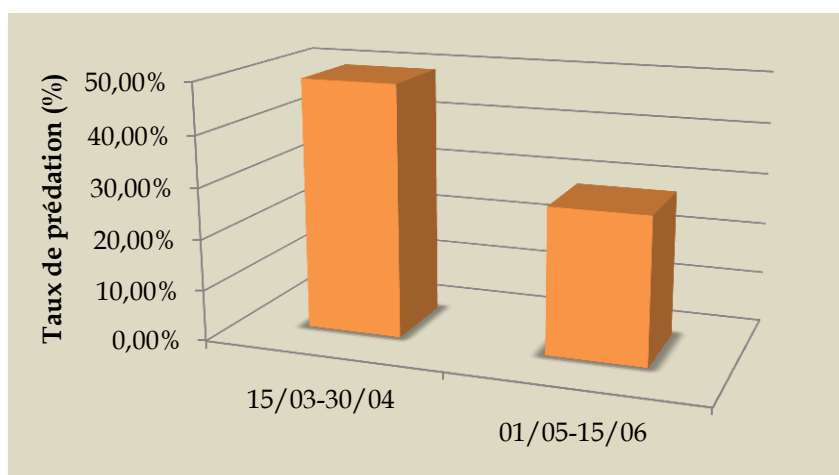


Figure 37 : Taux de prédation sur les nids artificiels en début et en fin de saison

Aussi bien au début qu'en fin de saison, les Reptiles sont les prédateurs dominants sur les nids artificiels (Figure 38) mais les prédateurs n'augmentent pas leur contribution de manière significative.

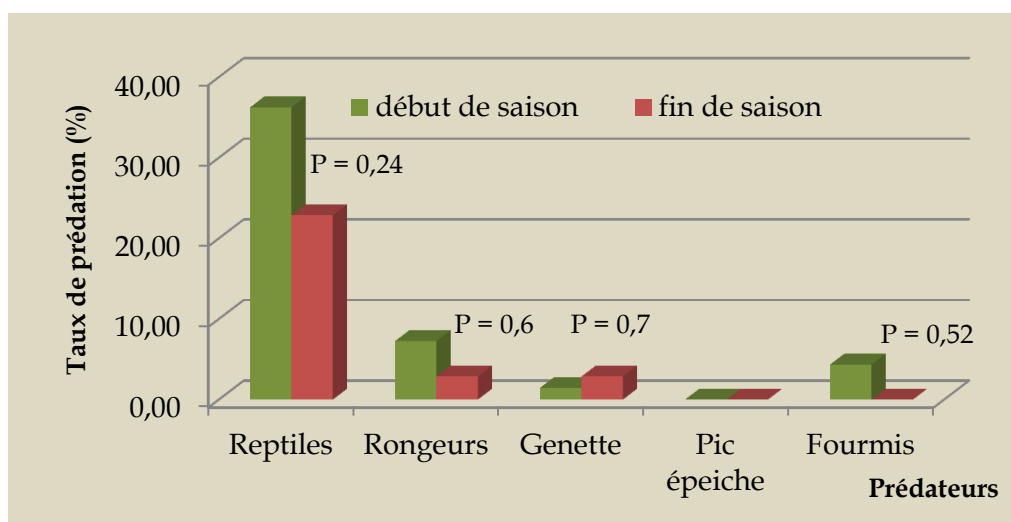


Figure 38 : Contributions relatives (%) des prédateurs en début et en fin de saison de nidification sur les nids artificiels

3.2.2.5 Expérimentations

Dans cette section, nous présentons les résultats relatifs aux expérimentations menées sur terrain et qui ont eu pour objectif de tester le rôle de certains facteurs, jugés attractifs pour les prédateurs. Nous avons choisi de tester de trois facteurs : la présence d'une source d'odeur, la variation du nombre d'œufs et la visibilité des nidoirs. En effet, les prédateurs recherchent les nids en détectant leur odeur spécifiques (prédateurs nocturnes) ou en se dirigeant à vue (prédateurs diurnes), voire en utilisant les sources sonores émanant des nids telles que les cris de quémante des poussins.

a. Appât et nombre d'œufs dans les nids artificiels

Le plan expérimental présenté au chapitre méthodologie avait pour objectif d'examiner l'effet de la variation du nombre d'œufs placés dans les nids artificiels en présence ou d'appât odorant. Les résultats de l'analyse de la variance n'ont pas indiqué de différences dans les taux de prédation des différentes catégories. Les valeurs F de Snedecor sont toutes inférieures aux valeurs critiques correspondantes (Tableau 16) et indiquent donc l'absence d'effets des deux paramètres.

Tableau 16 : Analyse de la variance à deux critères (nombre d'œufs, présence d'appât)

Source des variations	SCE	ddl	CM	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Échantillon	0,0333	1	0,0333	0,1250	0,7268 NS	4,2597
Colonnes	0,0667	2	0,0333	0,1250	0,8831NS	3,4028
Interaction	0,4667	2	0,2333	0,8750	0,4297NS	3,4028
A l'intérieur du groupe	6,4000	24	0,2667			
Total	6,9667	29				

b. L'appât dans les nids naturels

De même que pour les nids artificiels, la présence d'appât ne semble pas avoir d'effet sur la prédation dans les nids naturels ($P = 0,19$ NS) (Tableau 17). Les contributions des préda-

teurs dominants sur les deux catégories de nids confirment l'absence d'effet de l'appât, sauf dans le cas de la genette qui manifeste une préférence plus marquée pour les nids non appâtés, contrairement à ce que l'on aurait supposé.

Tableau 17 : Taux de prédation et contribution des prédateurs dominants à la prédation sur des nids appâtés et non appâtés

	Nids appâtés	Nids sans appâts	Test
Effectif	37	36	
Taux de prédation global	40,54%	55,55%	$\chi^2 = 1,648$; dl = 1, P = 0,199 NS
Contribution des prédateurs			
Genette	13,33%	55%	p = 0.01578* ; IC95% = 0.01 - 0.83
Reptiles	40%	5%	p = 0.0931 NS ; IC95% = 0.75 - 366.79
Pic épeiche	20%	40%	p = 0.814 NS ; IC95% = 0.05 - 2.13

c. Visibilité des nids

Le tableau 18 révèle que la visibilité n'influe pas la prédation entre des nichoirs faiblement camouflés par le feuillage ou fortement camouflés. On ne retrouve pas le résultat rapporté par certains auteurs qui soulignent le rôle de la visibilité des nids dans la prédation, par les oiseaux notamment (ANDREN, 1992, MARTIN, 1993). Cependant, La taille des échantillons comparés limite l'interprétation des résultats observés.

Tableau 18 : Taux de prédation et visibilité des nids

Visibilité	0-2	3-5	
Effectif	13	27	
Taux de prédation global	84,61%	59,25%	p = 0.156 ; IC 95% = 0.608 - 40.518
Contribution des prédateurs dominants			
Genette	27,27%	43,75%	p = 0.447; IC95% = 0.068 - 3.187
Reptiles	36,36%	25%	p = 0.6185; IC95% = 0.005 - 3.86
Pic épeiche	45,45%	12,50%	p = 0.0840. IC95% = 0,660 - 72.526

3.2.2.6 Nids naturels versus nids artificiels

Les résultats provenant des nids artificiels sont comparés uniquement avec ceux relatifs au stade œuf (ponte-incubation) des nids naturels, en raison de l'absence du stade poussin dans les premiers (THOMPSON & BURHANS, 2004). A ce titre, il apparaît que les nids artificiels ne subissent pas une pression de prédation significativement différente de celle relevée sur les nids naturels, les valeurs s'élevant respectivement à 39,30 % contre 32,99 %, la différence étant non significative ($t = 0.7096$, $df = 9.832$, $p = 0.4944$) (Figure 39).

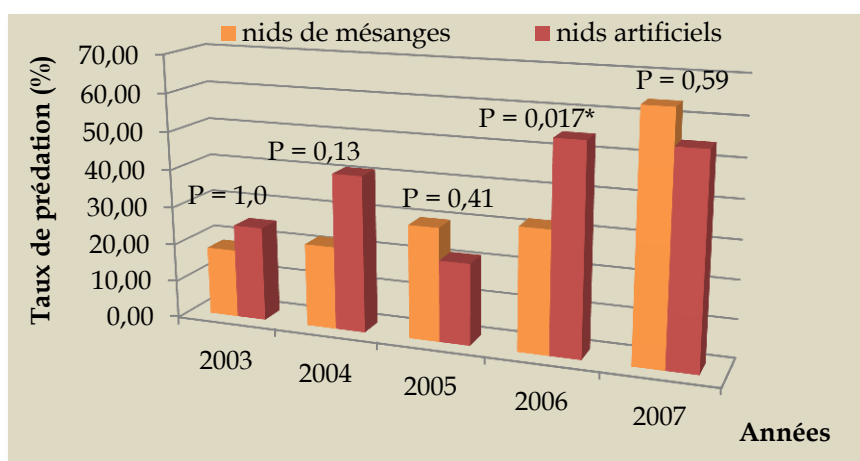


Figure 39 : Variation des taux de prédation (%) sur nids naturels et nids artificiels

Les taux annuels comparés, illustrés à la figure 39, montrent qu'il n'apparaît pas de modèle précis de la prédation entre les deux catégories de nids. Seul en 2006, nous avons observé une prédation significativement supérieure sur les nids artificiels.

Si on note les mêmes prédateurs sur les deux catégories de nids, c'est dans les contributions des prédateurs dominants qu'il apparaît des différences notables. En effet, la genette, qui représente le prédateur principal sur les nids naturels a un rôle marginal sur les nids artificiels, avec la plus faible contribution, 4,65% des cas ($\chi^2 = 30,81$, $P < 0,001^{***}$) (Figure 40). Ce prédateur semble ainsi discriminer nettement les deux catégories de nids. Etant donné son mode de vie crépusculaire et nocturne (LARIVIERE & CALZADA, 2001 ; LUNDRI-GAN & CONLEY, 2000), nous sommes conduits à affirmer que le choix préférentiel des nids

naturels par cette espèce est probablement déterminé par l'odeur spécifique du nid naturel, occupé ou non.

Ce sont les Reptiles qui deviennent les prédateurs dominants sur les nids artificiels, totalisant entre 70% et 100% des prédatons relevées chaque année. Ils exercent une pression significativement plus importante sur les nids artificiels ($\chi^2 = 41,37$, $P < 0,001^{***}$), de même que les Rongeurs ($P = 0,02$). Les Fourmis ne montrent pas d'augmentation significative de leur taux de prédation sur les nids artificiels ($\chi^2 = 2,5$, $P = 0,11$).

Ces augmentations des pressions de prédatons dues aux Reptiles et aux Rongeurs est vraisemblablement une conséquence de l'absence de parents défenseurs du nid dans les nids artificiels et souligne, à contre coup, le rôle fondamental de la défense parentale dans les nids naturels dans la prévention de la prédation. L'observation d'une attaque échouée d'un lézard ocellé dans un nid en cavité naturelle, agressé et mis en fuite par une mésange adulte, a été édifiante à ce sujet ! De plus, nous avons quelques fois observé dans les nids naturels, des Fourmis *crematogaster*, mortes et entassées sur le bord du nid, alors même que le processus d'incubation (ou d'élevage) était en cours, fait certainement due aux parents pour prévenir les attaques éventuelles des Fourmis.

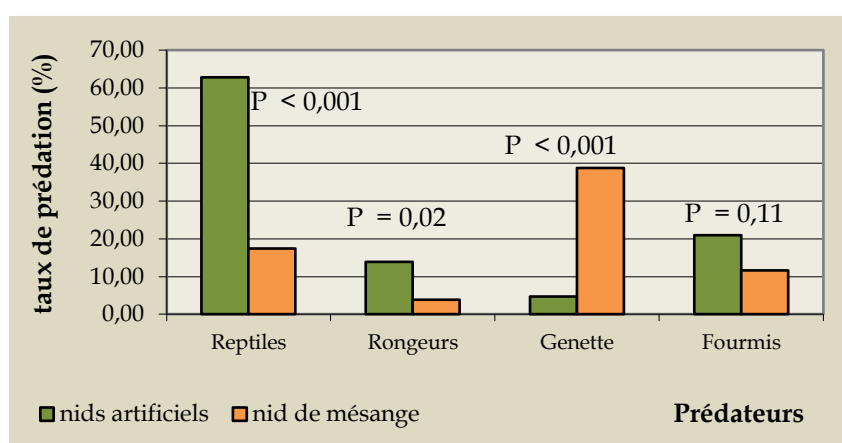


Figure 40 : Contributions des prédateurs (%) sur les nids naturels et les nids artificiels

3.2.3 Prédation en phase d'élevage

La phase d'élevage des poussins est l'étape de la reproduction où l'activité au nid devient plus importante, impliquant, d'une part, de fréquents allers retours au nid pour le nourrissage des poussins, ceci pouvant constituer un facteur d'attraction visuelle pour les prédateurs et, d'autre part, des effets sonores et olfactifs dus aux poussins au cours de leur croissance (quémantes de nourriture, rejet de fientes), inexistants au cours de la phase d'incubation des œufs. Cet ensemble de facteurs est au cœur de l'hypothèse stipulant un risque de prédation plus important au cours de cette phase de la reproduction (MARTIN *et al.*, 2000 ; MORENO-RUEDA, 2005) chez les oiseaux forestiers non cavicoles (*open-cup passerines*). Nous testerons cette hypothèse dans notre contexte d'étude.

3.2.3.1 Taux de prédation en phase d'élevage

A l'échelle régionale, le taux de prédation moyen est de 19,08 % au cours de cette phase de la reproduction (IC95% = 16,59 - 21,57) (n = 18 années). Le taux annuel montre une fluctuation relativement forte d'une année à l'autre, variant de 6,56% en 1991 (n = 61) à 34,78% en 2006 (n = 46) avec des différences hautement significatives entre les années ($X^2 = 39.02$, $df = 17$, $p = 0.0017$). (Figure 41).

Sur l'ensemble des prédateurs relevés en phase d'élevage (n = 59), 28,35% des cas sont des prédateurs partiels dont plus de 52% correspondent au prélèvement de deux ou trois poussins. (NB : Nous avons délibérément choisi de ne pas considérer la disparition d'un seul poussin comme une prédation car la plupart du temps, il s'agit de poussins morts, que l'on retrouve au pied de l'arbre, évacués par la femelle, ou enfouis sous le nid). Les poussins survivants sont toujours nourris par les parents et arrivent généralement au stade de l'envol. Dans trois cas seulement, la prédation partielle a été suivie par la mort des poussins restants.

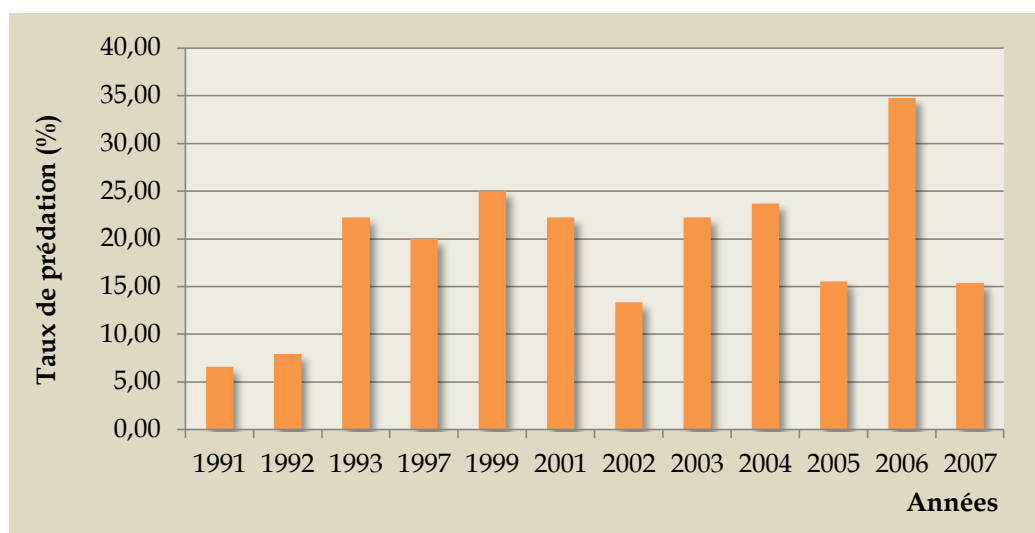


Figure 41 : Taux de prédation (%) annuels en phase d'élevage en subéraies de plaine

A l'échelle des habitats, la pression de prédation sur les pulli présente les mêmes tendances que celle de la phase de ponte-incubation (Figure 42). En effet, les subéraies de plaine présentent le taux de prédation moyen le plus important, avec 21,46% (IC95% = 19,22 - 23,70 ; n = 12 années), suivies par les aulnaies, avec 16,7% (IC95% = 4,91 - 28,48 ; n = 2 années). La pression de prédation la plus faible est observée dans les milieux d'altitude, avec seulement 6,7% (IC95% = 4,38 - 8,51 ; n = 4 années). Les différences testées sont très hautement significatives ($\chi^2 = 15.74$, $df = 2$, $p = 0.00038^{***}$).

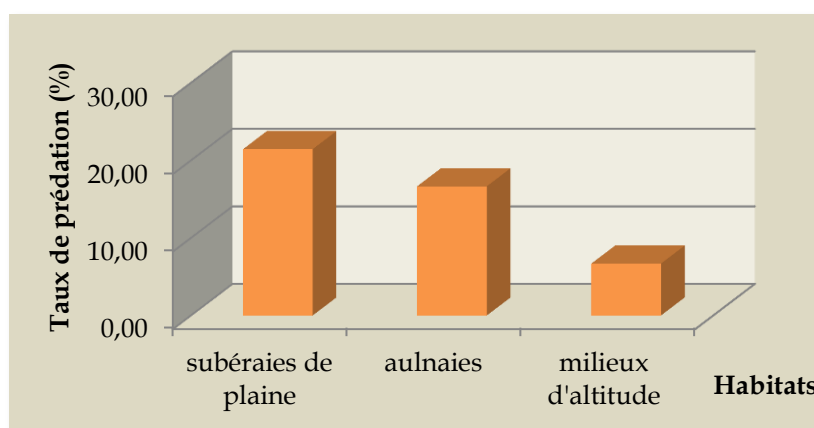


Figure 42 : Taux de prédation moyen sur les nichées dans les divers habitats

La typologie des prédateurs ne montre aucune prédation par les Reptiles et les Rongeurs (Figure 43) à cette phase de la reproduction. Le pic épeiche et la genette sont, sans conteste, les prédateurs dominants. Ils totalisent respectivement 46,27% et 43,28% des prédatons. Les Fourmis participent à hauteur de 8,96% et nous relevons 1,49% de prédation indirecte, c'est-à-dire de perte des poussins suite à la disparition des parents. La comparaison des contributions des différents prédateurs est très hautement significative ($X^2 = 78.1565$, $df = 5$, $p = 2.039e-15$). Par ailleurs, l'ensemble des prédatons observées sont relevées à 88,4% dans les subéraies de plaine.

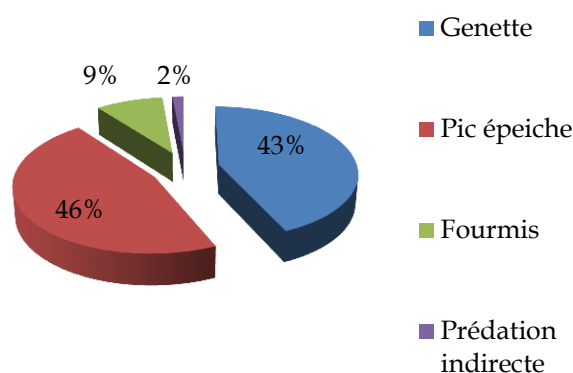


Figure 43 : Contributions relatives des prédateurs (%) à la prédation en phase de d'élevage

3.2.3.2 Phénologie de la prédation en phase d'élevage

Nous avons opté pour le partage de la durée de la période d'élevage en intervalles de dix jours afin d'illustrer l'évolution de la pression de prédation au cours des deux mois et demi (début avril - mi-juin) de présence des nichées (Figure 44). Ainsi, les premières prédatons apparaissent une semaine après que l'on ait noté les premières éclosions. Le rythme des prédatons suit alors étroitement celui des éclosions, les deux phénomènes atteignant un pic de fréquence à fin avril-début mai, pour diminuer de manière similaire jusqu'à la mi-juin. Une forte corrélation lie les deux paramètres (éclosions - prédation, $r = 0,96^{***}$, conforme à $p = 0,001$ et 5 ddl), contrairement à ce qui a été observé en phase de ponte-incubation.

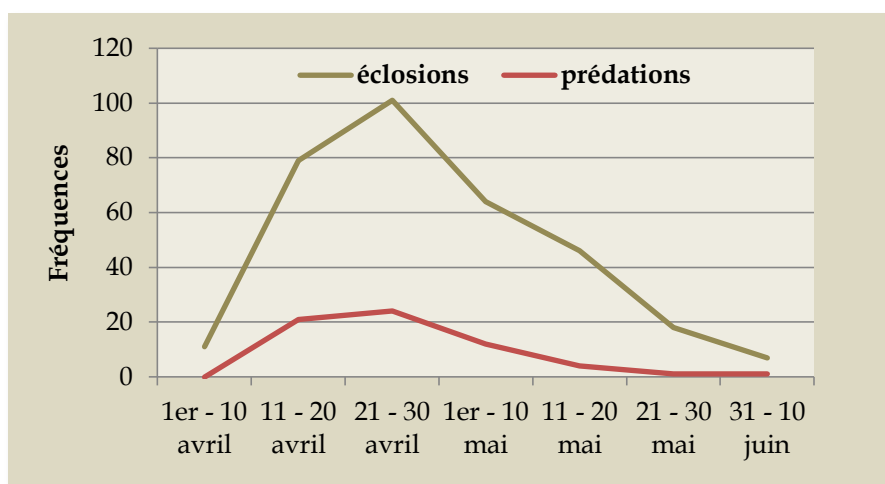


Figure 44 : Fréquences de prédation et d'éclosions au cours de la saison (Données cumulées)

Par ailleurs, encore à l'opposé de la phase de ponte-incubation, l'avancée de la saison de reproduction n'est pas marquée par une augmentation significative du taux de prédation. Le début de la saison de reproduction présente un taux de prédation de 25,31% (n = 158) contre 27,27% (n = 55) en fin de saison (Figure 45), la différence n'étant pas significative ($\chi^2 = 0,026$; P = 0,87 NS).

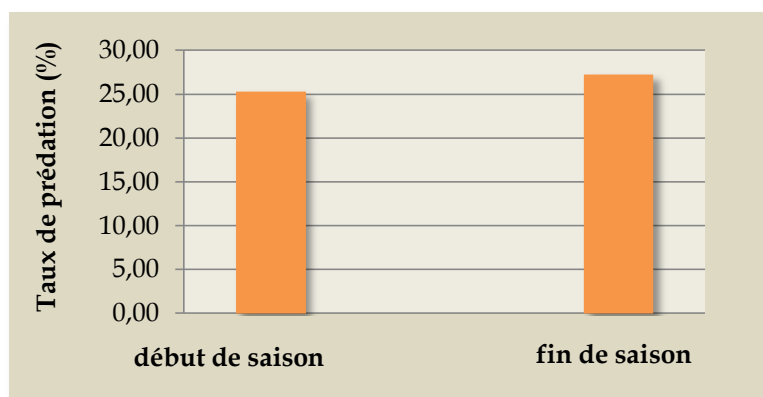


Figure 45 : Taux de prédation (%) sur les nichées en début (15 mars-30 avril) et fin de saison (01 mai-15 juin).

3.2.3.3 Prédation et taille des nichées

Certains auteurs tels que MARTIN *et al.* (2000) ont avancé que la prédation serait plus importante sur les grandes nichées, à cause de l'importante activité parentale induite lors du nourrissage de nombreux poussins ; les allers-retours plus fréquents lorsque les poussins sont nombreux augmenteraient le risque de prédation de manière significative. En parallèle, les grandes nichées seraient plus bruyantes en quémendant la nourriture, augmentant ainsi le risque de prédation. GÖTMARK (2002) a effectivement montré cet effet dans une étude sur la prédation des nids de mésange charbonnière (*Parus major*) par l'épervier (*Accipiter nisus*). Les nichées comptant 7 à 12 poussins étaient, en effet, plus fortement attaquées que celles comptant 2 à 6 poussins, et cela, en relation à l'activité parentale elle-même.

Au cours de notre étude, la taille des nichées n'a pas révélé d'influence sur le taux de prédation. En testant la différence des taux de prédation entre des nichées comptant jusqu'à 5 poussins (n = 68) et d'autres 7 poussins et plus (n = 94), celle-ci s'est révélée non significative (Tableau 19). D'autres essais traitant des tailles de nichées inférieures ou égales à 4 d'une part et supérieures ou égales à 8 d'autres part n'ont pas révélé des taux de prédation significativement différents.

Tableau 19 : effet de la taille des nichées sur la prédation

Taille des nichées	effectifs	Taux de prédation	Test khi ²
≤ 5	68	22,05%	X ² = 0,04 ; P = 0,84 NS
≥ 7	94	23,40%	

3.2.3.4 Prédation et âge des pulli

Le taux de prédation journalier moyen au cours de la phase d'élevage s'élève à 1,89 % (± 0,99) correspondant à 4,33 ± 2,28% de nids attaqués par jour au cours de cette phase.

La figure 46 indique une vulnérabilité plus marquée des poussins à l'âge de 15 jours (J15), rejoignant GÖTMARK & OLSSON (1997) qui spécifient que la prédation chez les passereaux en général et chez les mésanges en particulier est plus importante lorsque les jeunes au nid sont âgés d'une dizaine de jours ou plus, c'est-à-dire lorsque le plumage est complet.

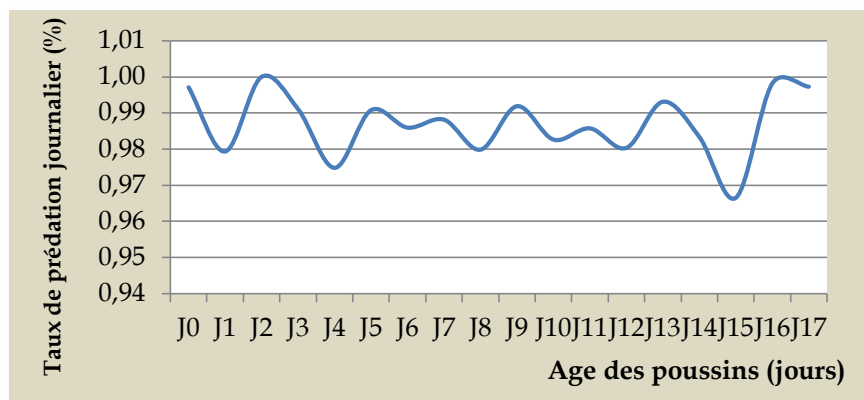


Figure 46 : Variation du taux de prédation journalier en fonction de l'âge des poussins

Dans notre cas, les probabilités de survie des individus durant les deux semaines d'élevage, calculées par la méthode de Mayfield (MAYFIELD, 1975 ; HENSLER & NICHOLS, 1981), confirment cette tendance. En effet, entre J0 et J8, un poussin a une probabilité de survie égale à 0,629. Celle-ci diminue à 0,556 au cours de la deuxième semaine, entre J9 et J17. Même si la différence ne semble pas importante, elle se révèle néanmoins significative ($\chi^2 = 4,5$; $P = 0,033^*$). L'acquisition du plumage complet chez les poussins d'une dizaine de jours ou plus correspond, en effet, à une demande alimentaire accrue, se traduisant par un rythme de nourrissage plus soutenu par les parents, ainsi que des quémantes plus bruyantes des poussins, augmentant ainsi le risque de prédation à un niveau non négligeable.

Dans ce sens, on peut concevoir que la taille des nichées ait une influence sur le risque de prédation, les nichées de grandes tailles portant ce risque à un niveau important. Nous avons vu précédemment que cet effet était inexistant sur la prédation générale. En revanche, cet effet est significatif chez un prédateur diurne tel que le pic épeiche notamment, qui totalise 65% des prédateurs sur les nichées de grande taille (≥ 7 oeufs) contre 33,33% sur les nichées de petite taille (≤ 5 œufs) ($X^2 = 3,8$; $P = 0,049$). Ce prédateur chas-

sant à vue détecterait plus facilement les nichoirs abritant de grandes nichées à cause d'une fréquence de visite parentale plus importante.

3.2.4 Stade œuf – stade poussin : quel est le plus vulnérable à la prédation ?

La comparaison des taux de prédation moyens propres aux deux stades de développement ne présentent pas de différences significatives (Tableau 20) sauf dans le cas des habitats d'altitude.

Tableau 20 : Taux de prédation sur œufs et pulli dans les divers habitats

	Taux de prédation moyen sur les œufs (%)	Taux de prédation moyen sur les pulli (%)	Tests
Régional	21,84 ± 14,14	17,6 ± 10,9	X ² = 2,36 ; P = 0,2 NS
Subéraies de plaine	24,38 ± 16,52	21,46 ± 8,0	X ² = 0,15 ; P = 0,69 NS
Aulnaies	21,59 ± 4,82	16,7 ± 23,6	Fisher test. P = 0,70 NS
Habitats d'altitude	14,33 ± 4,90	6,7 ± 5,0	Fisher test. P = 0,015*

Certains travaux indiquent un taux de prédation supérieur sur les poussins (STAKE & CIMPRISH, 2003 ; SCHAUB *et al.*, 1992 ; LILL, 1980), d'autres sur les œufs (LAU *et al.*, 1998). Parfois, il n'existe pas de différences (BERRY & LILL, 2003). Cette diversité de résultats traduit la diversité des modèles de prédation, selon les régions biogéographiques et les communautés de prédateurs impliqués (MARTIN *et al.*, 2000, KING & DEGRAAF, 2006). Dans le domaine méditerranéen, les travaux restent rarissimes dans ce sens ; SORACE *et al.* (2000), en Italie, observent une prédation plus importante sur les poussins, due aux serpents, responsables de plus de 50% des prédateurs chaque année.

En termes de survie, la probabilité de survie d'un nid au cours de la phase d'incubation se révèle néanmoins inférieure à celle calculée pour la phase d'élevage, les valeurs s'élevant respectivement à 0,381 et 0,466 (X² = 7,039 ; ddl = 1 ; p = 0,0079**).

Le modèle observé dans notre contexte serait lié à la nature des prédateurs eux-mêmes (LAHTI, 2009), notamment aux Reptiles, dont l'activité augmente avec l'arrivée des cha-

leurs estivales (SORACE *et al.*, 2000), chaleurs évidemment plus précoces dans la rive sud de la méditerranée. D'autre part, la nature et la structure des habitats eux même favoriseraient l'action de ces prédateurs. En effet, l'activité des Reptiles serait encore plus importante dans les subéraies de plaine, car ces milieux plus ou moins ouverts (particulièrement après le passage des incendies) sont caractérisés par un ensoleillement important. En comparaison, aulnaies et forêts d'altitude sont des milieux plus fermés et répondraient moins aux besoins thermiques des Reptiles.

Nous pensons que l'effet induit par l'action de la genette masquerait le rôle des Reptiles dans la prédation dans les subéraies de plaine. Dans les sites où les nichoirs n'ont pas été posés pendant une longue période, les Reptiles sont les prédateurs majoritaires, avec 80% des prédatons dans l'aulnaie, 47,36% dans les habitats d'altitude. Ces résultats confortent donc l'idée du rôle certainement dominant des Reptiles à la place de la genette.

CHAPITRE 4. EFFET DE LA PREDATION SUR LES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

4.1 PREDATION ET DATE DE PONTE

L'analyse globale n'indique pas de corrélation entre la date de ponte et le taux de prédation ($r = 0,04$, NS), tous stades confondus. En revanche, si on ne tient compte que du stade œuf durant la saison de reproduction, on détecte nettement une influence significative de la date de ponte ($r = 0,724^*$; $t_{\text{obs}} = 2,57$, $df = 8$). Les couvées tardives sont ainsi exposées à un plus grand risque de prédation. La fin de saison, comme on l'a montré dans les paragraphes précédents (*cf. paragraphe 3.2.2.3*), est effectivement marquée par une augmentation de la prédation.

4.2 PREDATION ET TAILLE DE PONTE

On observe une baisse constante de la taille de ponte sur la période 2003 – 2007 en subéraie de plaine, période correspondant à une présence continue des nicheris dans un même secteur. En effet, la taille de ponte moyenne décline de 7,45 œufs en 2003 à 6,29 en 2007 soit la perte de 1,16 œufs sur une durée de cinq années ($t = 2,74$; $ddl = 194$; $p = 0,006^{**}$). Cette baisse de la taille de ponte est également notée chez BOUSLAMA *et al.* (2001) (Figure 47) ; sur une période de trois années, entre 1998 et 2000, et dans le même secteur, la taille de ponte moyenne chute de 7,35 œufs à 6,15, soit une diminution de 1,2 œufs en trois années, l'analyse F de Snedecor indiquant une différence hautement significative ($p = 0,004^{**}$) (BOUSLAMA *et al.*, *op.cit.*).

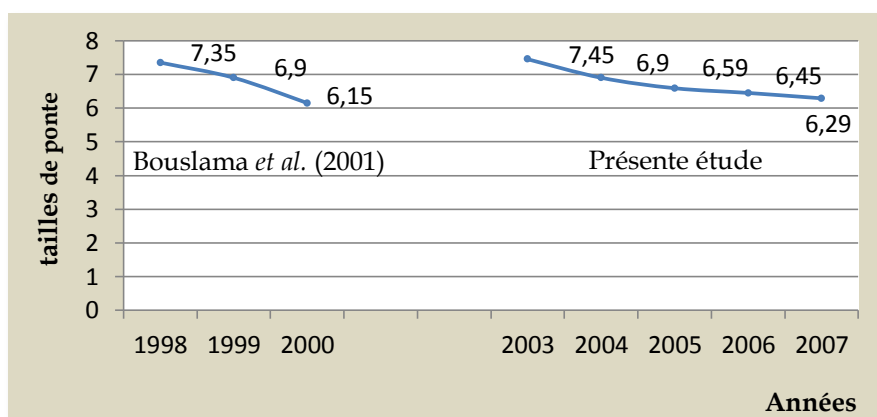


Figure 47 : Evolution des tailles de ponte moyennes au cours des années (BOUSLAMA et al., 2001 et présent travail)

Cette diminution de la taille de ponte représente vraisemblablement un ajustement phénotypique chez les mésanges, en réponse à un fort taux de prédation ou à un taux de prédation croissant dans le milieu. Cet effet a été clairement démontré par JULLIARD *et al.* (1997) chez la mésange charbonnière, ainsi que DOLIGEZ & CLOBERT (2003) chez le gobemouche à collier, confortant l'hypothèse par SLAGSVOLD (1982), puis LIMA (1987), sur l'effet de la prédation dans la réduction de la taille de ponte chez les oiseaux.

Cette réponse proximale et immédiate des femelles se montre nettement adaptative (SLAGSVOLD, 1982) car une taille de ponte réduite permet notamment de réduire le temps investi dans la ponte et l'élevage, diminuant ainsi le risque de prédation dans un contexte de forte prédation. En outre, en termes d'énergie allouée, elle permet une survie plus importante des adultes, soit pour la saison de reproduction ultérieure, soit pour une ponte de remplacement en cas de perte de la couvée.

Cette aptitude serait génétiquement déterminée (JULLIARD *et al.*, 1997) ; elle révélerait que les mésanges disposent de réponses phénotypiques à divers changements environnementaux relativement rapides et qu'elles seraient évolutivement adaptées à différents niveaux de prédation dans le milieu, niveaux probablement artificiellement augmentés par l'introduction des nichoirs dans le cas présent et à l'habitude de prédateurs tels que la genette à leur présence.

FONTAINE & MARTIN (2006b) précisent, par ailleurs, que les oiseaux peuvent évaluer le risque de prédation encouru dans le milieu. JULLIARD *et al.* (*op.cit*) parlent même d'une sorte de « mémoire du passé » partagée par toute la population ; Ces auteurs montrent en effet que des femelles nouvellement recrutées pondent moins d'œufs, au même titre que les femelles ayant déjà subi la perte de leurs nids par prédation auparavant. FONTAINE & MARTIN (*op.cit*), dans une expérience réalisée entre 2001 et 2004 au cours de laquelle ils débarrassent le site d'étude de ces prédateurs, observent, avec la diminution significative du risque de prédation ainsi générée, non pas de réponse dans le nombre d'œufs pondus mais dans l'augmentation de la taille des oeufs ainsi qu'un investissement parental plus important, améliorant ainsi les chances de survie des poussins.

4.3 PREDATION ET SUCCES REPRODUCTIF

La prédation au nid, de par la mortalité qu'elle entraîne sur les œufs et les poussins, affecte directement le succès reproductif au cours des années et dans les différents habitats. Les deux paramètres sont négativement corrélés ($r = - 0,83$, $n = 18$ années), avec une conformité très hautement significative du coefficient de corrélation ($t_{\text{obs}} = 5,95^{***}$, $df = 16$).

DISCUSSION GENERALE

Les nichoirs, outils pratiques ou biais importants ? Comparaison avec les cavités naturelles.

Depuis de nombreuses années, l'utilisation des nichoirs s'est largement diffusée dans les travaux traitant de la prédation au nid chez les oiseaux cavicoles et plus généralement sur les aspects liés à la reproduction. Leur usage pratique, comparé aux difficultés de localisation et d'accès aux cavités naturelles, permet de récolter de nombreuses données. Pour exemple, Mc CLEERY ET PERRINS (1991) ont installé 1000 nichoirs dans le bois de Wytham à côté de Londres, permettant de recueillir des données sur près de 300 couples de mésanges.

Les nichoirs permettent un contrôle aisé des expérimentations et l'étude de nombreux aspects qui seraient difficilement accessibles en cavités naturelles. On peut considérer que les nichoirs constituent une représentation raisonnable des cavités naturelles, même s'ils peuvent en différer par la taille, la forme ou la densité (KOENIG *et al.*, 1992). MOLLER (1989,1992) attire, toutefois, l'attention sur le fait que les nichoirs peuvent représenter des sites plus sécurisés que les cavités naturelles et diminuer la pression de prédation sur les nids, biaisant toute mesure sur les taux de prédation réels, cette diminution pouvant aller jusqu'à plus de 60% (MOLLER, 1994). Dans d'autres études, les taux de prédation relevés en nichoirs ne diffèrent pas significativement avec ceux observés en cavités naturelles (PURCELL *et al.*, 1997) ; NILSSON (1984) notamment ne trouve pas de différences dans le cas de la mésange bleue et la mésange nonnette *Parus palustris*. Dans d'autres cas, les taux de prédation se montrent plus importants dans les nichoirs (MILLER, 2002). Ces résultats contradictoires soulignent au moins l'insuffisance de travaux comparatifs entre les deux approches expérimentales (cavités naturelles *vs* nichoirs) et la difficulté de généralisation des résultats.

D'autre part, on admet que l'utilisation des nichoirs peut introduire plusieurs biais, notamment sur le comportement des prédateurs. NILSSON (1984) relève une différence dans

le rôle relatif des prédateurs : le pic épeiche par exemple est responsable de 17% des prédatations en cavités naturelles et 48% dans les nichoirs. Dans le cas présent, l'action de la genette sur les nids au cours de la ponte-incubation pourrait masquer l'action des prédateurs d'œufs. En effet, la destruction du nid avec ou sans œufs supprimerait les indices de passage d'un Reptile ou d'un Rongeur.

Par ailleurs, le nettoyage des nichoirs avant chaque saison de reproduction pourrait entraîner la diminution de la charge parasitaire et favoriser ainsi une meilleure croissance des poussins ; Selon MOLLER (1989, 1992), le succès reproductif en serait amélioré et le risque de prédation diminué. Cette hypothèse a été néanmoins infirmée par MAZGAJSKI (2007).

En outre, l'observateur peut laisser des sentiers odorants que suivrait un prédateur jusqu'au nid et des visites trop fréquentes peuvent perturber le comportement des parents (alarmes, paniques) ou simplement provoquer l'abandon des couvées temporairement ou définitivement, exposant les nids à la prédation (MAJOR, 1999). Néanmoins, cet effet va dépendre de la nature des prédateurs impliqués et de leur comportement vis-à-vis de l'observateur. Certains prédateurs éviteraient les chercheurs et leurs traces, participant à l'augmentation du succès reproductif, pendant que d'autres (Corvidés) seraient attirés par la présence humaine (IBANEZ-ALAMO *et al.*, 2011).

Le nombre et la densité de nichoirs placés peut affecter également la densité des nicheurs et les modalités de la prédation, perturbant ainsi le modèle naturel. SORACE *et al.* (2004) montrent à cet effet que la diminution de la densité des nichoirs induit une diminution de la prédation par la martre *Martes martes*.

La prise en compte de ces biais, supposés ou avérés, implique des conditions rigoureuses dans l'utilisation des nichoirs ; MOLLER (1989), ainsi que LAMBRECHTS *et al.* (2010), recommandent de préciser les dimensions et le diamètre du trou d'envol des nichoirs ainsi que leur densité sur le site, l'épaisseur des parois et l'orientation des nichoirs. De plus, il est utile de préciser si les nichoirs sont enlevés à la fin de la saison de reproduction, s'ils sont nettoyés ou si leur position ou leur densité est modifiée d'une année à l'autre. Dans notre

cas, le placement continu des nichoirs dans un même site a entraîné une augmentation significative de l'action de la genette entre le début et la fin de l'étude, particulièrement entre 2005 et 2006, période pendant laquelle les nichoirs n'ont pas été enlevés, mais juste nettoyés avant la saison de reproduction suivante. Cette augmentation de la prédation par la genette constitue visiblement un artefact noyant probablement les effets des autres prédateurs. A ce stade, nous recommandons que pour toute autre étude utilisant des nichoirs, ceux-ci ne soient pas placés sur de longues durées dans un même site.

Quelles sont les limites des inférences que l'on peut tirer à partir d'une étude en nichoirs ? Dans le présent travail, si la genette et les Reptiles se sont révélés comme les principaux prédateurs des nichoirs, le sont-ils également dans les cavités naturelles ? Le pic épeiche jouera-t-il un rôle aussi actif sur les nids en cavités naturelles ?

Des modèles de prédation à la communauté de prédateurs

Les nichoirs, en tant que substituts des cavités naturelles (KOENIG *et al.*, 1992), nous ont-ils permis de connaître la composition de la communauté de prédateurs des nids de mésange bleue et leurs parts dans la prédation totale ? WEIDINGER (2008) précise qu'un point d'intérêt dans l'étude de la prédation est la connaissance des prédateurs *dominants* ou prédateurs *majeurs* selon MOORE et ROBINSON (2004), car ce sont eux qui pèsent le plus sur la dynamique des systèmes prédateur-proie.

La connaissance de ces prédateurs demeure toutefois un problème de taille d'échantillon. Au-delà de 50 cas de prédation recensés, précise WEIDINGER (2008), on peut raisonnablement dresser la liste des prédateurs dominants et leurs parts respectives dans la prédation totale. Dans la présente étude, avec 173 cas de prédation recensés, on peut raisonnablement affirmer que les prédateurs dominants, dans le contexte de notre étude, sont la genette commune avec 35,3% de la prédation totale, le lézard ocellé avec 21,4%, le pic épeiche avec 18,4% et les fourmis avec 11% (Figure 48). Loin derrière figurent les rongeurs avec une part de seulement 4% dans la prédation totale.

La connaissance des prédateurs et de leur éthologie, demeure un objectif fondamental dans la compréhension de leurs effets sur les populations proies (LAHTI, 2009). La vidéo-identification reste un des moyens les plus fiables dans ce sens. Au cours de cette étude, l'identification des prédateurs s'est basée d'abord sur la connaissance des prédateurs potentiels évoluant dans le milieu étudié. L'observation directe d'évènements de prédatons demeure un évènement aléatoire et demande une présence continuelle sur le terrain. En 2003, nous avons effectué des tranches d'observations de deux heures tôt le matin, ou en fin d'après-midi, cumulant plus de 10h d'observation directe, sans succès.

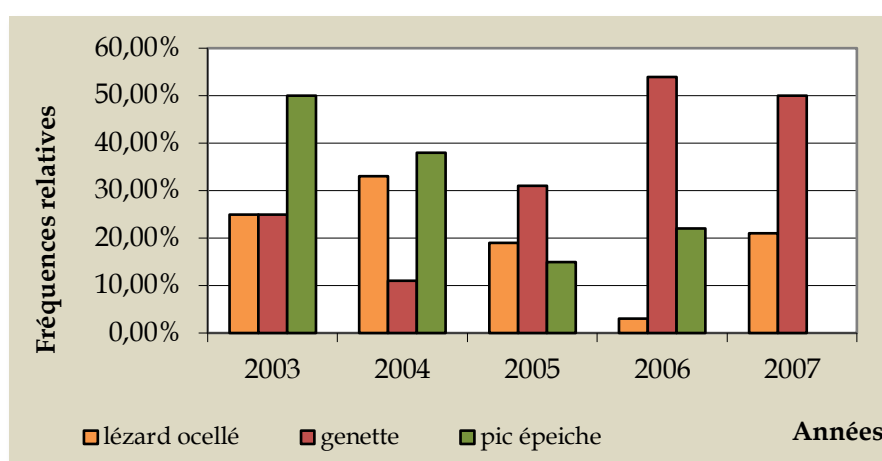


Figure 48 : Contributions relatives des prédateurs dominants à la prédation annuelle

Les données bibliographiques, ensuite, ont été d'une aide essentielle dans la détermination des prédateurs sur la base des modèles observés sur le terrain. La bibliographie reste cependant insuffisante car des spécificités éthologiques dans les stratégies de chasse peuvent différer pour un même type de prédateur d'une région biogéographique à une autre.

La mésange bleue ultramarine, sous espèce nord-africaine, subit-elle plus de prédation que sa congénère européenne ?

Les données comparées suggèrent que oui. MCCLEERY et PERRINS (1991) rapportent un taux de prédation au nid de plus de 30% en Angleterre dans une chênaie mixte ; Ce chiffre englobe néanmoins une population de mésanges bleues et charbonnières. DUNN (1977) indique un taux de prédation de 19,1% dans le même lieu. En Hollande, NILSSON (1984) enregistre 18,5% de nids attaqués dans une formation mixte. CHRISTMAN & DHONT (1997),

citant divers travaux sur les Paridés en cavités naturelles, avancent des taux de prédation variant de 14% à 71%. Notre étude rapporte un taux de prédation annuel moyen de 36,44%, allant jusqu'à 74,19% en 2007. Dans les subéraies de plaine, formations forestières dominantes, la pression de prédation s'élève à 42,06%.

MORENO (2004) ainsi que BECHET *et al.* (1998), rapportant SUAREZ & MANRIQUE (1992), avancent même qu'un taux de prédation plus important «*semble être la règle dans la zone méditerranéenne* ». Cette hypothèse, associée à la pauvreté des habitats en ressources aux limites de l'aire de répartition, illustre la nature d'*habitats marginaux*, selon TOME (2003), des milieux forestiers nord-africains.

Des analyses comparatives de la biologie de la reproduction de la mésange bleue dans des habitats euro-méditerranéens ont rapporté un succès reproductif plus faible, souvent attribué à une réduction significative de la disponibilité alimentaire et/ou de plus grandes charges ecto-parasitaires sur les poussins en Afrique du nord (ZIANE *et al.*, 2006). Cependant, la charge parasitaire a montré peu d'influence sur la mortalité des poussins de mésange bleue en sud-méditerranée car ceux-ci montraient une capacité de résistance aux parasites (BOUSLAMA *et al.*, 2001). Cette capacité de résistance s'expliquerait par un nourrissage plus important des poussins par les parents comme le montrent BOUSLAMA *et al.* (2002). En effet, les nichées parasitées étaient plus fréquemment nourries que des nichées expérimentalement déparasitées.

A ce titre, on peut supposer que l'importance relative de l'activité parentale de nourrissage (en réponse aux charges parasitaires plus importantes dans le sud méditerranéen) pourrait augmenter significativement le risque de prédation, expliquant au moins en partie les taux de prédation supérieurs observés dans cette partie de la méditerranée.

La prédation : source principale de mortalité au nid

La prédation s'est révélée être la principale source de mortalité au nid dans cette étude (Tableau 21). En moyenne, 75,63% ($\pm 16,49\%$) des individus morts l'ont été par prédation, les autres causes de mortalité tenant dans les abandons des couvées ou une mauvaise

condition sanitaire ; Dans ce dernier cas, les poussins sont retrouvés très affaiblis et prostrés au nid, particulièrement en cas de forte infestation parasitaire (BOUSLAMA, 2003). En 2006, cette contribution est allée jusqu'à plus de 93%.

Rejoignant nombre de travaux traitant de la prédation au nid chez les oiseaux (SKUTCH, 1949 ; RICKLEFS, 1969 ; MARTIN, 1993), la prédation se révèle être la source principale de mortalité au nid pour les populations de mésanges bleues d'Afrique du nord.

Tableau 21 : Part de la prédation dans la mortalité totale (* : Nombre d'individus)

Années	Mortalité due à la prédation	Mortalité autre	Prédation/mortalité totale (%)
2003	18*	17	51,42
2004	74	22	77,08
2005	77	35	68,75
2006	81	6	93,10
2007	72	10	87,80

Dans le contexte particulier où elles évoluent, à savoir à la limite sud de leur aire de répartition, la mésange bleue nord-africaine *Cyanistes caeruleus ultramarinus* se trouverait confrontée à un contexte écologique contraignant, à savoir et en premier lieu, une saison de reproduction plus courte, limitant la disponibilité des ressources alimentaires dans le temps (au cours de la saison et de la journée) pour l'élevage des poussins. Ceci expliquerait la fécondité plus faible des femelles des mésanges méditerranéennes et nord-africaines a fortiori (CHABI *et al.*, 1995 ; FARGALLO, 2004), comparativement aux mésanges bleues européennes, le compromis (trade-off) entre la survie des poussins et celle des parents conduisant à une réduction de la taille de ponte (DHONT, 2001).

En deuxième lieu, la prédation jouerait un rôle important dans la réduction de la taille de ponte dans le contexte sud-méditerranéen. Le rôle de la prédation dans la réduction de la taille de ponte a déjà été avancé par SLAGSVOLD (1982), LIMA (1987), MARTIN (1995) et GÖTMARK (2002). Produire moins d'œufs constituerait un trait adaptatif avantageux en présence d'une forte prédation, car cela permettrait aux parents de se réinvestir plus faci-

lement dans une ponte de remplacement (JULLIARD *et al.*, 1997), ou de réduire les coûts énergétiques pour une meilleure survie individuelle.

La prédation, agissant en facteur de mortalité majeur au nid, représenterait un facteur ultime agissant en parallèle à la disponibilité des ressources sur les traits d'histoire de vie des populations de mésanges bleues méditerranéennes, induisant des aspects adaptatifs particuliers.

Quelle utilité pour les nids artificiels ? Comparaison avec les nids naturels

Les expérimentations sur nids artificiels ont pour origine l'idée que les résultats observés sur ce type de nids pouvaient être extrapolés aux nids naturels. L'intérêt pour ces nids répondait à des besoins de recherche dans la perspective de mise au point de stratégies de gestion de populations, suite au déclin de plusieurs populations d'oiseaux nord-américains (THOMPSON & BURHANS, 2004).

MAJOR & KENDHAL (1996) précisent que les nids artificiels ne représentent qu'une « première approximation » dans l'étude de la prédation. Ils peuvent contribuer à l'identification des prédateurs et des facteurs qui influent sur leur activité, mais les observations qui en découlent ne peuvent constituer que des éléments d'indication et de réflexion sur les processus qui affectent les nids naturels.

Nombre de travaux ayant procédé à ce type de comparaisons ont rapporté des résultats divers, la différence étant parfois significative (PÄRT & WRENTENBERG, 2002), parfois non (GREGOIRE *et al.*, 2003). Parfois, les nids artificiels enregistrent un taux de prédation plus important (MEZQUIDA & MARONE, 2003 ; BECHET *et al.*, 1998), parfois moins (Figure 49).

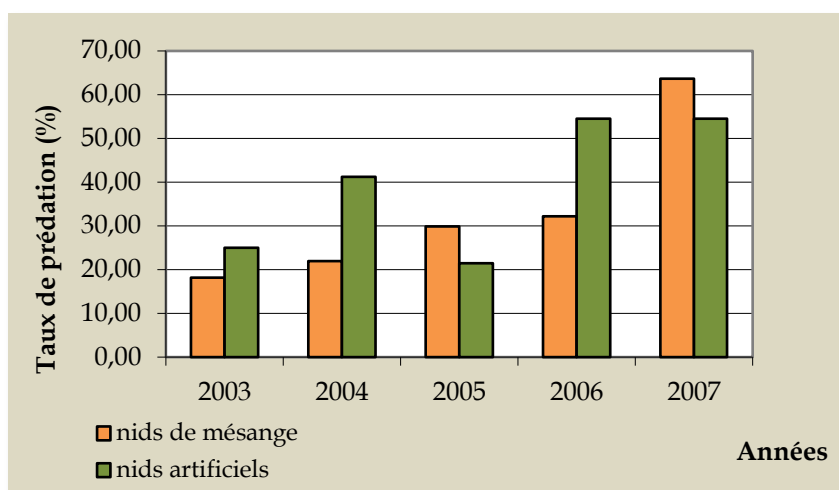


Figure 49 : Taux de prédation sur nids naturels et nids artificiels

Plusieurs facteurs pourraient expliquer l'existence d'une différence entre les deux types de nids : les conditions d'expérimentation, telles que l'aspect et l'apparence des nids artificiels placés dans les nichoirs (MARTIN, 1987 ; PÄRT & WRETENBERG, 2002 ; BURKE *et al.*, 2004), la visibilité des nids pour les prédateurs (WEIDINGER, 2002), le type d'habitat, et en amont, la composition de la communauté locale de prédateurs (type de prédateurs et modes d'action) (NOUR *et al.*, 1993 ; GREGOIRE *et al.*, 2003 ; GUSTAFSON, 2005), rendant très délicate toute extrapolation d'un milieu à un autre et soulignant la diversité des modèles de prédation dans ce sens.

Dans notre cas, les deux catégories de nids attirent des prédateurs similaires, en regard aux modèles de prédation observés. La fréquence de ces modèles est cependant différente, indiquant vraisemblablement l'action de facteurs attractifs différents pour les deux types de nids (THOMPSON & BURHANS, 2004) ou que les facteurs considérés agissent de manière différente sur les prédateurs.

Si sur les nids de mésange, la genette se montre le prédateur le plus actif, avec 35% des cas de prédation sur les œufs, suivi par les reptiles avec 26%, les nids artificiels exercent très peu d'attraction sur la genette ($\chi^2 = 30,81$, $P < 0,001^{***}$). Sachant que ce prédateur présente un mode de vie crépusculaire et nocturne (LUNDRIGAN & CONLEY, 2000), et en raison de l'absence d'activité des mésanges au cours de la nuit, on peut affirmer que c'est essentiel-

lement par l'odorat que la genette opère une distinction entre les deux types de nids. Le placement d'appât (morceaux de viande de volaille) dans certains nids artificiels n'a apparemment pas altéré la capacité de distinction de la genette.

Ce prédateur combinerait différentes stratégies de recherche (SMALL, 2005). Si on considère que la genette entame sa recherche tôt le matin ou avant la tombée de la nuit (deux observations de l'espèce en fin d'après-midi, moments durant lesquels les mésanges sont encore actives, la chasse à vue, par localisation des parents, serait une stratégie non négligeable. Au cours de la nuit, la genette n'aurait aucun mal à distinguer les nichoirs, visiblement guidée par son odorat qui joue un rôle important dans ce cas (LARIVIERE & CALZADA, 2001), au même titre que nombre de mammifères prédateurs de nids d'oiseaux, inexistant dans notre région biogéographique, tels que l'écureuil, la belette ou la martre, mais prédateurs actifs en Europe continentale (SMALL, 2005 ; PÄRT & WRETENBERG, 2002).

La disparition des œufs du nid, due aux Reptiles, avec l'observation fréquente de traces de dentition de lézard sur les œufs non prélevés ou retrouvés à distance du nid, est le modèle majoritairement observé sur les nids artificiels (62,79% des cas) ($\chi^2 = 41,37$, $P < 0,001^{***}$). A deux reprises, nous avons pu capturer des lézards ocellés à l'intérieur des nichoirs. L'augmentation de la fréquence de prédation par les Reptiles de plus du double sur les nids artificiels montrerait dans ce cas, que la vigilance parentale dans la défense du nid jouerait un rôle déterminant pour ce type de prédateurs. Nous avons pu observer une mésange attaquant et faisant fuir un lézard ocellé !

Les nichoirs abritant des nids artificiels étant noyés parmi ceux abritant les nids naturels de mésange, on peut raisonnablement avancer que l'activité parentale dans la défense du nid est le facteur qui expliquerait les différences observées entre les deux catégories de nids dans notre étude. Cet effet a, par ailleurs, été montré par CRESWELL (1997) dans une étude sur le merle noir *Turdus merula*, en Angleterre.

L'activité des parents constituerait, au contraire, un facteur d'attraction visuel pour des prédateurs tels que le pic épeiche (pour les nids naturels) car les prédateurs aviens sont connus pour localiser les nids à vue, d'autant plus que la végétation est claire (REMES,

2005 ; MARTIN & JORON, 2003 ; BULLER & HAMILTON, 2000, ANDREN, 1992). Dans une expérimentation relative à la visibilité des nidoirs que nous avons réalisée, le pic épeiche était responsable de 45,45% des prédateurs (n = 11) sur les nidoirs visibles, contre 12,5% sur les nidoirs peu visibles (n = 16), la différence étant très proche de la signification ($\chi^2 = 3,68$; P = 0,055).

Actuellement, l'utilisation des nidoirs artificiels devient largement controversée (ROPER, 1992 ; PÄRT & WRETENBERG, 2002 ; MEZQUIDA & MARONE, 2003 ; MOORE & ROBINSON, 2004). La principale critique réside dans l'aspect des nidoirs artificiels et leur degré de ressemblance avec les nidoirs naturels. De fait, les prédateurs pourraient répondre différemment aux deux types de nidoirs, comme nous avons observé, voire même attirer des prédateurs différents (BURKE *et al.*, 2004, THOMPSON & BURHANS, 2004).

Souvent, il existe peu de correspondance entre les deux types de nidoirs, particulièrement dans l'aspect des œufs artificiels utilisés ; Des œufs en plastique, en cire, ou des œufs de cailles ont été utilisés dans ce type de travaux (NOUR *et al.*, 1993 ; BAYNE *et al.*, 1997 ; ESTRADA *et al.*, 2002). L'utilisation des œufs de caille semble progressivement disparaître car elle entraînerait une sous-estimation de l'action de petits mammifères qui ne pourraient détruire ces œufs volumineux (BAYNE *et al.*, 1997 ; ROPER, 1992).

CONCLUSION

Les populations de mésange bleue des habitats forestiers du nord-est algérien évoluent dans un contexte sud méditerranéen caractérisé par des contraintes environnementales particulières, relativement aux populations qui évoluent vers le centre de l'aire de distribution de l'espèce. Ces contraintes sont incarnées, d'une part, par la situation marginale de ces populations, à la périphérie sud de l'aire de distribution, et d'autre part, par un contexte écologique méditerranéen, imposant une courte saison de reproduction et une pauvreté relative des milieux en ressources trophiques.

Dans ce contexte, nos résultats montrent que ces populations subissent, lors de la nidification, une prédation causant une perte annuelle moyenne de plus de 36% des nids. Cette pression de prédation serait plus importante que pour les populations vivant dans des latitudes plus nordiques, dans les régions centre ou nord-paléarctique. On relève en effet, un taux de prédation moyen de 27,5%* dans des formations caducifoliées ou mixtes dans ces contrées. L'information concernant directement les régions de la rive nord de la méditerranée est rare, voire inexistante.

Les populations locales subissent les attaques d'un pool de prédateurs, visant aussi bien les œufs, les poussins que les adultes. Ces prédateurs appartiennent à plusieurs groupes taxonomiques : les Mammifères, les Oiseaux, les Reptiles et les Insectes, dont les modalités de prédation ont été décrites précédemment. Les prédateurs dominants sont la genette commune, le lézard ocellé et le pic épeiche. Viennent ensuite les fourmis qui profitent de l'abandon des nids pour attaquer les œufs ou les poussins. Les prédateurs les moins impliqués sont les Rongeurs, avec seulement 4% de la prédation totale.

En termes d'habitats, c'est dans les subéraies de plaine que la pression de prédation est la plus importante, comparativement aux taux relevés dans les aulnaies et les milieux d'altitude.

Le taux de prédation moyen a montré une augmentation significative au cours des années, attestant de l'habituation des prédateurs, particulièrement la genette, à la présence des nidoirs. En conséquence, nous avons observé une baisse significative du succès reproducteur moyen, affectant ainsi le recrutement local de nouveaux reproducteurs.

Parallèlement, et fait plus inattendu, nous avons détecté une réponse proximale de la part des mésanges face à un taux de prédation croissant, par une baisse significative de la taille de ponte moyenne, ce qui révèle une capacité d'ajustement phénotypique qui permettrait d'améliorer le fitness individuel, face à une contrainte environnementale s'exerçant de manière plus aigüe. Du reste, dans toutes les situations, la prédation reste la principale source de mortalité chez les oiseaux reproducteurs, affectant aussi bien les adultes que les œufs et les poussins. En effet, sur cinq années, plus de 75% des individus morts l'ont été par prédation.

Longtemps négligée, cette source de mortalité exerce une pression sélective suffisamment importante pour être prise en compte dans l'explication de la fécondité plus faible des mésanges bleues nord-africaines, dont on a longtemps tenu pour responsable la seule disponibilité des ressources dans le milieu. Ainsi, la faiblesse relative de la fécondité des mésanges ultramarines résulterait de l'action synergique de l'ensemble de ces facteurs environnementaux, ainsi que des compromis ou *trade offs* par lesquels les mésanges répondent face à l'action de ces facteurs.

Une des questions les plus visées dans ce type de travaux est de savoir quel est le stade de développement (œuf ou poussin) qui est le plus affecté par la prédation. L'intérêt de cette question est qu'elle peut révéler des traits spécifiques de l'éthologie des prédateurs (par quoi sont-ils spécifiquement attirés), ainsi que des particularités comportementales des proies.

Dans notre cas, on n'observe pas de différence dans la pression de la prédation sur les œufs et les poussins (21,84% contre 17,6%). Selon les années, un des stades est plus fortement soumis aux attaques des prédateurs et inversement. Si on a pu cerner les modalités

spécifiques des prédateurs dans leur attirance et leurs modalités d'attaque, ainsi que les traits généraux du comportement des proies au cours de la nidification, on peut encore difficilement expliquer les variations observées dans les taux de prédation sur les œufs et les poussins. On peut au moins avancer que ces variations sont en relation directe avec les variations démographiques des populations locales de prédateurs.

Parallèlement aux observations menées sur les nids naturels, des nids artificiels installés en subéraie de plaine, au milieu des nids naturels, ont procuré des observations qui nous ont permis de confirmer l'action de certains prédateurs et de mieux appréhender leur comportement vis-à-vis des proies. Les nids artificiels ne subissent pas de pression de pression significativement différente de celle relevée sur les nids naturels. Les premiers subissent ainsi un taux de prédation moyen de 39,3% contre 33,15% pour les nids naturels.

La majorité de la prédation sur les nids artificiels est due au lézard ocellé avec près de 63% des attaques de la part de ce prédateur. Deux faits intéressants ressortent de la confrontation de ces derniers résultats. Le premier souligne une capacité de distinction nette de la part de la genette commune entre les deux types de nids. Ce prédateur nocturne semble bien détecter les nids de mésanges par leur odeur spécifique, et dédaigne les nids artificiels placés aux alentours. Même l'utilisation d'appât odorant dans les nids artificiels, dans une expérimentation, n'a pas montré d'effet sur la genette.

La deuxième observation a montré que les autres prédateurs du stade œuf (lézards, fourmis et rongeurs) ont plus fortement attaqués les nids artificiels. Ce fait est à mettre, très vraisemblablement, sur le compte de l'absence de parents défenseurs dans les nids artificiels, et souligne donc, à contre coup, le rôle primordial de la défense parentale des nids naturels.

La prédation est un phénomène naturel dont les modalités sont déterminées par trois composantes : les spécificités éthologiques des prédateurs, le comportement des proies (parents et poussins) et les caractéristiques de l'habitat (emplacement du nid). Ces trois composantes déterminent un large spectre de modèles de prédation selon les régions biographiques et les habitats. La compréhension des effets de la prédation au nid ne peut se

faire d'une manière satisfaisante sans la connaissance des spécificités éthologiques des prédateurs.

Dans ce cadre, on recommande l'utilisation de caméras vidéo placées à proximité du nichoir ou à l'intérieur. Bien que nécessitant une logistique relativement coûteuse, cette méthode aurait l'avantage d'établir, pour un habitat donné, et d'une manière précise, la liste des prédateurs dominants affectant les nids d'une espèce déterminée, et de décrire avec précision les modalités d'action de chaque prédateur, particulièrement si l'on considère les possibles chevauchements entre des espèces proches. L'utilisation des caméras ne doit diminuer en rien le rôle de l'observation et de l'expérience de terrain du chercheur.

En deuxième lieu, l'utilisation des nichoirs, tout en précisant leur description et, rigoureusement, la manière dont ils sont gérés sur le terrain, ne devrait pas s'étaler sur plusieurs années consécutives pour éviter le biais induit par l'habituation des prédateurs à la présence des nichoirs, l'objectif étant d'approcher le phénomène naturel. Par conséquent, la pose des nichoirs ne devrait pas excéder deux années successives ou alors être réalisée dans un secteur d'habitat suffisamment éloigné.

Enfin, l'utilisation des nids artificiels devrait être soigneusement planifiée. Il est fondamental de préciser le moment et la durée d'exposition des nichoirs. Un soin particulier doit être apporté à l'aspect des nids et des œufs utilisés, en évitant tout biais généré par l'observateur, tels que les odeurs. Il est recommandé, à ce titre, d'utiliser des gants en plastique lors de la pose des œufs artificiels.

Les populations de mésange bleue nord africaines sont soumises à de fortes pressions sélectives, due à la marginalité de leurs habitats, situés à la périphérie de l'aire de répartition. Ces pressions sélectives sont représentées d'une part, par une disponibilité plus faible de ressources pour l'élevage des jeunes, à laquelle les populations ont répondu par la diversification de leur régime alimentaire et la réduction de la taille de ponte. D'autre part, les fortes charges parasitaires relevées dans cette partie de l'aire de répartition ont induit un rythme de nourrissage des poussins plus important au cours de leur croissance afin de pallier aux effets négatifs des parasites. Enfin, des niveaux de prédation supé-

rieurs, participeraient à la sélection d'une taille de ponte moins importante, permettant aux parents de se réinvestir à moindre coût énergétique dans une ponte de remplacement.

Les relations prédateurs-proies sont connues pour générer des adaptations particulières chez les deux composantes du couple, dans le cadre d'une coévolution continue. Ces adaptations sont d'ordres aussi bien morphologiques que comportementales. Ces coévolutions seraient à l'origine des différences observées entre les populations nord-africaines et continentales européennes, de sorte que des remaniements taxonomiques actuels proposent un statut d'espèce aux populations de mésange bleue évoluant entre les îles Canaries et la Tunisie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMIK, P. & KRÁL, M. (2008).** Nest losses of cavity nesting birds caused by dormice (*Gliridae*, *Rodentia*). *Acta Theriologica*. 52 (2) : 185 – 192.
- ALROUECHDI, K. (1981).** Relations comportementales et trophiques entre *Chrysoperla carnea* (*Neuroptera*, *Chrysopidae*) et trois principaux ravageurs de l'olivier. *Neuroptera International*. 1(3) : 122 – 134.
- ANDREN, H. (1992).** Corvid density and nest predation in relation to forest fragmentation : A landscape perspective. *Ecology*. 73(3) : 794 – 804.
- BANG, P. & DAHLSTRÖM, P. (1999).** Guide des traces d'animaux. Les indices de présence de la faune sauvage. *Delachaux & Niestlé*. 264 p.
- BARBAULT, P. (1981).** Ecologie des populations et peuplements. *Masson*. Paris. 200 p.
- BAYNE, E.M., HOBSON, K.A. & FARGEY, P. (1997).** Predation on artificial nest in relation to forest types : contrasting the use of quail and plasticine eggs. *Echography*. 20 : 233 – 239.
- BECHET, A., ISENMANN, P. & GAUDIN, R. (1998).** Nest predation, temporal and spatial breeding strategy in the woodchat shrike *Lanius senator* in mediterranean France. *Acta oecologica*. 19(1) : 81 – 97.
- BELLMAN, H. (1999).** Guide des abeilles, bourdons, guêpes et fourmis d'Europe. Identification, comportement, habitat. *Delachaux & Niestlé*. 336 p.
- BELOUAHEM-ABED, D., BELOUAHEM, F. & DEBELAIR, G. (2009).** Biodiversité floristique et vulnérabilité des aulnaies glutineuses de la Numidie Algérienne (N.E Algérien). *European Journal of Scientific Research*. 32(3) : 329-361.
- BENYACOUB, S. (1993).** Ecologie de l'avifaune forestière nicheuse de la région d'El Kala (nord-est algérien). *Thèse.doc.Univ.Bourgogne.laboratoire d'écologie*. 287 p.
- BENYACOUB, S. & CHABI, Y. (2000).** Diagnose écologique de l'avifaune du parc national d'El Kala. *Synthèse*. 7 : 1 – 98.
- BENYACOUB, S., LOUANCHI, M., BABA AHMED, R., BENHOUBOU, S., BOULAHBAL, R., CHALABI, B., HAOU, F., ROUAG, R. et ZIANE, N. (1998).** Plan directeur de gestion du parc national d'El Kala et du complexe de zones humides (wilaya d'El Tarf). *Direction générale des forêts*. 300 p.

- BERRY, L. & LILL, A. (2003).** Do predation rates on artificial nests accurately predict predation rates on natural nests ? The effects of nest type, egg type and nest-site characteristics. *Emu*. 103 : 207 – 214.
- BLONDEL, J. (1985).** Habitat selection in islands versus mainland birds. In CODY, M.L. ed : Habitat selection in birds. *Aca.press, Orlando, San Diego*. 477 – 516.
- BLONDEL, J. (1995).** Biogéographie. Approche écologique et évolutive. *Masson. Paris*. 291 p.
- BLONDEL, J., DIAS, P.C., MAISTRE, M. & PERRET, P. (1993).** Habitat heterogeneity and life-history variation of mediterranean blue tits (*Parus caeruleus*). *The Auk*. 103(3): 511 – 520.
- BLUMSTEIN, D.T & DANIEL, J.C. (2005).** The loss of anti-predator behavior following isolation on islands. *Proc. R. Soc. B*. 272 : 1663 – 1668.
- BOUKHEROUFA, M. (2005).** Contribution à l'étude du régime alimentaire de la genette commune (*Genetta genetta*) au parc national d'El Kala : Identification taxonomique et étude de la variation saisonnière des items proies. *Thèse Magister.Univ.Badji Mokhtar. Annaba*.86 p.
- BOUKHEROUFA, M., SAKRAOUI, F., BENYACOUB, S., GIRAUDOUX, P., & RAOUL, F. (2009).** Ecologie alimentaire de la genette commune (*Genetta genetta*) dans un écosystème forestier du parc national d'El Kala (nord-est algérien). *Mésogée*. 65 : 83 – 91.
- BOUKHRISS, J., SELMI, S. & NOUIRA, S. (2009).** Bird nest predation in a southern Tunisian oasis habitat : No evidence of edge effect. *Acta Oecologica*. 35 : 174 – 181.
- BOUSLAMA, Z. (2003).** Bioécologie d'une population de mésange bleue *Parus caeruleus ultramarinus* (L.1758) 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.doc.Univ.Badji.Mokhtar. Annaba*. 102 p.
- BOUSLAMA, Z., LAMBRECHTS, M.M., ZIANE, N., DJENIDI, R. & CHABI, Y. (2002).** The effects of nest ectoparasites on parental provisioning in a north-african blue tit *Parus caeruleus*. © *Brit.Ornith.Un. Ibis*. 144(on-line) : E73-E78.
- BOUSLAMA, Z., CHABI, Y. & LAMBRECHTS, M.M. (2001).** Chicks resist high parasite intensities in an algerian population of blue tit. *Ecoscience*. 8(3) : 320 – 324.
- BRONDEX, F. (2003).** Evolution. Synthèse des faits et théories. *Dunod*. 186 p.
- BULLER, J.J. & HAMILTON R.B. (2000).** Predation of natural and artificial nests in southern pine forests. *The Auk*. 117 (3) : 739 – 747.

- BURKE, D., ELLIOTT, K., MOORE, L., DUNFORD, W. & NOL, E. (2004).** Patterns on nest predation on artificial and natural nests in forests. *Conservation biology*. 18(2) : 381 – 388.
- BUREL, F. & BAUDRY, J. (1999).** Ecologie du paysage. Concepts, Méthodes et applications. *Ed.Tec et Doc. Paris*. 359 p.
- CARRASCAL, L.M. & POLO, V. (1999).** Coal tits *Parus ater* lose weight in response to chase by predators. *Animal behavior*. 58 : 281 – 285.
- CARVALHO, J.C. & GOMES, P. (2001).** Food habits and trophic niche overlap of the red fox, European wild cat and common genet in the Peneda-Gerês national park. *Galemys*. 13 (2) : 39 – 48.
- 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.doc.univ.badji Mokhtar. Annaba*. 197 p.
- CHABI, Y., ISENMANN, P., BENYACOUB, S. & SAMRAOUI, B. (1995).** Breeding biology of the north-african blue tit (*Parus caeruleus ultramarinus*) in two semi-evergreen oak forests in Algeria. *Terre et vie*. 50 : 133-140.
- CHRISTMAN, B.J. & DHONT, A.A. (1997).** Nest predation in black-capped chickadees: how safe are cavity nests ? *The Auk*. 114(4) : 769 – 773.
- CRAMP, S. & PERRINS, C. M. (1993).** Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa, Vol. VII. *Oxford University Press (Eds.)*. Oxford.
- CRESWELL, W. (1997).** Nest predation : the relative effect of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Animal Behaviour*. 53 : 93 – 103.
- DAGHBOUCHE, B. (2004).** Impact de la prédation par le geai des chênes *Garrulus glandarius* sur la survie des poussins de mésange beue *Parus caeruleus* de haute altitude : Interaction prédateur – proie. *Mem.ing.univ.Badji Mokhtar. Annaba*. 47 p.
- DANIELSON, W.R., DE GRAAF, R.M. & FULLER, T.K. (1997).** Rural and urban forest edges : effect on egg predators and nest predation rates. *Landscape and urban planning*. 38 : 25 – 36.
- DEBELAIR, G. (1991).** Structure, fonctionnement et perspectives de gestion de quatre éco-complexes lacustres et marécageux (El Kala, est algérien). *Thèse.Doc.Univ.Montpellier II*. 193 p.
- DENG, W.H. & GAO, W. (2005).** Edge effect on nesting success of cavity nesting birds in fragmented forests. *Biological conservation*. 126 : 363 – 370.

- DIRECTION GENERALE DES FORETS. (2001).** Atlas des zones humides algériennes d'importance internationale. 56 p.
- DHONT, A.A. (2001).** Trade-offs between reproduction and survival in tits. *Ardea*. 89: 155 – 166 (*special issue*).
- DIAS, P.C. (1994).** Adaptation et maladaptation des mésanges bleues dans les mosaïques d'habitats méditerranéens : l'hypothèse source-puits. *Thèse.doc.Univ.Monpellier II*. 232 p.
- DIAZ, L. & CARRASCAL, L.M. (2006).** Influence of habitat structure and nest site features on predation pressure of artificial nests in mediterranean oaks forests. *Ardeola* 53 (1) : 69 – 81.
- DOLIGEZ, B. & CLOBERT, J. (2003).** Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology*. 84(10) : 2582 – 2588.
- DUNN, E. (1977).** Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus spp.*) in relation to the density of tits and rodents. *J.Anim.Ecol.* 46 : 633 – 652.
- ESTRADA, A., RIVERA, A. & COATES-ESTRADA, R. (2002).** Predation on artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*. 106 : 199 – 209.
- FARGALLO, J.A. (2004).** Latitudinal trends of reproductive traits in the blue tit *Parus caeruleus*. *Ardeola* . 51(1) : 177 – 190.
- FONTAINE, J.J. & MARTIN, T.E. (2006a).** Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology letters*. 9 : 428 – 434.
- FONTAINE, J.J. & MARTIN, T.E. (2006b).** Habitat selection responses of parents to offspring predation risk : an experimental test. *The American naturalist*. 168(6) : 811 – 818.
- FONTAINE, J.J., MARTEL, M., MARKLAND, H.M., NIKLISON A.M., DECKER, K.L. & MARTIN, T.E. (2007).** Testing ecological and behavioral correlates of nest predation. *Oikos*. 116 : 1887 – 1894.
- GARCÍA-DEL-REY, E., CRESSWELL, W., PERRINS C.M. & GOSLER, A.G. (2007).** Evolutionary trends and extreme cases of life history traits in the canary island blue tit *Cyanistes teneriffae* on oceanic islands (canary islands). *Ardeola*. 54(1) : 27-39.
- GÖTMARK, F. (2002).** Predation by sparrowhawks favours early breeding and small broods in great tits. *Oecologia*. 130 : 25 – 32.
- GÖTMARK, F. & OLSSON, J. (1997).** Artificial colour mutation : do red-painted great tits experience increased or decreased predation ? *Animal Behaviour*. 53 : 83 – 91.

- GREGOIRE, A., GARNIER, S., DREANO, N. & FAIVRE, B. (2003).** Nest predation in blackbirds (*Turdus merula*) and the influence of nest characteristics. *Ornis Fennica*. 80 : 1 – 10.
- GUSTAFSSON, T. (2005).** Nest predation in birds. Important concepts and methodological problems. *Uppsala*. 22 : 2 – 17.
- HAEMIG, P.D. (2001).** Symbiotic nesting of birds with formidable animals : a review with applications to biodiversity conservation. *Biodiversity and conservation*. 10 : 527 – 540.
- HAMDINE, W., THEVENOT, M., SELLAMI, M. & DESMET, K. (1993).** Régime alimentaire de la genette (*Genetta genetta*, Linné, 1758) dans le parc national du Djurdjura, Algérie. *Mammalia*. 57 (1) : 9 – 18.
- HAUSSMAN, F., CATERALL, C.P. & PIPER, S.D. (2005).** Effects of edge habitat and nest characteristics on predation of artificial nests in fragmented australian tropical rainforest. *Biodiversity and Conservation*. 14 : 2381 – 2345.
- HENSLER, G.L. & NICHOLS, J.D. (1981).** The Mayfield method of estimating nesting success : A model, estimators and simulation results. *Wilson Bull.* 93 (1) : 42 – 53.
- HOLLING, C.S. (1959).** The components of predation as revealed by a study of a small mammal predation of the European pine sawfly. *Can.Entomol.* 91 : 293 – 320.
- HUFFAKER, C.B (1958).** Experimental studies on predation : dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*. 27 : 343 - 383.
- HUFFAKER, C.B. & KENNETT C.E. (1956).** Experimental studies on predation: Predation and cyclamen-mite populations on strawberries in California. *Hilgardia*. 26 : 191 – 122.
- IBANEZ-ALAMO, J.D., SANLLORENTE, O. & SOLER, M. (2011).** The impact of researcher disturbance on nest predation rates : A meta-analysis. *Ibis*, doi : 10.1111/j: 1474 – 919x.2011.01186.x
- IBOUKASSENE, S. (2008).** Dynamique de la végétation des forêts à *Quercus suber* anthropisées du Nord-Est de l'Algérie (Parc National d'El-Kala). Thèse doc. *Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale.Univ.Catholique de Louvain*. 220 P
- JULLIARD, R., MC CLEERY, R.H., CLOBERT, J. & PERRINS, C.M. (1997).** Phenotypic adjustment of clutch size due to nest predation in the great tit. *Ecology*. 78(2) : 394 – 404.
- JOLEAUD, L. (1936).** Etude géologique de la région de Bône et de la Calle. Gouvernement général de l'Algérie. *Bull.Ser.Carte.Geol. de l'Algérie*. 199 p.
- KING, D.I. & DeGRAAF, R.M. (2006).** Predators at bird nests in a northern hardwood forest in New Hampshire. *J.Field.Ornithol.* 77(3) : 239 – 243.

- KOENIG, W.D., GOWATY, P.A. & DICKINSON, J.L. (1992). Boxes, barns and bridges : confounding factors or exceptional breeding opportunities in ecological studies. *Oikos*. 63(2) : 305 – 308.
- KNUTSON, M.G., GUTREUTER, S.J. & KLAAS, E.E. (2000). Patterns of artificial nest predation in a large floodplain forest. *J. wildlife management*. 64(2) : 576 – 583.
- KULLBERG, C. & EKMAN, J. (2000). Does predation maintain tit community diversity? *Oikos*. 89 : 41 – 45.
- KUMAR, R. (1991). La lutte contre les insectes ravageurs. Situation de l'agriculture africaine. *Karthala ed. Paris . France*. 313 p.
- KVIST, L., VIIRI, K., DIAS, P.C., RYTKÖNEN, S. & ORELL, M. (2004). Glacial history and colonization of Europe by the blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology*. 35 : 352 – 359.
- LACK, D. (1947). The significance of clutch size. *Ibis*. 89 : 302 – 352.
- LAHTI, D.C. (2001). The edge effect on nest predation. Hypothesis after twenty years. *Biological conservation*. 99 : 365 – 374.
- LAHTI, D.C. (2009). Why we have been unable to generalize about nest predation. *Animal Conservation*. 12 : 279 – 281.
- LAMBRECHTS, M.M., CARO, S., CHARMANTIER, A., GROSS, N., GALAN, M.J., PERRET, P., CARTAN-SON, M., DIAS, P.C., BLONDEL, J. & 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.
- LAMBRECHTS, M.M., SCHATZ, B. & BOURGAULT, P. (2008). Interactions between ants and breeding *Paridae* in two distinct Corsican oak habitats *Folia Zool.* – 57(3): 264–268 (2008).
- LAMBRECHTS, M.M., ADRIAENSEN, F., ARDIA, D.R., ARTEMYEV, A.V., ATIÉNZAR, F., BAÑBURA, J., BARBA, E., etc. (2010). The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds : a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithologica*. 45 (1) : 1 – 26
- LARIVIERE, S. & CALZADA, J. (2001). *Genetta genetta*. *Mammalian Species*. 680 : 1–6.
- LARIVIERE, S. (1999). Reasons why predators cannot be inferred from nest remains. *The Condor*. 101 : 718 – 721.
- LAU, P., BOSQUE, C. & STRUL, S.D. (1998). Nest predation in relation to nest placement in the greater ani *Crotophaga major*. *Ornithologia neotropical* 9 : 87 – 92.

LAZLI, A. (2003). Contribution à l'étude de deux populations nicheuses de mésanges bleues dans deux habitats du nord-est algérien : structure du régime alimentaire et effet de la manipulation des nichées sur les paramètres morphologiques et hématologiques des poussins. *Mem.Ing.Univ. Annaba*. 50 p.

LILL, A. (1980). Reproductive success and nest predation in the superb lyebird *Menura superba*. *Australian wildlife research* 7(2) : 271 - 280.

LIMA, S.L. (1987). Clutch size in birds : a predation perspective. *Ecology*. 68(4) : 1062 - 1070.

LUNDRIGAN, B. & CONLEY, M. (2000). "*Genetta genetta*" (On-line), Animal Diversity Web. http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Genetta_genetta.html.

MAINA, G.G. & JACKSON, W.M. (2003). Effects of fragmentation on artificial nest predation in a tropical forest in Kenya. *Biological Conservation*. 111 : 161-169.

MAINWARING, M.C. & HARTLEY, I.R., (2008). Covering nest boxes with wire mesh reduces great spotted woodpecker *Dendrocopos major* predation on blue tit *Cyanistes caeruleus* nestlings. Lancashire, England. *Conservation Evidence*. 5 : 45 - 46.

MAJOR, R.E. (1999). The effect of human observers on the intensity of nest predation. *Ibis. Short communications*. 132 : 608 - 612.

MAJOR, R.E. & KENDHAL, C.E. (1996). The contribution of artificial nest experiment to understanding avian reproductive success : a review of methods and conclusions. *Ibis*. 138 : 298 - 307.

MAOUCHE, S. (2010). Contribution à l'inventaire des micromammifères de la forêt de Brabtia (Parc national d'El Kala). *Mem.Ing.Univ.El Tarf*. 23 p.

MARLIER, J.F. (2004). Etude des paramètres responsables du statut dominant de *Creमतogaster scutellaris* (Hymenoptera : Myrmicinae) dans les communautés de fourmis méditerranéennes. *Thèse.Doc.univ.libre de Bruxelles. Service d'éco-éthologie évolutive*. 188 p.

MARRE, A. (1987). Le Tell oriental algérien. De Collo à la frontière tunisienne. Etude géomorphologique. Volume 1. *OPU*. 411 p.

MARTIN, T.E. (1987). Artificial nest experiments. Effect of nest appearance and type of predators. *The Condor*. 89 : 925 - 928.

MARTIN, T.E. (1993). Nest predation and nest sites. New perspectives and old patterns. *Bioscience*. 43(8): 523 - 532.

MARTIN, T.E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecological monographs*. 65 : 101 - 127.

MARTIN, T. E. & CLOBERT, J. (1996). Nest predation and avian life history evolution in Europe versus North America: a possible role of humans? *American Naturalist*. 147:1028-1046.

MARTIN, J.L. & JORON, M. (2003). Nest predation in forest birds : influence of predator type and predator's habitat quality. *Oikos*. 102 : 641 - 653.

MARTIN, T.E & BRISKIE, J.V. (2009). Predation on dependent offspring. A review of consequences for mean expression and phenotypic plasticity in avian life history traits. *Ann.NY.Acad.sci*. 1168 : 201 - 217.

MARTIN, T.E., SCOTT, J. & MENGE, C. (2000). Nest predation increases with parental activity : separating nest site and parental activity effects. *Proc.Roy.Soc.Lond*. 267 : 2287 - 2293.

MAYFIELD, H.F. (1975). Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull*. 87 (4) : 456 - 466.

MAZGAJSKI, D. (2007). Effects of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters. A review. *Acta Ornithologica* 42(1) : 1 - 14.

McARTHUR, R. & LEVINS, R. (1967). The limiting similarity convergence and divergence of co-existing species. *The American naturalist*. 101(921) : 377 - 385.

McCLEERY, R.H. & PERRINS, C.M. (1991). Evidence of the impact of predators on the population of great tits (*Parus major*) in Wytham wood. *Birds Population Studies : Their Relevance for Conservation and Management*. (eds Perrins, Lebreton & Hiron). pp 129 - 147.

McCLEERY, R.H., CLOBERT, J., JULLIARD, R. & PERRINS, C.M. (1996). Nest predation and delayed cost of reproduction in the great tit. *Journal of Animal Ecology*. 65 : 96 - 104.

MEBARKI, A. (2010). La région du Maghreb face à la rareté de l'eau. L'exemple du défi algérien : mobilisation et gestion durable des ressources. 2nd International Conference : Climate, Sustainability and Development in semi-arid regions. August 16-20, 2010, Fortaleza - Ceará, Brazil. 19 p.

MELLOUH, M. (2003). Effet de l'augmentation expérimentale des nichées sur la survie des poussins de mésanges bleues dans les chênaies caducifoliées de haute altitude. *Mem.Ing.Univ.Annaba*. 45 p.

MEZQUIDA, E.T. & MARONE, L. (2003). Are results of artificial nest experiments a valid indicator of success of natural nests ? *Wilson bull*. 115(3) : 270 - 276.

- MICHAUX, J.R., DE BELLOCQ, J.G., SARA, M. & MORAND, S. (2002).** Body size increase in insular rodent populations : a role for predators. *Global ecology and biogeography*. 11 : 427 : 436.
- MILLER, K.E. (2002).** Nesting success of the great crested flycatcher in nest boxes and tree cavities : are nest boxes safer from predation ? *Wilson bull.* 114(2) : 179 – 185.
- MOALI, A. & ISENMANN, P. (1990).** The timing of breeding and clutch size of blue tits (*Parus caeruleus*) in two montane habitats in Algeria. In BLONDEL, J., GOSLER, A.G., LEBRETON, J.D. & McCLERRY, R.H. Population biology of passerine birds. An integrated approach. *Springer-Verlag*, Berlin. Pp 117 – 120.
- MOALI, A. & ISENMANN, P. (2000).** Oiseaux d'Algérie. © Société d'Etudes Ornithologiques de France. MNHN. 335 p.
- MOLLER, A.P. (1989).** Parasites, predators and nest boxes : facts and artefacts in nest box studies of birds. *Oikos*. 56(3) : 421 – 423.
- MOLLER, A.P. (1992).** Nest boxes and the scientific rigour of experimental studies. *Oikos*. 63(2) : 309 – 311.
- MOLLER, A.P. (1994).** Facts and artefacts in nest-box studies : implications for studies of birds of prey. *J.Raptor.Res.* 28(3) : 143 – 148.
- MOORE, R.P. & ROBINSON, D. (2004).** Artificial bird nests. External validity and bias in ecological field studies. *Ecology*. 85(6) : 1562 – 1567.
- MOREL, J. (1990).** Atlas préhistorique de l'Algérie, El Kala (ex. La Calle). *Lybica*. Tomes XXXII à XXXIV : 12 – 67. *Publication du centre national d'études historiques*.
- MORENO, J. (2004).** Avian reproduction in a mediterranean context : contributions of ornithological research in Spain. *Ardeola*. 51(1) : 51 – 70.
- MORENO-RUEDA, G. (2005).** A trade-off between predation risk and sibling competition in the begging behaviour of coal and great tits. *J.Field Ornithology*. 76(4) : 390 – 394.
- MOSTEFAL, N., SELLAMI, M. & GRENOT, C. (2003).** Contribution à la connaissance du régime alimentaire de la genette commune (*Genetta genetta*) dans la réserve cynégétique de Moutas, Tlemcen (Algérie). *Bulletin de la société zoologique de France*. 128(3) : 227 – 237.
- NICHOLSON, A.J. & BAILEY, V.A. (1935).** The balance of animal populations. *Proc.Zool.Lond.* 3 : 551 – 598.
- NILSSON, S.G. (1984).** The evolution of nest site selection among hole nesting birds : the importance of nest predation and competition. *Ornis.scand.* 15 : 167 – 175.

- NOUR, N., MATTHYSEN, E. & DHONT, A.A. (1993).** Artificial nest predation and habitat fragmentation : different trends in bird and mammal predators. *Echography*. 16 : 111 – 116.
- OUELMOUHOUB, S. & BENHOUHOU, S.S. (2007).** Evolution floristique des subéraies incendiées dans la région d'El Kala (N-E Algérie). *Ecologia mediterranea*. 33 : 85 – 94.
- OZENDA, P. (1975).** Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. Documentation de cartographie écologique. *Univ. Grenoble*. XVI : 1 – 32.
- PAINE, R.T. (1966).** Food web complexity and species diversity. *The American naturalist*. 100 : 65 – 76.
- PALKOVACS, E.P. (2003).** Explaining adaptive shifts in body size on islands : a life history approach. *Oikos*. 103 : 37 – 44.
- PÄRT, T. & WRETENBERG, J. (2002).** Do artificial nests reveal nest predation risk for real nests ? *J. Avian Biology*. 33 : 39 – 46.
- PERRINS, C.M. (1979).** British tits. *The new naturalist*. Collins, London. 300 p.
- PURCELL, K.L., VERNER, J. & ORING, L.W. (1997).** A comparison of the breeding ecology of birds nesting in boxes and tree cavities. *The Auk*. 114(4) : 646 – 656.
- RAIA, P. & MEIRI, S. (2006).** The island rule in large mammals : Paleontology meets ecology. *Evolution* 60: 1731 – 1742.
- REMÈS, V. (2005).** Birds and rodents destroy different nests : a study of blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis*. 147 : 213 – 216.
- RICKLEFS, R.E. (1969).** An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian contributions to zoology*. n°9. Smithsonian institution press. Washington. 48 p.
- RICKLEFS, R.E. (2000).** Lack, Skutch and Morreau : The early development of life-history thinking. *The Condor* 102 : 3 – 8.
- RICKLEFS, R.E. & MILLER G.L. (2000).** Ecology. Ed Freeman. 4th edition. pp 447 – 478.
- ROPER, J.J. (1992).** Nest predation experiments with quail eggs : too much to swallow ? *Oikos*. 65 : 528 – 530.
- ROSALINO, L.M. & SANTOS-REIS, M. (2002).** Feeding habits of the common genet *Genetta genetta* (Carnivora : Viverridae) in a semi-natural landscape of central Portugal. *Mammalia*. 66(2) : 195 – 205.
- ROUAG, R., BERRAHMA, I. & LUISELLI, L. (2006).** Food habits and daily activity patterns of the north african ocellated lizard *Timon pater* from northern Algeria. *Journal of natural history*. 40 (21 – 22) : 1369 – 1379.

- ROY, M. (1993).** Etat actuel de la lutte biologique contre les acariens phytophages par des acariens prédateurs. *Phytoprotection*. 74(1) : 41 – 49.
- SAKRAOUI, F. (2000).** Contribution à l'étude de l'écologie alimentaire des poussins de 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 magister. Univ. Badji Mokhtar. Annaba*. 61p.
- SAMET, A. (2010).** La communauté d'oiseaux de la ripisylve de l'oued Kébir (parc national d'El Kala) en période de reproduction. Inventaire et dénombrement. *Mem. Ing. Univ. El Tarf*. 25 p.
- SARÀ, M., MILAZZO, A., FALLETTA, W. & BELLIA, E. (2005).** Exploitation between hole nester *Muscardinus avellanarius* (Mammalia) and *Parus caeruleus* (Aves) in Mediterranean woodlands. *Journal of Zoology*. London. 265 : 347 – 357.
- SAVIDGE, J.A. (1987).** Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology*. 68 : 660 – 668.
- SCHAUB, R., MUMME, R.L. & WOOLFENDEN, G.E. (1992).** Predation on the eggs and nestlings of Florida scrub jay. *The Auk* 109(3) : 585 – 593.
- SIEVING, K.E. (1992).** Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of central Panama. *Ecology*. 73(6) : 2310 – 2328.
- SKUTCH, (1949).** Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis*. 91: 430 – 455.
- SLAGSVOLD T. (1982).** Clutch size variation in passerine birds : the nest predation hypothesis. *Oecologia*. 54 : 159 – 169.
- SMALL, S.L. (2005).** Mortality factors and predators of towhee nests in the Sacramento valley, California. *J. Field. Ornithology*. 76(3) : 252 – 258.
- SONERUD, G.A. (1985).** Nest hole shift in Tengmalm's owl as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *J. Anim. Ecol.* 54 : 79 – 192.
- SONERUD, G.A. (1989).** Reduced predation by pine martens on nests of Tengmalm's owl in relocated boxes. *Animal behaviour*. 37 : 332 – 334.
- SONERUD, G.A. (1993).** Reduced predation by nest box relocation : differential effect on Tengmalm's owl nests and artificial nests. *Ornis Scandinavia*. 24 : 249 – 253.
- SORACE, A., CONSIGLIO, C., TANDA, F., LANZUISI, E., CATTANEO, A. & IAVICOLI, D. (2000).** Predation by snakes on eggs and nestlings of Great tit *Parus major* and Blue tit *P. caeruleus*. *Ibis* 142 : 328 – 330.

- SORACE, A., PETRASSI, F. & CONSIGLIO, C. (2004).** Long-distance relocation of nest boxes reduces nest predation by Pine Marten *Martes martes*. *Bird Study*. 51 : 119-124.
- STAKE, M.M. & CIMIPRISH, D.A. (2003).** Using video to monitor predation at black-capped vireo nests. *The condor*. 105(2) : 348 - 357.
- THOMPSON, F.R., DIJAK, W. & BURHANS, D.E. (1999).** Video identification of predators at songbird nests in old fields. *The Auk*. 116(1) : 259 - 264.
- THOMPSON, F.R. & BURHANS, D.E. (2004).** Differences in predators of artificial and real songbird nests : Evidence of bias in artificial nest studies. *Conservation biology*. 18(2) : 373 - 380.
- THORINGTON, K.K. & BOWMAN, R. (2003).** Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats. *Echography*. 26 : 188 - 196.
- TLILI, N. (2003).** Etude synchronique de la dynamique post-incendie dans les subéraies de plaine du parc national d'El Kala. *Mem.Ing.Univ.El Tarf*. 53 p + annexes.
- TOME, D. (2003).** Nest site selection and predation driven despotic distribution of breeding long-eared owls *Asio otus*. *J.avian biology*. 34 : 150 - 154.
- TORGERSON, T.R. & CAMPBELL, R.W. (1982).** Some effects on avian predators on the western spruce budworm in north central Washington. *Environ.Entomol*. 11 : 429 - 431.
- TOUBAL, O. (1986).** Phytoécologie, biogéographie et dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Edough (Algérie nord-orientale). Cartographie au 1/25000. *Thèse. Doc.3e cycle.Univ.grenoble*. 109 p.
- TREMBLAY, I., THOMAS, D.W., LAMBRECHTS, M.M., BLONDEL, J. & PERRET, P. (2003).** Variation in blue tit breeding performance across gradients in habitats richness. *Ecology*. 84 : 3033 - 304.
- 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.
- VAZQUEZ-DOMINGUEZ, E., CEBALLOS, G. & CRUZADO, J. (2004).** Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat : the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque island, Mexico. *Oryx*. 38(3) : 347 - 350.
- VELA, E. & BENHOUHOU, S. (2007).** Évaluation d'un nouveau point chaud de biodiversité végétale dans le Bassin méditerranéen (Afrique du Nord). *C. R. Biologies* 330 : 589-605.
- VERGARA, P.M & SIMONETTI, J.A. (2003).** Forest fragmentation and rhinocryptid nest predation in central chile. *Acta Oecologica*. 24 : 285-288.

WALANKIEWICZ, W. (2002). Nest predation as a limiting factor to the breeding population size of the collared flycatcher *Ficedula albicollis* in the Bialowieza National Park (NE Poland). *Acta Ornithologica*. 37(2) : 91 – 106.

WEATHERHEAD, P.J. & BLOUIN-DEMERS, G. (2004). Understanding avian nest predation : why ornithologists should study snakes ? *Journal of avian biology*. 35 : 185 – 190.

WEIDINGER, K. (2002). Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J.Animal Ecology*. 71 : 424 – 437.

WEIDINGER, K. (2008). Identification of nest predators : a sampling perspective. *J.Avian biology*. 39 : 640 – 646.

ZEMMOULI, L. (1995). Contribution à l'étude de l'écologie de la mésange bleue dans le nord-est algérien : phénologie de la reproduction et caractérisation du régime alimentaire des pulli. *Mem.Ing.univ.Annaba*. 30 p.

ZIANE, N. (1993). Ecologie de la reproduction de la mésange bleue dans le nord-est de l'Algérie. *Mem.Ing.Univ.Annaba* 30 p.

ZIANE, N., CHABI, Y. & LAMBRECHTS, M.M. (2006). Breeding performances of blue tit *Cyanistes caeruleus ultramarinus* in relation to habitat richness of oak forest patches in north-eastern Algeria. *Acta Ornithologica*. 41: 163 – 169.