

UNIVERSITÉ MOHAMMED V - AGDAL
FACULTÉ DES SCIENCES
Rabat



N° d'ordre : 2676

THÈSE DE DOCTORAT

Présentée par

HAMA Fadwa

Discipline : Biologie

Spécialité : Ecologie et Conservation

MODELISATION ECOLOGIQUE DES HALTES MIGRATOIRES DES PASSEREAUX TRANSSAHARIENS DANS LES OASIS DU TAFILALET (SAHARA, MAROC)

Soutenue le 25 octobre 2013

Devant le jury

Présidente :

Mme **BENAZZOU Touria**, PES en Biologie à la Faculté des Sciences de Rabat.

Directeur de thèse :

Mr. **BENHOUSSA Abdelaziz**, PES en Biologie à la Faculté des Sciences de Rabat.

Encadrant :

Mr. **RGUIBI IDRISSE Hamid**, PH en Biologie à la Faculté des Sciences d'El Jadida.

Examineurs :

Mr. **JULLIARD Romain**, Chargé de Recherche au Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, France.

Mr. **GARGALLO Gabriel**, Coordinateur Général de l'Institut Catalan d'Ornithologie à Barcelone, Espagne.

Mr. **KISSI Mohamed**, PH en Bioinformatique à la Faculté des Sciences d'El Jadida.

Avant propos

Les travaux présentés dans le mémoire ont été effectués au sein du laboratoire zoologie et biologie générale à la faculté des sciences de Rabat. Je tiens à remercier le Président de l'université Mohammed 5-Agdal Mr. Benjelloun Wael, et le doyen de la faculté des sciences de Rabat Mr. Amzazi Said, pour l'intérêt qu'ils portent au développement de la recherche scientifique. Mes remerciements aussi au responsable du centre d'études doctorales Mr. Lferde Mohammed.

Cette thèse a été préparée en collaboration avec l'Institut Catalan d'Ornithologie (ICO) à Barcelone en Espagne, et financée par le Centre National de Recherche Scientifique et Technique (CNRST).

Mes sincères remerciements à mon directeur de thèse Mr. Benhoussa Abdelaziz, professeur de l'enseignement supérieure en biologie à la faculté des sciences de Rabat, pour la gentillesse, la confiance et la patience qu'il a manifesté à mon égard durant cette thèse, pour ses encouragements, pour ses conseils, pour la formation scientifique de qualité qu'il m'a donné et pour m'avoir fait l'honneur de participer au Jury de soutenance. Je remercie vivement mon encadrant Mr. Rguibi Idrissi Hamid, professeur habilité en biologie à la faculté des sciences d'El Jadida, pour m'avoir guidée et encouragée tout au long de ces cinq années, et pour le temps qu'il a consacré à ce travail, sa grande rigueur scientifique, ses remarques qui m'ont beaucoup aider à améliorer la qualité de ce mémoire, et pour m'avoir fait l'honneur d'être rapporteur et membre du jury. Je remercie également Mr. Gargallo Gabriel, coordinateur général de l'ICO, pour la codirection de ce travail, pour ses encouragements, pour sa gentillesse, pour son accueil chaleureux, pour avoir mis à ma disposition tous les moyens nécessaires au bon déroulement de mes stages au sein de l'institut, pour son aide précieuse dans les analyses statistiques des données, et aussi pour m'avoir fait l'honneur de participer au Jury de soutenance.

Je vous remercie messieurs de m'avoir aidée et accompagnée lors des campagnes de baguage.

Je remercie Mme Benazzou Touria, professeur de l'enseignement supérieur en biologie et responsable du laboratoire zoologie et biologie générale à faculté des sciences de Rabat, de m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider mon Jury de soutenance.

Un grand Merci à Mr. Julliard Romain, chargé de recherche au centre de recherches sur la biologie des populations d'oiseaux (CRBPO) à Paris, pour son accueil et aide durant mon stage au sein du CRBPO, stage financé par le programme FSP-ARESM. Je le remercie également d'avoir accepté d'être rapporteur et membre du Jury.

Mes remerciements à Mr. Kissi Mohammed, professeur habilité en bioinformatique à la faculté des sciences d'El Jadida, pour m'avoir fait l'honneur d'accepter d'être membre de Jury.

Je remercie aussi les responsables du haut commissariat aux eaux et forêts et à la lutte contre la désertification de Rabat ; Mr. Ribí Mohamed chef de division des parcs et réserves naturelles, et Mme Misbah Hayat chef service de la conservation de la flore et de la faune sauvage pour les autorisations de baguage.

Je suis très reconnaissante à tous les bagueurs avec qui j'avais la chance de travailler au Maroc et en Espagne, je cite : Oriol Balta, Raul Escandell, Oriol Clarabuch, David Robson, Carles Barriocanal, Javier Quesada, Emili Garriga, Raul Calderon, Ivan Maggini, Miguel Angel Fuentes et Jose Manuel, qui m'ont aidé à apprendre le baguage et à l'aimer.

Je voudrais également remercier Juan Arizaga d'Aranzadi Sciences Society en Espagne, avec qui j'avais l'opportunité de travailler dans le cadre de l'article : *Site and species-specific fuel load of European Afrotropical passerines on arrival at three oases of southeast Morocco during spring migration Bird Study (2013) 60, 11–21* ; faisant partie de cette thèse, ainsi que tous les co-auteurs. Ma reconnaissance au professeur Bairlein Franz de l'Institute of Avian Research en Allemagne qui a beaucoup contribué grâce à ses commentaires à améliorer la qualité de mon article : *Autumn body condition of Palaearctic passerine trans-Saharan migrants at an oasis in southeast Morocco (Yasmina, Tafilalet), Ringing & Migration*.

Je remercie toute l'équipe de l'institut catalan d'ornithologie à Barcelone, ainsi que Mr. Frédéric Jiguet et toute l'équipe du centre de recherche sur la biologie des populations d'oiseaux à Paris, surtout les responsables de la bibliothèque pour l'aide précieuse lors de ma recherche bibliographique.

Une pensée particulière à Isa et Angeles Pujol, ainsi que Marta et Josef Gargallo pour leur gentillesse, leur aide et leur accueil chaleureux durant mes séjours à Barcelone. Mes mots ne sauraient exprimer ma gratitude.

Je remercie tous les gens d'hôtel Kasbah Yasmina à Merzouga pour leur hospitalité, leur accueil et leur aide qui a beaucoup contribué au bon déroulement des compagnes de baguage depuis 2008 et jusqu'à présent.

Je suis énormément reconnaissante à tous les membres de ma famille Maamar en France, surtout mon cher Oncle Mbarek Maamar, que dieu ait son âme. Merci pour tout et repose en paix.

Je ne pourrais oublier mon cher Oncle Mohammed Zgou et sa petite famille à Goulmima, pour l'accueil chaleureux qu'ils me réservaient chaque fois et leurs encouragements. Mes remerciements à toute ma famille en France, en Espagne, et au Bled.

Un grand Merci à Lahcen Youssefi qui m'a beaucoup encouragé depuis mon premier jour à la faculté.

Enfin, je remercie toute personne qui m'a encouragé et aidé de loin ou de près. Ce travail n'aurait pu aboutir sans vous.

Dédicace

Je remercie mes chers parents et mon frère qui m'ont toujours encouragée, soutenue et crus en mes capacités tout au long de mon parcours surtout aux moments difficiles.

A vous je dédie cette thèse, fruit de vos encouragements, prières et patience.

لله الحمد على فضله

Résumé

Comprendre l'écologie des haltes migratoires des passereaux transsahariens est d'une grande importance puisque la plupart de ces migrateurs ne peuvent porter toute l'énergie nécessaire pour alimenter l'ensemble du parcours migratoire. Ainsi, les sites de stationnement appropriés doivent fournir à la fois une protection adéquate contre les prédateurs et un approvisionnement alimentaire suffisant pour permettre aux migrateurs de reconstituer rapidement et efficacement leurs réserves énergétiques.

Au Maroc, et malgré sa position géographique et la diversité d'habitats et des ressources écologiques qu'il offre, les études sur l'écologie des haltes des migrateurs transsahariens restent limitées.

Dans ce travail, et pour pallier à ce manque, nous nous sommes intéressés à la mise en valeur de l'utilisation des oasis du Tafilalet comme site de stationnement lors de la migration pré et postnuptiale. Pour ce but, nous avons récoltés des données sur la condition corporelle et le comportement de stationnement des passereaux transsahariens en réalisant des campagnes de baguage dans la région de 2009 à 2011. Nos données révèlent que le comportement de stationnement des passereaux transsahariens est largement influencé par leurs stratégies de migration, par leurs préférences spécifiques d'habitats, et par la disponibilité alimentaire de part et d'autre du Sahara.

Mots-clefs : Haltes migratoires, passereaux, énergie, oasis, Maroc.

Summary

Understanding the stopover ecology of migrants is significant because most migrants cannot carry all of the energy needed to fuel the entire migratory journey. Therefore, suitable stopover sites must provide adequate protection from predators as well as an ample food supply to allow migrants to replenish rapidly and effectively their energetic reserves.

In Morocco, despite its geographical position and the diversity of habitats and ecological resources it offers, studies on stopover ecology of trans-Saharan passerine migrants are limited.

In this study, and to compensate for this lack, we are interested in the development of the use of the oasis of Tafilalet as stopover site during spring and autumn migration. For this purpose, we collected data on body condition and stopover behavior of trans-Saharan passerine by conducting ringing operations in the region from 2009 to 2011. Our data show that the stopover behavior of passerine trans-Saharan is largely influenced by their migration strategies, their specific habitat preferences, and food availability on both sides of the Sahara.

Keywords: Stopover, passerine, energy, oasis, Morocco.

Sommaire

Introduction générale.....	8
<i>Chapitre I.</i> Présentation générale des sites d'étude.....	18
<i>Chapitre II.</i> Méthodologie du travail.....	24
<i>Chapitre III.</i> Monographie des passereaux au Tafilalet : bilan des connaissances.....	32
<i>Chapitre IV.</i> Condition corporelle des passereaux transsahariens au niveau de l'oasis de Yasmina durant la migration post et pré-nuptiale.....	46
<i>Chapitre V.</i> Changement de la masse corporelle chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle au cours de la migration pré-nuptiale : comparaison du jeu de données Maroc-Espagne.....	66
<i>Chapitre VI.</i> Influence de la différence des possibilités de réapprovisionnement rencontrées au sud et au nord du Sahara sur le comportement d'halte chez les migrateurs printaniers en Afrique NW.....	76
<i>Chapitre VII.</i> Comparaison des réserves à l'arrivée des passereaux transsahariens au niveau de trois oasis du Tafilalet durant la migration printanière.....	98
<i>Chapitre VIII.</i> Identification, phénologie et stationnement de l'hipolaïs obscure <i>Hippolais opaca</i> et de l'hipolaïs du sahara <i>Hippolais pallida reseiri</i>	111
Conclusions générales.....	124
Références bibliographiques.....	128
Annexes.....	144

Introduction générale



La migration : un voyage exceptionnel

Les oiseaux migrateurs de longues distances présentent un cycle annuel fascinant dans lequel d'énormes distances sont survolées avec une impressionnante rapidité et efficacité. Ces oiseaux ont adopté un mode de vie par lequel ils hivernent dans des régions reculées du monde, comme l'Afrique subsaharienne, et se reproduisent de l'autre côté aussi loin au nord que la Scandinavie nordique (Fig.1). Pour ce faire, ils entament un pénible chemin deux fois par an, à chaque printemps et automne. Ce phénomène, à large échelle, a suscité l'intérêt des observateurs humains à travers des siècles, ce qui en fait l'un des domaines de recherche les plus étudiés sur la nature (Koch 2008).

Au sein du système migratoire des oiseaux euro-africains, la Méditerranée et le désert du Sahara restent les deux principaux obstacles éco-géographiques (Moreau 1972), nécessitant des adaptations dramatiques et agissant comme de pertinentes forces sélectives qui façonnent les voies et les stratégies de migration (Biebach 1990, Bairlein 1992). Ceci est principalement dû au fait que les possibilités d'atterrissage (en traversant la mer Méditerranéenne) et d'alimentation (en traversant la Méditerranée et le Sahara), sont pratiquement nulles (Bairlein 1985).



Figure 1. Voies migratoires reliant les aires de reproduction européennes aux zones d'hivernage subsahariennes

La graisse comme énergie de vol, et les haltes migratoires

L'énergie nécessaire pour la migration est principalement déposée sous forme de graisse, mais aussi de protéines (Schaub & Jenni 2000a). Précisément, 73 à 82% de l'augmentation de la masse corporelle chez les passereaux est constituée de graisse, le reste est formé de protéines (Klaassen & Biebach 1994, Klaassen *et al.* 1997). Du point de vue énergétique, la migration a toujours été coûteuse, et bien que la

graisse soit sous-cutanément stockée au préalable, reste que pour la plupart des oiseaux migrateurs les ressources énergétiques nécessaires pour atteindre leurs destinations dépassent ce montant à plusieurs reprises. Ainsi, la majorité des passereaux migrateurs qui traversent le désert du Sahara ont besoin d'avoir d'importantes réserves énergétiques avant de commencer le vol migratoire (Fransson *et al.* 2008). En fait, il est bien connu qu'à proximité du désert, les migrateurs portent souvent des charges de graisse très grandes (Fry *et al.* 1970, Finlayson 1981, Fransson *et al.* 2006), et ce en faisant plusieurs escales pour reconstituer leurs réserves d'énergie nécessaires aux prochaines séquences de vol. La durée de ces haltes est généralement beaucoup plus longue que celle des séquences de vol en elle-même. En effet, le temps total pour un parcours migratoire et sa répartition est principalement déterminée par le temps passé sur les aires d'haltes. Effectivement, il a été estimé que plus de 80% du temps total de la migration est principalement dépensé en escale (Hedenström & Alerstam 1997), et donc, les informations obtenues à partir des sites de stationnement sont d'une importance fondamentale pour comprendre les stratégies de migration des oiseaux.

Pour les migrateurs, ces sites servent de zones pour se reposer et se réapprovisionner, aussi rapidement et efficacement que possible, afin de continuer la migration (Moore 1999). Ainsi, en s'arrêtant régulièrement, les oiseaux peuvent maintenir suffisamment leurs réserves sans augmenter considérablement leurs charges portées.

Ensemble, la durée de stationnement sur un site et le taux de réapprovisionnement et de gestion des réserves énergétiques déterminent en grande partie la stratégie de migration d'un oiseau (Alerstam & Lindstrom 1990, Alerstam & Hedenstrom 1998). Ces deux paramètres peuvent être ajustés en réponse à divers facteurs écologiques, à savoir la disponibilité des ressources alimentaires, la distance et le taux d'accumulation d'énergie attendue au prochain site d'étape, le risque de prédation, les conditions météorologiques, et le programme de temps endogène (Gwinner 1990, Richardson 1990, Lindstrom *et al.* 1994, Fransson & Weber 1997, Fransson 1998), faisant ainsi partie des paramètres importants dans les modèles de migration optimale (Alerstam & Lindstrom 1990, Weber & Houston 1997, Weber *et al.* 1998).

Certains de ces mêmes facteurs influant sur la décision d'arrêt à un site particulier peuvent également être responsables de la décision du départ, et la qualité du site influe sur la durée de l'escale dans le cas des oiseaux qui ont besoin de reconstituer leurs stocks d'énergie (Schaub & Jenni 2000b).

En fait, au cours de la saison de migration, le migrateur rencontre une grande variété d'habitats, la plupart d'entre eux sont de nouveaux habitats associés à des nouvelles ressources nutritionnelles, de nouveaux concurrents et de nouveaux prédateurs. En effet, après un vol nocturne, il peut se retrouver dans un habitat qui peut être largement différent de celui occupé la veille, sans parler de celui de l'année dernière. De plus, le fait de trouver un habitat favorable en route, où les migrateurs peuvent rapidement accumuler leurs réserves en énergie, est probablement limité dans un sens absolu, ou effectivement parce que le temps pouvant être alloué à la recherche d'un "meilleur" site d'escale est assez limité. Néanmoins, des

données indiquent que les migrateurs montrent certaines préférences vis-à-vis des habitats et sélectionnent parmi des alternatives pendant le stationnement, probablement en réponse à l'aptitude différentielle. Alors que la preuve révèle que la sélection d'habitat se produit lors de la migration, on en sait peu sur la façon dont les migrateurs prennent leurs décisions sur l'utilisation des habitats au cours d'escale (Moore & Aborn 2000).

En conclusion, quand on envisage d'appréhender l'écologie de stationnement chez les oiseaux migrateurs, il est essentiel de reconnaître que la migration se déroule sur une vaste échelle géographique, mais aussi sur une échelle temporelle relativement courte, et que la relation qu'entreprend un migrateur avec un habitat est fonction de différents facteurs, dont certains extrinsèque de l'habitat en soi (Hutto 1985, Moore *et al.* 1995) (Fig.2).

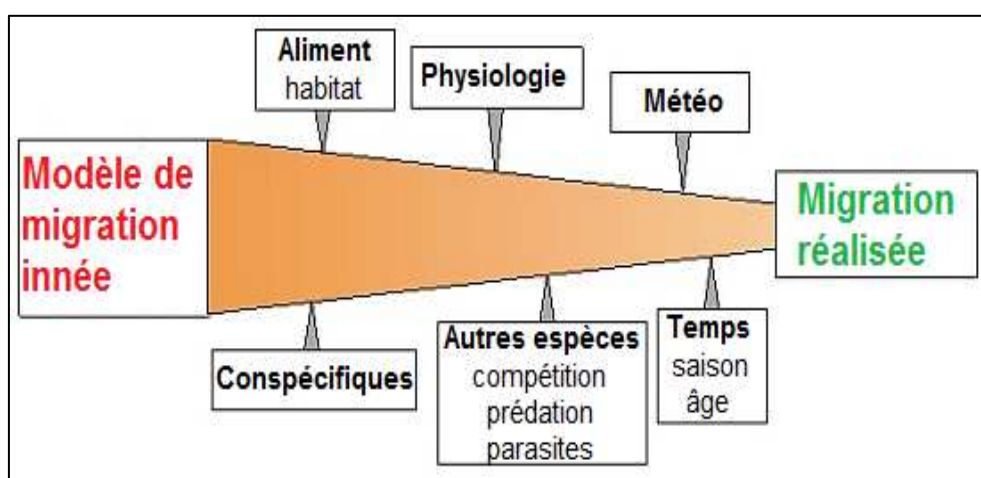


Figure 2. Ensemble complexe des facteurs façonnant le modèle inné de migration en une migration réalisée. L'ordre des facteurs n'implique pas une hiérarchie de pertinence (Bairlein & Schaub 2009).

Stratégies de migration

Lors de la migration, les oiseaux sont confrontés à un compromis entre la performance localement expérimentée sur un site, et le rendement attendu sur les futurs sites de stationnement (Weber *et al.* 1999). Ainsi, la compréhension de la stratégie de migration d'une espèce nécessite des études locales détaillées à site unique et, en particulier, des données sur une vaste étendue géographique, afin d'en apprendre davantage sur la variation entre les sites par rapport aux grands facteurs géographiques (Bairlein & Schaub 2009).

Même les espèces étroitement apparentées qui migrent entre les mêmes zones montrent parfois différents modes de vol et de reconstitution de réserves dépendant, en partie, de leurs approvisionnements alimentaires. La stratégie d'engraissement à chaque saison est évidemment adaptée à la voie prise à chaque saison, au nombre, ainsi que l'espacement des sites potentiels de stationnement (Newton 2008).

Les analyses de masse corporelle de six espèces de migrateurs transsahariens capturés au niveau de 34 stations de baguage situées dans des régions très dispersées d'Europe et d'Afrique du Nord ont révélées quatre types de modèles d'engraissement sur la route vers le sud en automne (Schaub & Jenni 2000a). Ces modèles sont comme suit (Fig.3) :

1. les oiseaux accumulent de grands stocks adipeux bien avant d'atteindre la limite nord du désert pour ensuite s'envoler vers l'Afrique subsaharienne sans ravitaillement. Ce modèle est adopté par les populations occidentales du phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus*, par les populations occidentales de gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*, et peut-être aussi par certains individus d'autres espèces.
2. les oiseaux accumulent à chaque site d'halte plus de ce qui est nécessaire pour voler jusqu'au prochain site, ceci conduit à une augmentation progressive de leurs masses corporelles vers le sud à travers l'Europe et jusqu'au désert. Cette stratégie est appliquée par la fauvette des jardins *Sylvia borin*, et les populations les plus orientales de gobemouche noir *Ficedula hypoleuca*.
3. Les oiseaux migrent par petites étapes, et accumulent à chaque site d'escale juste assez de graisses suffisantes pour se rendre au prochain site, avec des quantités particulièrement importantes juste avant la traversée du désert. Cette stratégie repose sur la recherche de bons sites d'alimentation dans la région sud de la Méditerranée, et elle est adoptée par les populations eurasiennes de rousserolle effarvate *Acrocephalus scirpaceus* et probablement aussi par la fauvette grisette *Sylvia communis*.
4. La même stratégie que (3), sauf que les oiseaux prennent uniquement des réserves modérés avant la traversée du désert, s'appuyant plutôt sur la recherche de nourriture dans les oasis du désert ou sur la capture des insectes migrants. Plusieurs hirondelles et gobemouche gris *Muscicapa striata* semblent opter pour cette stratégie, et la même chose peut être aussi vraie pour les pies grièches qui peuvent aussi tuer et manger leurs migrants compagnons. Toutefois, les hirondelles rustiques *Hirundo rustica* qui migrent de l'Italie à travers la Méditerranée et le Sahara accumulent jusqu'à 40% de graisse avant le voyage, ce qui dépasse beaucoup le taux enregistré chez celles qui prennent le plus court trajet maritime de Gibraltar (Rubolini *et al.* 2002).

Des modèles similaires se produisent au printemps (Curry-Lindahl 1963, Ward 1963, Fry *et al.* 1972). Ainsi, alors que la plupart des populations de passereaux se dirigeant vers le nord s'engraissent bien au sud du Sahara et s'engagent dans un vol beaucoup plus long que la traversée du désert elle-même, d'autres procèdent par étapes à la limite sud du désert et y s'engraissent. En Afrique de l'Est, le phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus* et la rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus* s'engraissent bien au sud du Sahara (au Kenya-Ouganda) et volent 2500 km directement vers le Moyen-Orient, mais la plupart des autres espèces de passereaux s'engraissent probablement en Somalie, beaucoup plus près du

Sahara (Pearson 1990). En Afrique de l'Ouest, les fauvelles des jardins sont parmi ceux qui s'engraissent à l'extrême sud du désert, dans la zone Guinéenne (Ottoosson *et al.* 2005b), tandis que les hirondelles de rivage *Riparia riparia* et d'autres s'engraissent autour du lac Tchad dans la zone du Sahel (Fry *et al.* 1972). L'étape migratoire qui implique la traversée du Sahara est relativement rapide (moins d'une semaine), et les derniers stades à travers l'Europe sont plus lents (trois semaines ou plus) (Newton 2008).

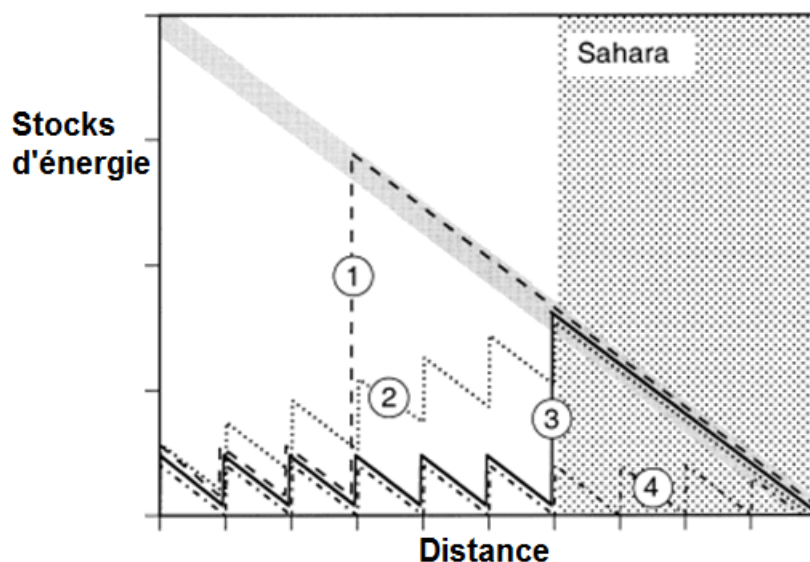


Figure 3. Les quatre stratégies potentiellement adoptées par les migrateurs, des aires de reproduction vers l'Afrique subsaharienne, en termes de stocks d'énergie. La diagonale indique le stock demandé pour atteindre la frontière du Sahara sans réapprovisionnement (Schaub & Jenni 2000a).

➡ Migration transsaharienne

Une ancienne hypothèse suggère que les oiseaux traversent le Sahara en un seul vol non interrompu de 40 à 60 heures (*single non-stop flight*) afin de minimiser la perte d'eau et d'énergie (Moreau 1961, 1972). Cette théorie a été soutenue par des observations montrant que les migrateurs ne se concentrent pas dans les oasis, et que le nombre d'oiseaux trouvés dans le désert pendant la journée été faible par rapport au nombre total de migrateurs estimé par Moreau (Wood 1989). Par conséquent, les oiseaux trouvés dans les oasis étaient supposés être incapables d'être en migration «*fall outs*» (Moreau 1961, 1972).

Néanmoins, les observations d'oiseaux en état de repos au cours de la journée dans le désert conduisent à l'hypothèse d'une stratégie de vol intermittent, au moins pour certaines espèces à vol nocturnes (Bairlein 1985 et 1988, Biebach *et al.* 1986). Une étude récente par radar (Schmaljohann *et al.* 2007a), a démontré que presque tous les passereaux traversent le Sahara occidental avec une stratégie de vol intermittent, mais, qu'au moins au printemps, les migrateurs nocturnes peuvent prolonger la migration durant le jour quand les conditions de vent sont favorables (environ 17% des passereaux migrateurs, Schmaljohann *et al.* 2007b). Comme la plupart des passereaux se reposent dans le plein désert plutôt que dans les oasis (Schmaljohann *et al.* 2007a), ils doivent stocker l'énergie en avance (Bairlein 1988, Fransson *et al.* 2008).

La grande dépense d'énergie due à la turbulence de l'air pendant la journée est sans doute l'une des principales raisons pour lesquelles les passereaux évitent les vols diurnes à travers le désert (Schmaljohann *et al.* 2009). La perte d'eau due à l'air chaud et le rayonnement solaire direct peuvent également favoriser le fait de passer la journée sur terre (Carmi *et al.* 1992, Klaassen 2004, Schmaljohann *et al.* 2009), ainsi que la fatigue (Schwilch *et al.* 2002).

Il a été rapporté que certains oiseaux aussi se reposent et se réapprovisionnent au niveau des oasis (Bairlein 1985, 1988 ; Bairlein & Totzke 1992, Biebach *et al.* 1986, Lavee *et al.* 1991). Du fait que ces oiseaux présentaient de faibles états physiques par rapport à ceux se reposant dans le désert, il a été proposé que ce soient surtout les oiseaux légers (*lean birds*) qui utilisent les oasis. Ces individus y restent plus de temps pour accumuler l'énergie, tandis que, les individus en meilleures conditions avaient peu de chances de rester plus d'un jour (Bairlein 1987, Bairlein & Totzke 1992, Biebach *et al.* 1986), et donc étaient souvent capturés une seule fois. Ce fait suggère qu'ils reprenaient la migration la nuit suivant leur arrivée (Bairlein 1985, Biebach 1985, Biebach *et al.* 1986, Gannes 2002).

Néanmoins, pour l'instant, il est incertain que le stationnement dans les oasis est limité aux individus légers (présentant une nécessité de reconstituer leurs réserves énergétiques), aux espèces qui sont en mesure d'utiliser les ressources disponibles, ou aux migrateurs qui s'arrêtent, au hasard, pour un jour de repos mais, pas pour le réapprovisionnement (Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Ainsi, on peut s'attendre à ce que les oiseaux pouvant atterrir dans les oasis : (1) soient principalement des individus de différentes espèces présentant des énergies épuisées, (2) appartiennent aux espèces qui peuvent trouver un habitat convenable d'alimentation (cela impliquerait les espèces adaptées aux habitats arides des oasis naturelles et les patches de végétation), et (3) une grande variété d'espèces ou d'individus qui stationnent dans les oasis, indépendamment de leurs réserves énergétiques. Dans la première et seconde hypothèse, les oiseaux sont prévus de rester dans l'oasis plus qu'un jour (Jenni-Eiermann *et al.* 2011). Parmi les espèces adaptées aux habitats secs stationnant au niveau d'une oasis au centre du Sahara, on cite la fauvette passerinette *Sylvia cantillans*, la fauvette grisette, la fauvette orphée *Sylvia hortensis*, l'hipolais obscur *Hippolais opaca* et le pouillot de bonelli *Phylloscopus bonelli*. Ces espèces y présentaient des durées de stationnement entre 8 et 13 jours, et portaient des réserves énergétiques suffisantes pour survoler des centaines de kilomètres vers d'autres sites d'halte appropriés (Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Toutefois, comme les migrateurs transsahariens peuvent rencontrer une variété de conditions environnementales et peuvent différer de part leurs programmes annuels, ils peuvent utiliser une gamme de stratégies différentes pour leurs voyages trans désertiques (Bairlein 1992). Selon l'espèce, l'âge, le sexe, la saison, le temps restant pour la migration, le vent et les conditions de température ambiante, ou la localisation des sites de stationnement par rapport au point initial ou final de la migration, la tactique peut

changer et les diverses possibilités ne s'excluent pas mutuellement (Bairlein 1989, Biebach 1990, Herremans 1991, Lavee & Safriel 1989, Lavee *et al.* 1991, Lovei 1989, Safriel & Lavee 1988).

Projet Piccole Isole

Pour les migrateurs transsahariens, la zone de végétation située entre la limite du désert et la Méditerranée dans l'Afrique du nord-ouest est relativement riche en vallées fertiles, en oasis et en cultures irriguées qui, dans l'ensemble, fournissent des habitats d'alimentation adaptés à un grand nombre de migrateurs qui se remettent de la traversée d'une barrière et qui se préparent à franchir l'autre (Rguibi Idrissi *et al.* 2007). En effet, en prenant l'exemple du Maroc, notre pays constitue de part la diversité d'habitats et de ressources écologiques qu'il offre une étape majeure pour les passereaux paléarctiques sur leurs routes migratoires que ce soit lors de la migration pré ou postnuptiale (Rguibi Idrissi 2002, Gargallo *et al.* 2011). En fait, une ligne d'oasis et de montagnes s'étend dans une direction sud-est du Maroc à la frontière sud du Sahara (Biebach 1990, Rguibi Idrissi *et al.* 2007, Gargallo *et al.* 2011) offrant des lieux où les oiseaux peuvent se poser. En fait, il a été mis en évidence que les oasis constituent un refuge faunistique très important (Massa & Visentin 2006).

Étonnamment, et malgré cette importance stratégique, les études de l'écologie des passereaux restent encore sectionnelles et irrégulières à l'échelle du Maroc (Rguibi Idrissi 2002).

Des recherches ornithologiques suisses mettant l'accent sur le désert du Sahara et la mer Méditerranée ces dernières années, ont montrées des résultats importants suscitant un appel et une approche internationale (Bruderer & Liechti 1999, Schmaljohann *et al.* 2007).

Le Projet Piccole Isole (projet des petites îles) est l'une des approches pionnières impliquant une coopération multilatérale de part et d'autre de la Méditerranée. Cette démarche a été entreprise en 1988, par le centre italien de baguage des oiseaux, dans le but d'appréhender le fonctionnement complexe de la migration des oiseaux, d'analyser les divers aspects peu connus lors de la migration des passereaux en Méditerranée (notamment les espèces transsahariennes), et de comprendre les différentes stratégies adoptées par les oiseaux qui traversent la Méditerranée au cours de leurs voyages de retour vers l'Europe. Ce projet a commencé comme un système national impliquant des sites de baguage sur quatre îles Tyrrhéniennes (Montecristo, Giannutri, Ventotene et Capri). Cependant, peu de temps après, sa couverture géographique s'est élargie avec l'addition de sites de baguage de la Méditerranée orientale et occidentale, en plus d'une augmentation du nombre de sites en Italie elle-même et dans les régions voisines comme Malte, la Corse et la Sardaigne (Gargallo *et al.* 2011).

Aujourd'hui, le projet couvre presque toute la saison de la migration printanière (de Mars à Mai) et comprend près de 50 sites de baguage répartis surtout sur les zones côtières. S'étendant à présent sur sept pays, le projet mobilise chaque année des centaines de bagueurs, assurant ainsi son statut comme l'un des plus grands projets de baguage dans le monde en termes de couverture géographique, années de

fonctionnement (24 années), et quantité et qualité des données obtenues (plus d'un million d'oiseaux bagués) (Gargallo *et al.* 2011).

Le but du projet Piccole Isole était la création d'un réseau de stations de baguage qui fonctionnent à la fois avec les mêmes protocoles méthodologiques (période d'étude identique, mode similaire de capture des oiseaux etc.) à travers une vaste aire géographique, offrant ainsi une occasion unique pour révéler les modèles complexes de migration (Berthold *et al.* 1991, Spina 2011).

Grâce à cette approche, le projet Piccole Isole a grandement amélioré notre connaissance sur la migration des oiseaux en Méditerranée, en particulier en ce qui concerne la description des voies migratoires, la migration différentielle par sexe et classes d'âge, l'utilisation des réserves de graisse, les effets des conditions météorologiques, et le comportement de stationnement des oiseaux au niveau des îles (Spina 2011). En outre, et plus important encore, ce réseau de stations de baguage a prouvé sa capacité à fournir une énorme base de données scientifiques solides utilisée par les décideurs régionaux pour appuyer leurs politiques de conservation (Hepburn 1985, Fenech 1992, Hoballah 1996).

En fait, l'ajout d'un nombre de stations de baguage au Maroc à compléter la couverture déjà existante dans le nord de la Méditerranée occidentale (principalement en raison du nombre de sites d'exploitation en permanence dans les îles Baléares et Columbrets Els, ainsi que ceux de la Catalogne en Espagne NE) a donné une valeur ajoutée à l'ensemble des données. Cela a permis pour la première fois d'étudier la migration des oiseaux en même temps dans tout le bassin méditerranéen, non seulement dans les zones d'origine des migrateurs (Afrique NW), mais aussi dans les zones où les oiseaux s'arrêtent au cours de la traversée maritime (sites insulaires), ou tout au long des routes continentales énergétiquement moins exigeantes (littoral de l'Espagne NE) (Gargallo *et al.* 2011).

Du fait de sa position à la limite nord du désert du Sahara ainsi que son isolement, l'oasis de Yasmina, faisant objet dans la présente étude, a été incluse dans ce projet parmi les stations marocaines étudiées. Il s'agit en fait d'une petite oasis du Tafilalet, située à la frontière nord du Sahara.

Problématique de la thèse

Le présent travail tient son importance de l'originalité qu'il porte puisque :

- d'un côté, il vient pour pallier au manque d'études faites sur l'écologie des haltes migratoires des passereaux transsahariens au Maroc. En effet, seules deux thèses se sont penchées sur la migration des passereaux : une au niveau de la région orientale (Hamidi 2000) et une au niveau du littoral nord occidental (Rguibi Idrissi 2002). Ainsi, notre étude fait suite et complète ces deux études marocaines pionnières. Ainsi, notre travail met le point sur l'importance et l'utilisation d'une région stratégique située à la porte du grand désert du Sahara, les oasis du Tafilalet, comme site de stationnement pour les passereaux transsahariens en migration pré et postnuptiale. Cette région largement marginalisée depuis des décennies, n'a fait objet d'étude détaillée que depuis 1984 (Cf. Destre 1984), et commence à présent à susciter l'intérêt de récentes études (Cf. Maggini & Bairlein 2011).

Ainsi, nous avons procédé par une approche spécifique en s'intéressant spécialement à un nombre de paramètres à savoir la durée de stationnement, la condition corporelle d'arrivée, les distances de vol (*Flight Range*), le taux de recapture et les réserves énergétiques (*Fuel load*) et le gain journalier de masse (*Fuel Deposition Rate* « *FDR* »). Le but est de révéler les différences interspécifiques de l'utilisation de certaines oasis de la région en fonction des saisons de migration, des années d'études, de la qualité et des préférences spécifiques vis-à-vis d'habitats.

- d'un autre côté, ce travail par son approche temporelle et géographique plus élargies, met en œuvre une analyse comparative de nos données nationales récoltées au niveau du principal site d'étude, oasis de Yasmina, avec des données de part et d'autre de la Méditerranée couvrant le trajet migratoire s'étalant sur les îles Baléares et la Catalogne.

*Chapitre I. Présentation générale
des sites d'étude*



A. Oasis du Tafilalet

I. Situation géographique

L'étude a été menée au sud-est du Maroc au niveau de trois sites faisant partie des oasis du Tafilalet et appartenant à la province administrative d'Errachidia (Fig.1). Ces sites sont listés ci-après du nord au sud :

- **Zouala** : située au cœur de la palmeraie de Ziz ($31^{\circ}47'N$, $04^{\circ}14'W$), à 30km au sud d'Errachidia, sur la route qui mène à Erfoud.
- **Yasmina** : oasis installée au pied d'Erg Chebbi ($31^{\circ}13'N$, $03^{\circ}59'W$) au sud-est de Rissani et à 133 km d'Errachidia. Cet Erg, allongé dans le sens nord-sud, couvre une surface de 100 à 150 km² et ses dunes les plus hautes approchent une amplitude de 200 m au dessus des regs environnant (Destre 1984). Cet oasis est le site principal d'étude.
- **Merzouga** : ($31^{\circ}05'N$, $04^{\circ}02'W$) comptant la daya la plus importante du Tafilalet, il s'agit de daya de Merzouga, ou daya Tamezguidate ou dayet Srij (Hammada *et al.* 2003).

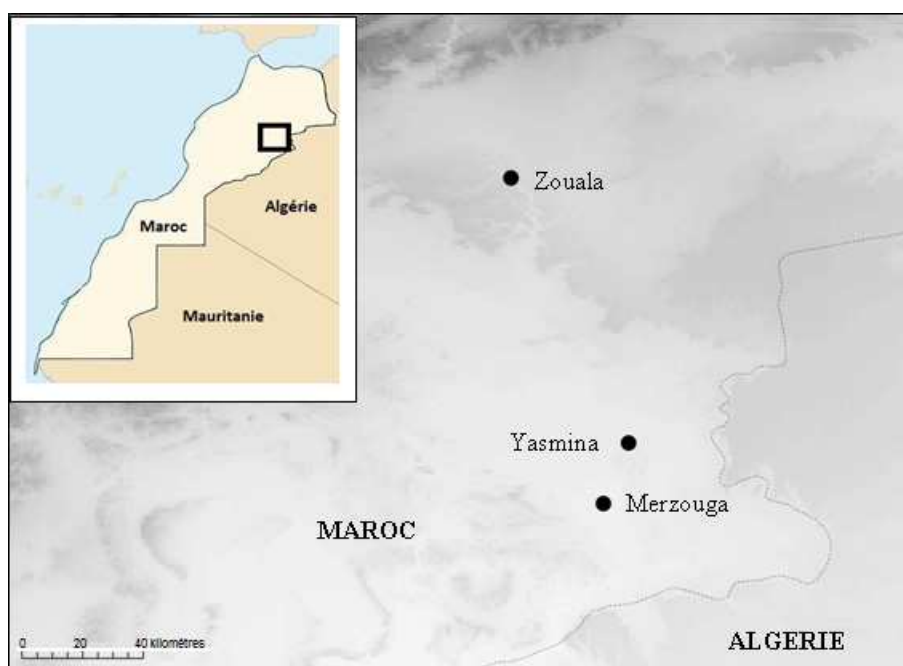


Figure 3. Situation géographique des trois oasis d'étude

II. Climat

La plaine du Tafilalet se situe dans une zone présaharienne à climat très aride ; la barrière atlasique au nord arrête les vents frais et humides d'origine atlantique, alors que la plaine est ouverte aux vents sahariens. Les précipitations annuelles varient entre 200-250 mm (au nord) et 50 mm (au sud), relatant un

climat de type présaharien au nord et désertique au sud (Hammada *et al.* 2003). Ce climat est ainsi caractérisé par une grande sécheresse, un nombre de jours d'ensoleillement très élevé et des précipitations rares et irrégulières (Destre 1984).

a. Température :

La température moyenne annuelle de l'air est de l'ordre de 19°C ; Elle varie dans l'espace selon un gradient latitudinal, croissant du nord vers le sud, avec des écarts thermiques très élevés : moyennes des minima entre 3-10°C (janvier) et 15-30°C (juillet) ; moyennes des maxima entre 14-25°C (janvier) et 25-45°C (juillet) (Hammada *et al.* 2003)

Sur le plan thermique, deux saisons estivale et hivernale sont à la fois bien marquées et courtes. A un été chaud, en juillet et août principalement, succède un automne qui arrive brutalement. L'hiver, court et centré sur décembre-janvier, est suivi d'un printemps long (saison la plus durable dans le Tafilalet), alors que les fortes chaleurs estivales ne se font sentir avant les mois de mai, voir juin. Pour l'été, le mois de juillet est incontestablement le mois le plus chaud sur toute la région, avec une moyenne des maxima de l'ordre de 40 à 45°C (Destre 1984).

b. Pluviosité :

La répartition géographique des précipitations met en évidence une nette influence de la latitude, ainsi la pluviosité diminue en pénétrant davantage en région saharienne (Destre 1984). A ceci, s'ajoute une grande irrégularité saisonnière des pluies, sachant que la saison sèche est très longue (mai à septembre) et que les pluies se répartissent entre deux périodes (automne et printemps) généralement en un petit nombre d'averses, parfois très violentes (Hammada *et al.* 2003).

Dans le bassin d'Errachidia, la pluviométrie annuelle durant la période 1975-1997 est de 76 mm à Goulmima, 115 mm à Errachidia et 89 mm au Radier d'Erfoud ; plus au sud, ces valeurs s'abaissent progressivement : 71.5 mm à Jorf et 48 mm à Taouz. La pluviométrie moyenne mensuelle maximale dépend des bassins versants, elle est généralement enregistrée entre octobre et novembre, quant à la période sèche, elle est la même pour toute la région et se situe entre juin et août. Pour ce qui est des variations interannuelles, elles sont marquées par une alternance d'années humides et d'années sèches, avec prédominance de la sécheresse durant les deux dernières décennies (Hammada *et al.* 2003).

c. Vents :

La région est soumise aux vents d'est et du nord-est (Chergui) chauds et secs fréquents en été (entre mai et octobre) et aux vents d'Ouest et du sud-ouest (Sahel), frais et dominant au printemps (Hammada *et al.* 2003).

III. Hydrologie

Sur le plan hydrologique, les oueds Ziz et Gheris prennent naissance dans le Haut Atlas, où ils sont alimentés par des sources émanant des aquifères du calcaire jurassique et par les eaux des précipitations,

en partie neigeuse (Hammada *et al.* 2003). Les régimes d'écoulement superficiel de ces oueds sont très irréguliers, d'abord sur leur parcours, ensuite selon les saisons et les années (Destre 1984) ;

- **Oued Ziz :**

Il s'écoule en permanence sur tout son cours atlasique et ne reçoit qu'un seul affluent lui aussi pérenne, l'oued Hamza. Au débouché du haut Atlas ses eaux sont collectées depuis 1971 par le barrage Hassan Addakhil d'Errachidia. Le débit à l'entrée de la retenue est de l'ordre de 6 m³/s (moyenne calculée sur la période 1948-1970). De ce fait, son lit est sec sur un peu plus de 20 km en aval du barrage, et de nouveau les sources abondantes de Meski l'alimentent jusqu'aux palmeraies d'Erfoud et de Rissani (Destre 1984).

- **Oued Gheris :**

L'écoulement de surface dans le Haut Atlas est irrégulier mais de nombreuses résurgences et émergences alimentent en permanence quelques tronçons. Le débit moyen au débouché atlasique est de 2.5 m³/s (1948-1970). Cet oued reçoit deux affluents, l'oued Ferkla et Tarda. Ces deux oueds, Ziz et Gheris, se rejoignent au sud et forment l'oued Daoura (Destre 1984).

IV. Végétation

Le tamaris (*Tamarix spp.*) est la végétation principale présente dans tous les sites d'étude.

- **Zouala :** composée d'une forêt riveraine de tamaris située dans un grande oasis riveraine, avec une abondance du palmier dattier (*Phoenix dactylifera*), des vergers ainsi que d'autres arbres fruitiers.
- **Yasmina :** végétation limitée à quelques arbres de tamaris occupant une superficie de 4.2 ha et disposés sur les bordures d'un lac temporaire sec depuis le mois d'août 2009.
- **Merzouga :** consiste en un étendu de tamaris avec des plantes herbacées (*Hyoscyamus spp.*, Photo 1&2), situé sur les rives d'un réservoir d'eau (sec en 2011).



Photo 1&2. *Hyoscyamus spp.*

(a)



(b)



(c)



Photos a, b & c. les trois sites d'étude (a : Zouala ; b : Yasmina ; c : Merzouga).

B. Autres sites d'intérêt

Pour mener une approche méditerranéenne, certaines données du Tafilalet ont été comparées à des données récoltées au niveau de Kerbacha (Hamidi 2000, Rguibi Idrissi 2002), situé au nord-est du Maroc, et au niveau de deux stations espagnoles, Illa de l'Aire aux îles Baléares, et au parc national d'Aiguamolls de l'Emporda en Catalogne. Les données des sites espagnols sont fournies par l'Institut Catalan d'Ornithologie (ICO) de Barcelone.

La description de ces sites est comme suit :

- **Ripisylve de Kerbacha** : zone humide située sur la partie terminale de l'oued Moulouya ($35^{\circ}05'N$, $02^{\circ}22'E$), près de la côte méditerranéenne, à la limite ouest des collines de l'oued Mansour et à 8 km au SW de Saidia. Elle s'étale sur la rive droite de l'oued où domine une formation végétale ligneuse (Rguibi Idrissi 2002).
- **Illa de l'Aire (I. Aire)** : petite île ($39^{\circ}48'N$, $4^{\circ}15'E$) localisée à 1 km à l'est de l'île de Menorca, et caractérisée par une végétation côtière méditerranéenne basse et une petite forêt de *Tamarix sp* (Barriocanal & Robson 2008).
- **Parc naturel d'Aiguamolls de l'Emporda (PNAE)** : zone humide ($42^{\circ}00'N$, $3^{\circ}00'E$) avec une végétation à base de *Phragmites australis* (Barriocanal & Robson 2006).



Figure 4. Situation géographique des trois sites de comparaison

Chapitre II. Méthodologie du travail



I. Capture-Marquage-Recapture

Les méthodes de Capture-Marquage-Recapture (CMR), développées pour faire face aux difficultés liées à l'estimation de la taille de la population chez les animaux mobiles, représentent un outil essentiel pour étudier la dynamique des populations, permettant l'estimation non biaisée de la plupart des indices vitaux (survie, recrutement, dispersion, taux de croissance de la population, etc.) (Pollock *et al.* 1990, Lebreton *et al.* 1992, Kendall *et al.* 1995). Le principe général d'expériences CMR est de marquer les individus lors d'une première session de capture, puis d'enregistrer la proportion d'individus marqués dans les prochaines sessions de recapture (Williams *et al.* 2001).

Cette opération est répétée plusieurs fois. Ensuite, chaque animal capturé est associée à des antécédents de capture, qui est un vecteur de zéros et de uns, donnant l'état de capture à chaque session. Ainsi, l'ensemble de données est constitué d'historiques de captures consistant en une série contiguë de « 1 » et de « 0 », où «1» indique que l'animal a été repris (ou autrement dit d'être en vie et dans la zone d'échantillonnage), et « 0 » indique que l'animal n'a pas été repris (ou autrement vu).

Un « 0 » pourrait indiquer que l'individu avait en fait décédé, mais il pourrait aussi indiquer que l'individu était vivant, mais tout simplement pas rencontré.

La base de la plupart des modèles développés pour étudier la survie à partir de données de capture-recapture est le modèle de Cormack-Jolly-Seber (CJS) (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965). Ce modèle assigne des probabilités à chaque historique de capture (Fig.1) ;

- ϕ_i la probabilité de survie d'un individu du temps (i) au temps (i +1) et,
- p_i la probabilité de capture (ou de rencontre) d'un individu étant donné qu'il est vivant et dans l'échantillon.

En outre, ce modèle impose quatre hypothèses à respecter ; (1) chaque individu marqué possède la même probabilité de survie (ϕ_i) du temps i au temps i+1 ; (2) Chaque individu a la même probabilité de recapture (p_i) ; (3) Les marques ne sont ni perdues, ni mal lues et ; (4) les occasions de capture sont des événements instantanés et les relâches sont immédiates (Cooch & White 2001).

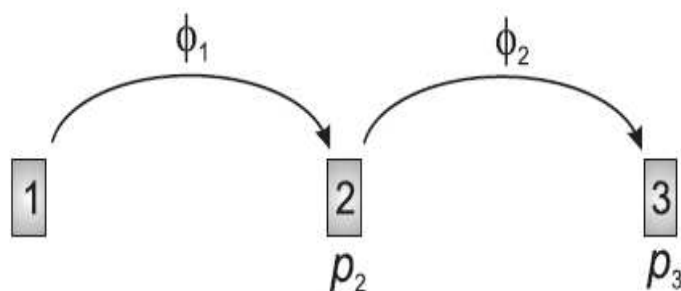


Figure 1. Schéma montrant le principe des probabilités de survie et de captures (Cooch & White 2001).

Tableau 1. Exemple donné sur les historiques de captures de quatre individus en trois occasions de captures avec leurs interprétations et probabilités correspondantes (Cooch & White 2001).

<i>Historiques de capture</i>	<i>Intéprétations</i>	<i>Probabilités correspondant aux historiques de capture</i>
111	L'oiseau a été capturé et marqué à la première occasion, et vivant et recapturé à la deuxième et à la troisième occasion.	$\phi_1 p_2 \phi_2 p_3$
110	L'oiseau a été capturé et marqué à la première occasion, vivant et recapturé à la deuxième fois, et soit : (1). mort à la troisième occasion, ou (2). toujours en vie mais simplement pas recapturé à la troisième occasion.	$\phi_1 p_2 [\phi_2 (1 - p_3) + (1 - \phi_2)]$ $= \phi_1 p_2 (1 - \phi_2 p_3)$
101	L'oiseau a été capturé et marqué à la première occasion, vivant mais non recapturé à la deuxième occasion, et vivant et recapturé à la troisième occasion.	$\phi_1 (1 - p_2) \phi_2 p_3$
100	L'oiseau a été capturé et marqué à la première occasion, et soit : (1). morts à la seconde occasion, (2). vivant à la seconde occasion mais non recapturé, et vivant à la troisième occasion et aussi non recapturé, ou (3). vivant à la seconde occasion mais pas recapturé, et mort à la troisième occasion.	$(1 - \phi_1) + \phi_1 (1 - p_2) (1 - \phi_2) + \phi_1 (1 - p_2) \phi_2 (1 - p_3)$ $= 1 - \phi_1 p_2 - \phi_1 (1 - p_2) \phi_2 p_3$

II. Programme *Mark*

Pour analyser les données *CMR* obtenues lors de toutes les sessions de capture, des modèles mathématiques permettent d'estimer les paramètres expliquant les variations de capture (Pradel *et al.* 1997). Les paramètres sur lesquels nous nous sommes focalisés, sont la durée de stationnement des espèces sur un site d'étude donné et leurs probabilités de capture.

Pour les estimer, nous avons eu recours à des modèles implémentés dans le programme *MARK* (White & Burnham 1999). Deux types de modèles ont été utilisés avec *MARK* : (i) des modèles Cormack-Jolly-Seber (CJS) et (ii) des modèles Pradel.

Les modèles CJS sont typiquement utilisés pour estimer la probabilité de survie (ϕ) et la probabilité de recapture (p) d'individus bagués. La probabilité d'émigration (ϵ), soit la probabilité qu'un oiseau présent à l'occasion i quitte le site à l'occasion $i+1$, est calculée à partir du modèle avec les probabilités de survie et de recapture constantes ($\epsilon = 1 - \phi$, Salewski & Schaub 2007).

Les modèles Pradel, par un fonctionnement équivalent aux modèles Jolly-Seber, nous permettent d'estimer pour une espèce une probabilité de présence sur le site avant la première capture de l'individu (probabilité d'immigration ι , calculée à partir de la probabilité d'ancienneté γ , avec : $\iota = 1 - \gamma$; Salewski & Schaub 2007). Ainsi, la probabilité qu'un individu présent sur le site soit capturé au moment de son

arrivée sur le site est très faible voire nulle. Il est donc probable que les oiseaux soient déjà présents depuis un certain temps sur le site avant que l'on puisse les capturer.

Enfin, les meilleurs modèles des deux analyses précédentes ont ensuite été utilisés dans l'estimation de la durée de stationnement pour chaque espèce et chaque année d'étude.

III. Analyses statistiques

Outre *Mark*, nous avons utilisé les programmes suivants :

- *Statistica* 8 : utilisé principalement pour les analyses de régressions linéaires multiples, les analyses de variance ANOVA, les tests de corrélations...etc.
- *SPSS* 18.0 (Statistical Package for Social Sciences), et *PAST* 1.97 (Palaeontological Statistics) pour les analyses de groupes hiérarchiques (cluster analyse), les tests de similarité et les modèles linéaires généraux.

IV. Collecte des données

Le baguage des oiseaux au niveau de l'oasis de Yasmina a été opérationnel depuis 2009 et jusqu'à 2011, avec la participation de bagueurs marocains et espagnols.

Le travail de terrain consistait en des séances quotidiennes de baguage effectuées durant trois printemps d'étude de 2009 à 2011. Les campagnes de baguage s'étalaient sur les périodes suivantes :

- du 15 février au 15 mai 2009,
- du 22 février au 18 avril 2010, et
- du 27 février au 4 mai 2011. Pour cette année, une autre campagne de baguage avait eu lieu en automne, du 19 août au 30 octobre.

Lors des trois printemps, 216 m de filets japonais (16 mm de maille, 2.5 m d'hauteur, et des longueurs de 6, 9, et 12 m) ont été étendus sur la zone de tamaris et, à part quelques changements mineurs, l'emplacement des filets a été conservés au cours des années (Photo 1).

Pour la session automnale de 2011, nous avons utilisés 180 m de filets de longueurs 6 et 12 m (Photo 2).

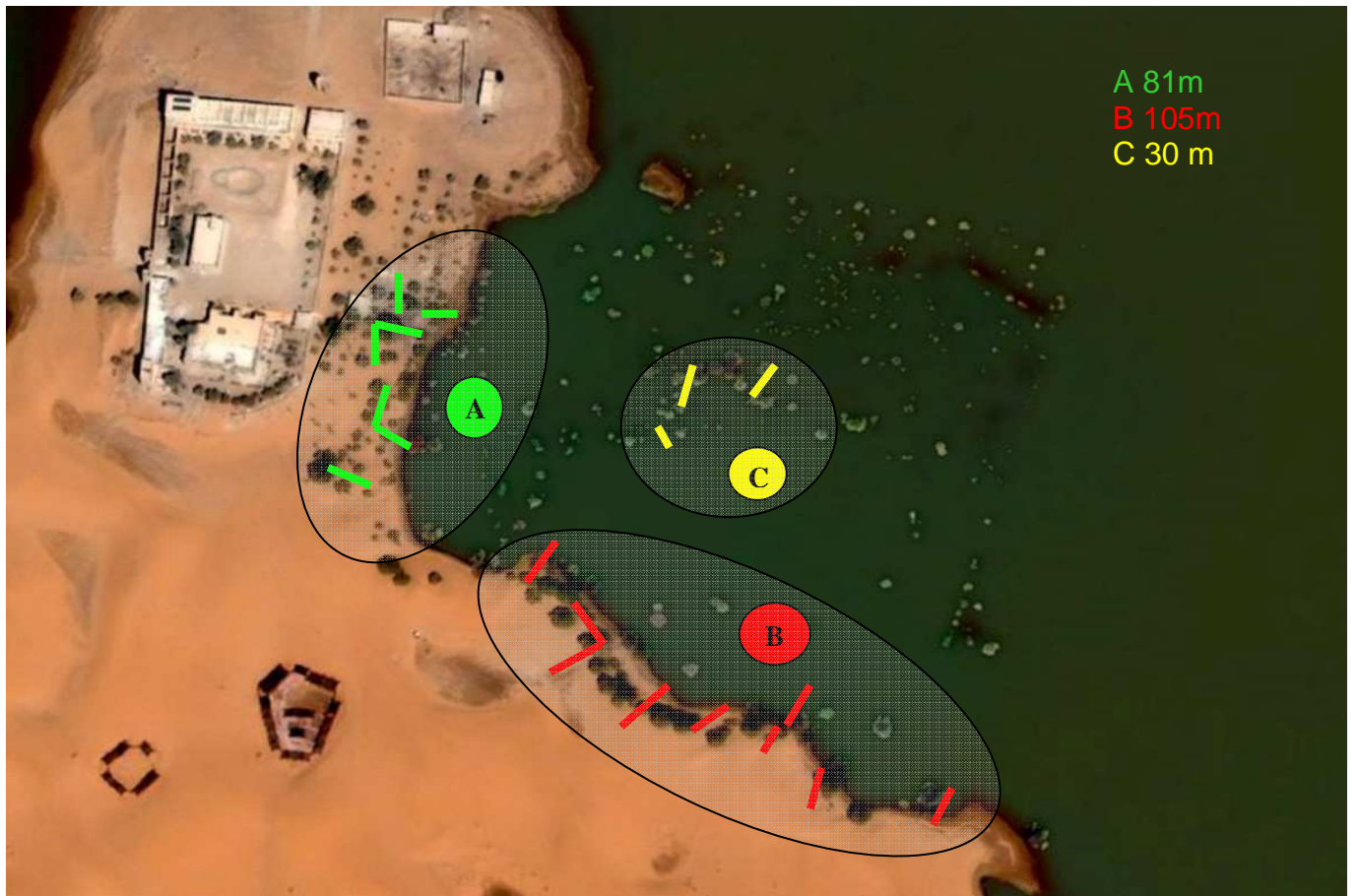


Photo 1. Disposition des filets au niveau de l'oasis de Yasmina pendant les sessions printanieres de baguage (2009-2011).

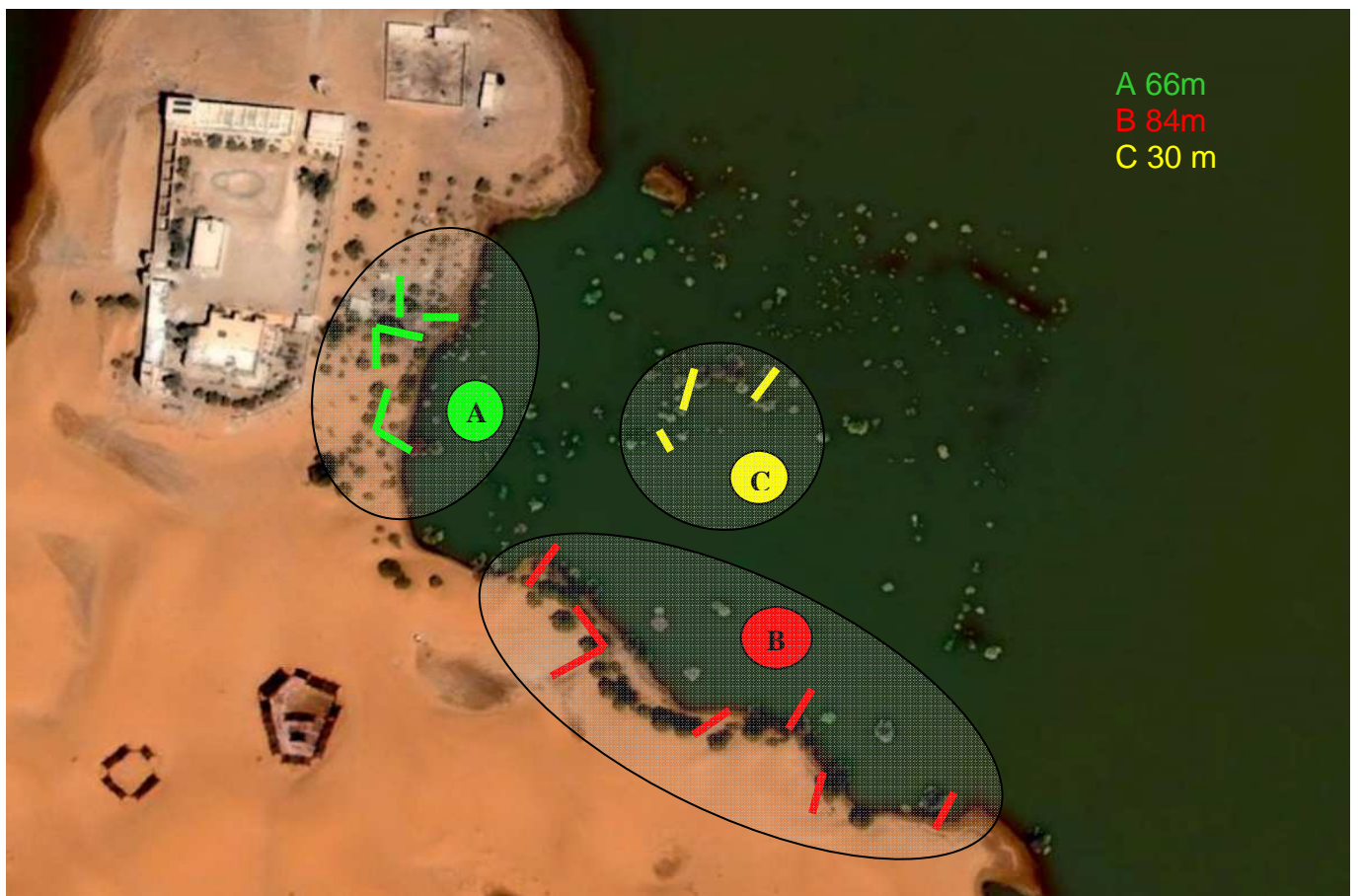


Photo 2. Disposition des filets au niveau de l'oasis de Yasmina lors de la session d'automne 2011.

Dans les autres sites du Tafilalet, les campagnes de baguages ont été menées au printemps 2011 en parallèle avec celui de l'oasis de Yasmina, et ce du 9 au 24 avril, en utilisant entre 108 et 204 m de filets japonais étendus à Zouala, et entre 84 et 180 m à Merzouga. Le nombre de filets utilisés pour ces deux sites variait en fonction de la force de vents et du niveau de la rivière traversant le site de baguage à Zouala. Ces campagnes rentraient dans le cadre d'une collaboration multilatérales avec des chercheurs de ;

- Aranzadi Sciences Society en Espagne, et
- Institute of Avian Research en Allemagne.

Ainsi, nous avons procéder avec la même démarche méthodologique durant toutes les années d'étude et au niveau des différents sites. Ainsi, les filets étaient opérationnels quotidiennement, contrôlés chaque heure, durant toute la journée, et fermés en cas de mauvaises conditions météorologiques et à mi-journée à cause des températures élevées dans la région. Pour la campagne de baguage réalisée en automne 2011 au niveau de l'oasis de Yasmina, les filets étaient contrôlés chaque demi-heure et fermés à 9h30 du matin à cause des fortes chaleurs.

Les oiseaux capturés ont été bagués, sexés, âgés, ainsi que toutes les mesures biométriques prises, à savoir :

- la longueur de l'aile mesurée ± 0.5 mm selon la méthode de Svensson (1992) ;
- la longueur de la troisième primaire (P3) qui représente la longueur réelle de l'aile (± 0.5 mm, Jenni & Winkler 1989, Berthold & Friedrich 1979) ;
- le poids mesuré à l'aide d'une balance électronique à 0.1g près ;
- l'évaluation de l'indice de graisse selon une échelle à neuf classes (Kaiser 1993), variant de 0 (pas de graisse visible) à 8 (muscle pectoral complètement recouvert de graisse), et l'indice de muscle selon une échelle à quatre niveaux (Bairlein 1995), allant de 0 (muscle émacié) à 3 (muscle gonflé, et le sternum n'est plus visible). (Fiche 1&2, Photo 3)
- longueur du bec à partir de son extrémité crânienne, sa largeur à l'extrémité distale des narines (Photo 4), ainsi que la longueur du tarse (± 0.5 mm), pour l'identification de l'hipolais obscur et l'hipolais du Sahara faisant objet du chapitre 7.

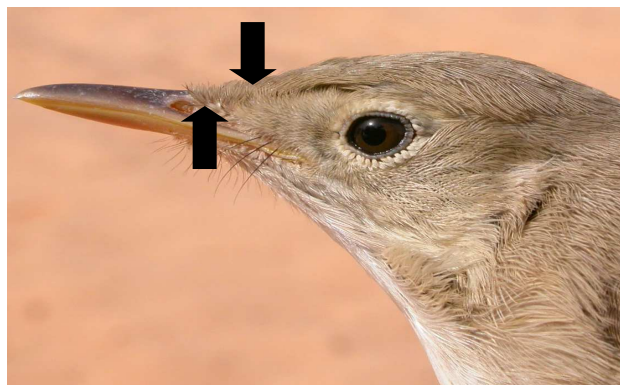


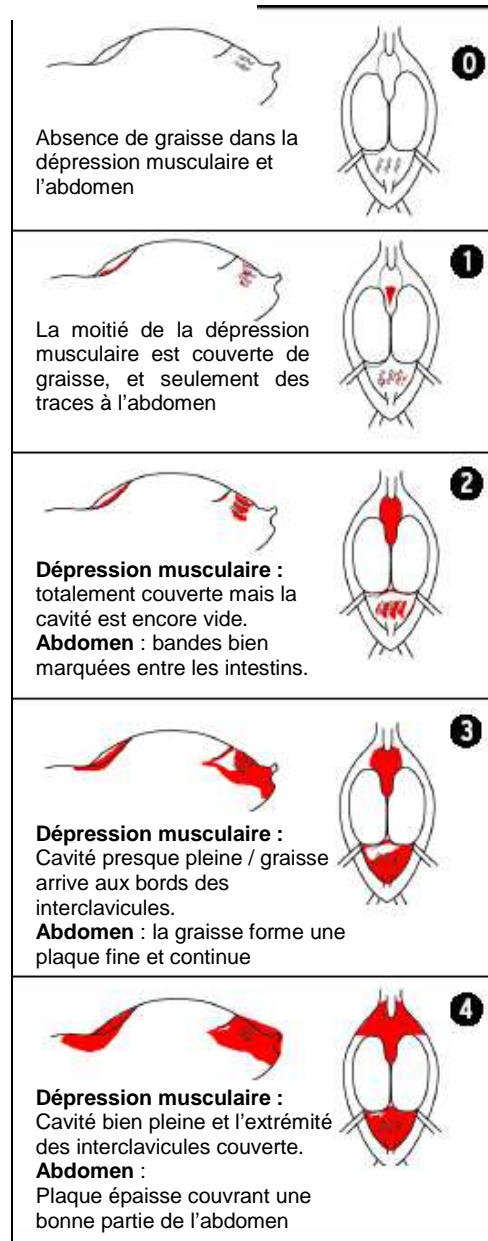
Photo 4. Points de mesure de la longueur et de la largeur du bec chez les deux espèces d'hipolais

La date, l'heure de capture, et l'état de l'oiseau à la relâche, ont été également notées pour toutes les captures. Pour les recaptures qui ont eu lieu au moins trois heures après la précédente, le poids et l'indice de graisse et de muscle ont été remesurés.

Dans la présente étude, seuls les oiseaux recapturés au moins un jour après leurs captures initiales ont été pris en compte pour les analyses statistiques.

En 2009 et 2010, nous avons utilisés des bagues marocaines délivrées par l'institut scientifique de Rabat, et en 2011 nous avons utilisés des bagues espagnoles fournis par l'institut catalan d'ornithologie (ICO) de Barcelone.

Graisse



Fiche 1. Echelle utilisée pour l'estimation de l'indice de graisse

Muscle	0	1	2	3
Aspect	Déprimé	Pas déprimé	Légèrement arrondi	Arrondi
Forme	Concave	Triangle	Convexe	Très convexe

Fiche 2. Echelle utilisée pour l'estimation de l'indice de muscle

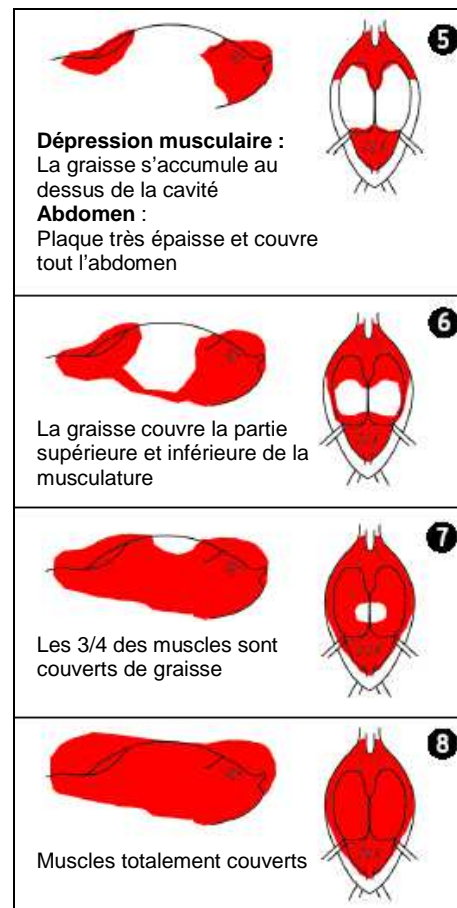


Photo 3. Photos de graisse et de muscle chez un oiseau capturé

*Chapitre III. Monographie des passereaux
au Tafilalet : bilan des connaissances*



Introduction

Situé à l'extrême Nord-Ouest de l'Afrique et à l'extrême Sud-ouest de la région paléarctique, le Maroc héberge une riche avifaune, soit 452 espèces d'oiseaux (Thévenot *et al.* 2004), et représente une région importante pour la migration d'oiseaux entre les régions de reproduction paléarctiques et les quartiers d'hivernage africains. En effet, ce pays constitue, pour des dizaines de millions de migrateurs paléarctiques occidentaux, une sorte de pont écologique sur l'une des principales voies de migration entre l'Europe et l'Afrique. Ainsi, il offre pour certains des sites d'hivernage, et pour d'autres des zones d'halte et de repos (Magin 2001), surtout pour les migrateurs transsahariens, où ils peuvent effectués des haltes avant et après la traversée des deux barrières majeures, le Sahara et la Méditerranée (Rguibi Idrissi 2002, Rguibi Idrissi *et al.* 2003, 2004). Parmi ces sites d'haltes largement utilisés, on cite les oasis du Tafilalet, qui constituent un complexe de zones humides présahariennes figurant sur la liste des sites Ramsar marocains.

L'importance de ce site réside dans sa position sur la voie de migration est-marocaine (Moulouya-Ziz/Draa), dont le tracé suit les vallées riches en végétation. Il faut souligner dans ce contexte le rôle que jouent les oasis comme relais de migration, rôle essentiel dans la constitution de réserves avant la traversée du Sahara lors de la migration postnuptiale et dans leur reconstitution après sa traversée en période pré-nuptiale (Hammada *et al.* 2003). Malgré cette importance ornithologique, et à part des observations personnelles et irrégulières dans le temps, seules quelques études complètes ont été menées sur l'avifaune de ces oasis.

L'objectif principal de ce chapitre est de mettre en œuvre un inventaire des passereaux présents dans l'oasis de Yasmina en période de migration pré et postnuptiale, de dresser leurs calendriers de passage, en se basant sur les données de capture de l'année 2011, et enfin faire une analyse comparative avec certaines études antérieures.

I. Avifaune et phénologie de passage.

1. Composition avifaunique de l'oasis de Yasmina

Au total, 1607 passereaux appartenant à 46 espèces ont été capturés et bagués au niveau de l'oasis de Yasmina lors de la campagne du baguage réalisée au printemps, alors que seul 433 passereaux de 31 espèces ont été échantillonnés en automne 2011 (Annexe1).

Ci-après une liste systématique de ces espèces de passereaux, avec leurs statuts dans la région, les détails sur les périodes du passage, code et l'effectif total donnés pour chaque espèce.

- **Rousserolle turdoïde *Acrocephalus arundinaceus* (ACRARU)** : Migrateur rarement contacté et seulement au passage de printemps avec uniquement deux captures, notées le 12 et le 17 avril.

- **Phragmite des joncs *Acrocephalus schoenobaenus* (ACRSCH)** : Migrateur au double passage dans le Tafilalet (Destre 1984), avec seulement trois captures dans notre oasis, deux pré-nuptiales le 12 et le 26 mars et une seule post-nuptiale noté le 3 octobre.
- **Rousserolle effarvate *Acrocephalus scirpaceus* (ACRSCI)** : Espèce migratrice très régulière et relativement abondante au double passage, avec respectivement un total de 92 et 65 captures en migration pré et post-nuptiale. Au printemps, le passage débute le 29 mars et culmine à la deuxième moitié d'avril. A l'automne, cette espèce a été capturée dès le premier jour de baguage, ce qui laisse supposer que la migration débute peut être avant cette date.
- **Ammomane élégante *Ammomanes cinctura* (AMMCIN)** : Espèce sédentaire, signalée dans le site le 14 avril.
- **Pipit des arbres *Anthus trivialis* (ANTRI)** : Le passage de ce migrateur a été limité dans les deux saisons d'étude, avec neuf oiseaux bagués au printemps (le premier le 8 mars) et trois à l'automne (le premier le 14 septembre). Cette présence automnale, même très limitée, contredit ce qui a été énoncé dans des études antérieures (Thévenot *et al.* 2003) où l'espèce a été déclarée absente dans le sud-est du Maroc.
- **Bouvreuil githagine *Bucanetes githagineus* (BUCGIT)** : bagué à deux reprises, une le 30 mars et l'autre le 28 octobre.
- **Alouette calandrelle *Calandrella brachydactyla* (CALBRA)** : Espèce migratrice et nidificatrice dans le Tafilalet (Destre 1984). Assez commune au printemps avec 73 captures, dont la maximale journalière a été notée le 3 mars et les derniers individus signalés le 26 mars. A l'automne, un seul individu a été bagué le 17 septembre.
- **Agrobate roux *Cercotrichas galactotes* (CERGAL)** : Capturée en quelques occasions (14 au printemps et 5 à l'automne), les premiers oiseaux de cette espèce lors des deux saisons d'étude ont été bagués le 29 mars et le 21 août.
- **Bouscarle de Cetti *Cettia cetti* (CETCET)** : Espèce méditerranéenne, atteint dans le Tafilalet une de ses limites sud-orientales d'extension marocaine, et méridionale pour l'Afrique du nord-ouest (Destre 1984). Capturée dans notre site uniquement en deux occasions, une le 12 mars et l'autre le 25 septembre.
- **Gobemouche à collier *Ficedula albicollis* (FICALB)** : Espèce classée rare au Maroc, dont le passage printanier d'oiseaux remontant des quartiers d'hivernage du sud-est africain est connu dans le Tafilalet depuis Smith (1968), mais son importance et sa régularité restent à établir (Bergier *et al.* 1996). Au printemps, et au niveau de l'oasis de Yasmina, deux oiseaux ont été bagués dans l'oasis de Yasmina, un le 10 et l'autre le 11 avril, et aucune capture automnale n'a été faite.
- **Gobemouche noir *Ficedula hypoleuca* (FICHYP)** : Migrateur assez commun au printemps et plus rare à l'automne. En effet, au total 53 oiseaux ont été capturés du 5 au 30 avril avec un maximum de

27 captures enregistrées le 26 avril. Par contre, à l'automne le nombre de capture était limité à huit et la première a eu lieu le 6 septembre.

- **Hipolaïs obscure** *Hippolais opaca* (HIPOPA) : Plus commun au printemps qu'à l'automne. Ainsi, nous avons capturés 41 individus, dont les premiers signalés à partir du 17 mars, avec un pic d'arrivée en avril. En ce qui concerne les individus capturés à l'automne, ils étaient au nombre de douze avec une première notation le 19 août et la dernière le 28 octobre.
- **Hipolaïs du Sahara** *Hippolais pallida reseiri* (HIPPAL) : Même observation que pour *H. opaca*, le passage est plus marqué au printemps (effectif total de 64 individus) qu'à l'automne (neuf captures). Le passage pré-nuptial débute le 24 mars et s'accroît en avril, alors que le passage post-nuptial s'étale sur une période d'environ un mois du 20 août au 25 septembre.
- **Hipolaïs polyglotte** *Hippolais polyglotta* (HIPPOL) : Espèce migratrice au double passage, assez commune au printemps, avec 58 captures printanières et une seule capture automnale (26 août). Première arrivée printanière signalée en début avril (le 6 avril), avec augmentation des effectifs à la dernière décennie de ce mois.
- **Hirondelle rustique** *Hirundo rustica* (HIRRUS) : Migrateur au double passage modérément représenté dans le site ; quinze individus au printemps dont les arrivées s'enchaînaient du 25 mars au 29 avril, et treize individus à l'automne signalés du 5 septembre au 16 octobre.
- **Pie-grièche grise** *Lanius meridionalis elegans* (LANELE) : Sédentaire nicheur dans le Tafilalet (Destre 1984, et Thévenot *et al.* 2003). Huit captures ont été notées au printemps, la première a eu lieu le 27 février, alors qu'à l'automne un seul oiseau a été capturé le 11 septembre.
- **Pie-grièche à tête rousse** *Lanius senator* (LANSEN) : Première arrivée le 3 mars, ce migrateur a été abondant au printemps avec 64 captures, et absent à l'automne. En fait, il apparaît que le passage d'automne n'a pas au Maroc la même ampleur que celui du printemps (Pineau & Giraud-Audine 1979 *in* Destre 1984, Thevenot *et al.* 1980).
- **Locustelle tachetée** *Locustella naevia* (LOCNAE) : Cinq oiseaux en migration pré-nuptiale seulement, le premier étant apparu le 16 avril. Bien que rarement signalée, la migration transsaharienne de cette espèce est bien établie (HB-M 1962 *in* Destre 1984).
- **Rossignol philomèle** *Luscinia megarhynchos* (LUSMEG) : Cent et cinq oiseaux ont été bagués du 12 mars au 30 avril avec un mouvement accentué en avril. Ce migrateur est plus rare en migration automnale où uniquement deux notations ont été faites le 19 septembre et le 15 octobre.
- **Bergeronnette grise** *Motacilla alba* (MOTALB) : Deux passagers printaniers uniquement, un le 2 et l'autre le 7 mars.
- **Bergeronnette printanière** *Motacilla flava* (MOTFLA) : Espèce migratrice avec une seule arrivée pré-nuptiale enregistrée le 29 mars. En automne, aucun oiseau signalé. Apparemment, à cette saison, le passage serait essentiellement limité aux côtes atlantiques marocaines que dans les autres régions (Thévenot *et al.* 2003).

- **Gobemouche gris** *Muscicapa striata* (MUSSTR) : Arrivée vers la mi-avril (le 14/04), cette espèce est relativement plus présente au printemps qu'en automne avec respectivement 31 et 7 individus signalés dans le site d'étude. Le premier individu dans le site en automne a été enregistré le 19 septembre.
- **Traquet du désert** *Oenanthe deserti* (OENDES) : Espèce hivernante à Merzouga (Destre 1984, Thévenot *et al.* 2003). A l'oasis de Yasmina, uniquement deux individus ont été pris par les filets le 3 mars, et aucun oiseau n'a été signalé à la deuxième saison d'étude.
- **Traquet oreillard** *Oenanthe hispanica* (OENHIS) : Cinq seulement en migration printanière ayant lieu les 22 et 25 mars, et les 8, 11 et 30 avril. le passage automnal est limité à la méditerranée et la côte atlantique (Thévenot *et al.* 2003).
- **Traquet à tête blanche** *Oenanthe leucopyga* (OENYGA) : Espèce sédentaire nicheuse dont le Tafilalet représente la limite septentrionale de l'aire d'extension (Destre 1984). Huit captures au total dans le site, cinq au printemps et trois en automne.
- **Traquet motteux** *Oenanthe oenanthe* (OENOEN) : Cinq oiseaux au printemps bagués respectivement le 26 mars, et les 9, 10, 11 et 14 avril.
- **Loriot d'Europe** *Oriolus oriolus* (ORIORI) : un seul et unique oiseau bagué en migration prénuptiale le 25 avril. La migration vernale de cet oiseau se déroule sur un large front en Afrique du nord-ouest (HB-M 1962 *in* Destre 1984). Par contre, le retour postnuptial vers les quartiers d'hiver, qui se situent dans la moitié sud de l'Afrique (Moreau 1972 *in* Destre 1984), paraît plus oriental.
- **Moineau blanc** *Passer simplex* (PASSIM) : Espèce sédentaire dont sept ont été capturés au printemps et un en automne. Espèce saharienne, le moineau blanc atteint dans le Tafilalet une de ses limites nord-occidentale d'extension (Destre 1984).
- **Rougequeue à front blanc** *Phoenicurus phoenicurus* (PHOPHO) : Migrateur très commun au printemps (100 captures) dont le passage débute du 8 mars au 29 avril avec un maximum de mouvement dès la dernière décade de mars. En automne, la migration est moins importante (22 captures), et se déroule du 19 septembre au 26 octobre.
- **Pouillot de bonelli** *Phylloscopus bonelli* (PHYBON) : Très fréquent au printemps avec 125 captures réparties du 8 mars au 30 avril avec une capture maximale de 26 individus le 29 mars. En automne, cette espèce été peu fréquente avec simplement onze individus, dont la première apparition été enregistrée le 5 septembre et la dernière le 27 septembre.
- **Pouillot vélocé** *Phylloscopus collybita* (PHYCOL) : C'est un hivernant très abondant dans le Tafilalet et en partie un migrateur au double passage (Destre 1984). Au niveau de l'oasis de Yasmina, 28 captures ont été réalisées du 27 février au 5 avril, et une seule en automne le 22 octobre.
- **Pouillot ibérique** *Phylloscopus ibericus* (PHYIBE) : Espèce en double passage faiblement représenté, avec 13 captures au printemps et deux à l'automne. Les individus en migration prénuptiale

passent par notre site du 27 février au 11 avril, et les deux passagers postnuptiaux ont été signalés le 23 septembre et le 29 octobre.

- **Pouillot siffleur *Phylloscopus sibilatrix* (PHYSIB)** : Présence limitée au printemps (quatre notations les 11, 12, 13 et 19 avril), et aucun oiseau n'a été signalé en automne. De ce fait, cette espèce de *Phylloscopus* est la moins représentée dans le site.
- **Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus* (PHYLUS)** : Contrairement à ce qui est énoncé par Destre (1984), la migration automnale de cette espèce a été bien prouvée par cette étude, néanmoins, le passage au printemps est bien plus marqué que celui à l'automne. Ainsi, au printemps 139 individus ont été capturés dès le 3 mars et jusqu'au 30 avril, tandis qu'à l'automne seulement 18 captures ont été effectuées du 4 septembre au 14 octobre. Notant, que c'est l'espèce de *Phylloscopus* la plus capturé dans le site.
- **Tarier des prés *Saxicola rubetra* (SAXRUB)** : Espèce occasionnellement notée, avec au total de dix captures dont neuf à la deuxième décennie d'avril (du 11 au 18 avril) et une ayant lieu le 9 septembre.
- **Tarier pâtre *Saxicola torquata* (SAXTOR)** : Espèce seulement capturé en automne, avec trois captures le 13, 16 et 21 octobre.
- **Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* (SYLATR)** : Passage limité au printemps, avec seulement deux captures en mars (le 17 et le 27 mars) et deux en avril (le 18 et le 26 avril). Pour l'automne, sept individus de cette espèce ont été capturés dans notre site du 8 au 30 octobre.
- **Fauvette des jardins *Sylvia borin* (SYLBOR)** : En double passage dans le Tafilalet (Destre 1984), la présence de cette espèce a été plus marquée durant la migration printanière où le passage de 82 individus a été confirmé dans notre site d'étude du 6 avril au premier mai avec un pic à la mi-avril. En revanche, seulement sept individus ont été capturés à l'automne (deux le 14 septembre, un le 21, et quatre le 29 septembre).
- **Fauvette passerinette *Sylvia cantillans* (SYLCAN)** : Espèce migratrice très commune et très abondante dans notre site durant les deux périodes de migration. Avec un total de 368 oiseaux, le passage pré-nuptial débute du 27 février au 25 avril en notant un maximum de capture le 29 mars (65 individus capturés en une seule journée). A l'automne, l'effectif a été de 200 individus passant du 24 août au 17 octobre. Avec ces effectifs, *S. cantillans* est l'espèce qui domine le plus la composition avifaunique de l'oasis de Yasmina durant les deux saisons de baguage.
- **Fauvette grisette *Sylvia communis* (SYLCOM)** : Migrateur au double passage avec un mouvement plus prononcé au printemps (35 captures), commençant du 2 mars et se poursuivant jusqu'à la fin de la période de baguage. A l'automne, une seule et unique présence a été réalisée le 3 octobre.
- **Fauvette à lunettes *Sylvia conspicillata* (SYLCON)** : Rarement signalée, juste à trois reprises (le 7 mars, le 12 septembre et le 11 octobre).

- **Fauvette du désert *Sylvia deserti* (SYLRTI)** : Espèce nicheuse commune dans toutes les zones de la plaine du Tafilalet (Erg Chebbi, etc.) (Destre 1984), capturée deux fois dans notre site, la première fois le premier mars et la seconde le 19 août.
- **Fauvette de l'Atlas *Sylvia deserticola* (SYLOLA)** : La région d'Errachidia est située sur la limite méridionale de l'aire d'extension de cette espèce. En fait, ces oiseaux passent la mauvaise saison principalement dans les oasis du sud du Tafilalet où ils sont très communs en décembre, janvier et février dans les zones de tamaris qui bordent l'Erg Chebbi (Destre 1984, et Thévenot *et al.* 2003). Dans notre oasis, six individus ont été capturés du 27 février au 23 mars.
- **Fauvette orphée *Sylvia hortensis* (SYLHOR)** : Des effectifs faibles ont été notés pour cette espèce que ce soit pour le printemps ou pour l'automne, avec respectivement huit captures à la première saison (première arrivée le 11 mars), et quatre pour la seconde (première arrivée le 5 septembre).
- **Fauvette mélanocéphale *Sylvia melanocephala* (SYLALA)** : Espèce hivernante dans le site, elle se manifeste dès le premier jour du baguage du printemps jusqu'au 13 avril avec un effectif total de 16 oiseaux. A l'automne, elle a été signalée dans le site dès le 23 septembre, et le total des captures a été de 19 oiseaux.
- **Merle noir *Turdus merula* (TURMER)** : Présent toute l'année dans le Tafilalet, et particulièrement abondant en hivernage de novembre à mars (Destre 1984). Dans notre oasis d'étude une seule capture a eu lieu au printemps le 27 février.

En général, neuf espèces constituent la grande part de la composition spécifique de l'oasis de Yasmina en période de migration. Les espèces les plus rencontrées avec leurs taux de captures, au printemps et en automne sont respectivement : la fauvette passerinette (22.9% et 45.6%), le pouillot fitis (8.6% et 4.1%), le pouillot de bonelli (7.8% et 2.5%), le rougequeue à front blanc (6.2% et 5%), la rousserolle effarvate (5.7% et 14.8%), fauvette des jardins (5.1% et 1.6%), l'hipolais du Sahara (4% et 2.1%), le gobemouche noir (3.3% et 1.8%), et l'hipolais obscure (2.6% et 2.7%).

2. Phénologie de passage

La phénologie du passage à l'oasis de Yasmina pour chacune des saisons de migration est représentée dans les Figures 1 & 2, d'après les dates des reprises individuelles.

En comparant les deux saisons, il paraît bien clair que le passage des oiseaux à Yasmina est largement plus important lors de la migration pré-nuptiale qu'au cours de la migration post-nuptiale.

Ainsi, alors qu'au printemps, les captures journalières approchent ou dépassent même parfois les centaines d'oiseaux, celles d'automne sont moins intenses et ne dépassent qu'occasionnellement les vingtaines d'individus.

Durant la période printanière, le passage migratoire s'accroît à partir de la dernière décennie de mars jusqu'à la fin d'avril, avec un pic migratoire se dessinant le 29 mars (111 captures). Pour la deuxième

saison (automne), la période avec le plus grand nombre de captures débute dès la première semaine de septembre et se poursuit jusqu'à la première semaine d'octobre, avec un maximum de captures quotidiennes enregistrées le 5 septembre.

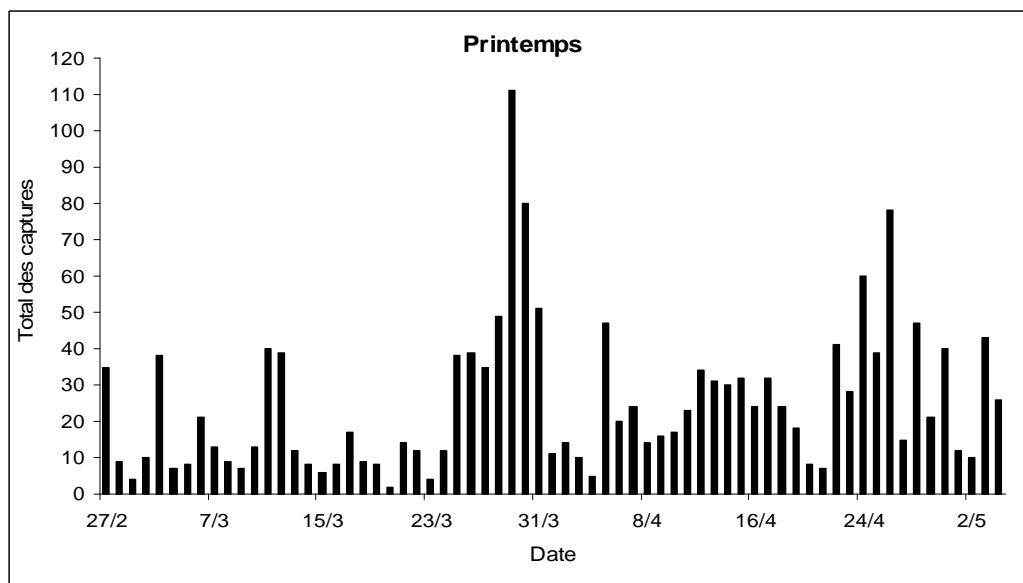


Figure 1. Phénologie de la migration prénuptiale au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

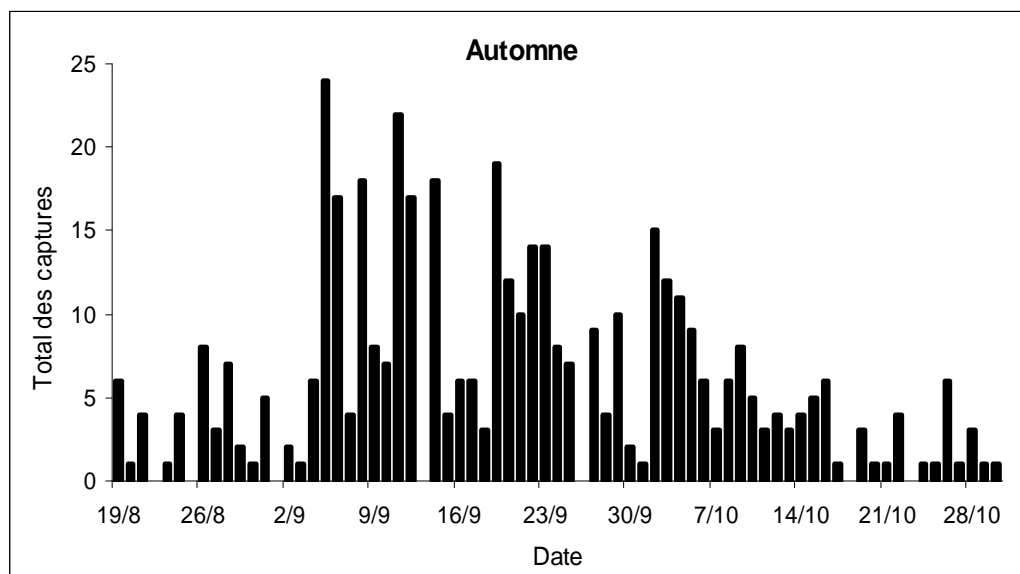


Figure 2. Phénologie de la migration postnuptiale au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

II. Synthèse bibliographique

Cette synthèse bibliographique est basée sur une comparaison des périodes de passage des espèces et/ou dates d'observations faites au niveau du Tafilalet et cités dans deux importantes références ; Destre 1984 et Thévenot *et al.* 2003, ainsi qu'une troisième étude sur la migration printanière au niveau de la méditerranée occidentale incluant une des oasis du Tafilalet (oasis de Jorf). Cette comparaison a été limitée aux espèces des migrateurs paléarctiques transsahariens (Tab.1).

En comparant nos données avec ceux présentées dans ce tableau on trouve que certaines espèces déclarées absentes dans la région du Tafilalet pour une saison ou l'autre, d'après la bibliographie, ont été bien capturées au niveau de l'oasis d'étude, notamment le pouillot de bonelli, le pipit des arbres, et la fauvette orphée en automne.

Tableau 1. Synthèse bibliographique comparative des périodes de passage et/ou observations des migrateurs transsahariens faites au niveau du Tafilalet

Espèce	Destre 1984		Thévenot <i>et al.</i> 2003		Gargallo <i>et al.</i> 2011
	Printemps	Automne	Printemps	Automne	Printemps
Rousserolle turdoïde	Début avril	Pas signalé dans la région	Absent	Pas signalé dans la région	Espèces non étudiées
Phragmite des joncs	Dés fin février	Observé à Errachidia le 24/09/1981	Observé à Errachidia le 19/02/1983	occasionnel	
Rousserolle effarvatte	La date précoce est le 30/03/1983	Observé le 8/08/1979	La date tardive est le 30/05/1982	Observé le 8/08/1979	
Pipit des arbres	Le 28/03/1983 à Errachidia	Pas observé en cette saison	Fréquent au sud est à Tafilalet (Bierman 1959, Smith 1968, Vernon 1972)	Absent	Certains migrateurs arrivent en janvier ou février, mais généralement à partir de mars
Hipolaïs polyglotte	Début avril	Observations les 8, 11 et 12/04/1979	commun	Pas commun	Espèces non étudiées
Hirondelle rustique	Observé le 28/01/1980 et 29/01/1982 à Merzouga	Observé le 21/08/1975 à Merzouga	Aucune observation		
Pie-grièche à tête rousse	Observé le 16/03/1980 et 19/03/1982 à Merzouga	Observé le 26/09 et 6/10/1982 à Errachidia	Migration répondeuse	Passage irrégulier	Généralement de la mi-mars à la mi ou fin avril
Locustelle tachetée	16/04/1980	Absent	Aucune observation		Espèce non étudiée
Rosignol philomèle	Observé le 5/04/1980 à Errachidia	Pas de donnée	Assez commun	Noté une seule fois à Tafilalet (15 août)	Passage surtout de mi-mars à fin avril ou début mai
Bergeronnette grise	Observé le 18/04/1973 à Merzouga	Hiverné largement dans la région avec des arrivées précoces (29/09/1979)	Pas commun à Tafilalet		Espèce non étudiée
Bergeronnette printanière	Observé le 17/02/1980 à Merzouga	Observé le 09/10/1981 à Errachidia	Première arrivée à Tafilalet le 17/02/1980	Pas signalé dans la région	Espèce non étudiée

Gobemouche gris	A part oiseau précoce (31/03/1982 à Errachidia), l'arrivée a généralement lieu vers la mi-avril	Les derniers oiseaux ont disparu les 12/10 en 81 et 13/10 en 1982 à Errachidia	A partir de fin mars (31/03/1982 à Errachidia)	Aucune observation	A partir de mi-mars
Rougequeue à front blanc	Une seule observation le 10 mars	Fin septembre	Surtout à la première moitié d'avril	Passage réduit	passage commençant dès février, mais ne s'accroissant qu'en mars avec pic à la première moitié d'avril
Pouillot de bonelli	Entre 3 avril et 11 mai	Pas observé dans la région	Début avril	Pas observé dans la région	Pas avant la mi-mars
Pouillot véloce	Date extrême le 26 avril	Date extrême le 11 novembre	Pas signalé dans la région		Espèces non étudiées
Pouillot ibérique	Pas mentionné		De la fin de février à la mi-avril	En septembre	
Pouillot siffleur	Entre les 26/03 et 18/05	Aucune observation	Premiers migrateurs le 26 mars	Aucune observation	
Pouillot fitis	Dés 10 et 11 mars	Aucune donnée certaine	Dés début mars	Pas fréquent	
Fauvette des jardins	Date précoce pour le Tafilalet : 25/04/1981	Deux notations le 13/10 et le 27/10/1982	Répondue	Région pas citée dans l'observation	
Fauvette passerinette	Migration entre 10 mars et 11 mai	Début dès août : 11, 12 et 13/08/1979	10/03/1982 à Errachidia	Dés début août : 11/08/1979	Passage de fin février à mi-avril, avec pic à la seconde moitié de mars
Fauvette grisette	Du 4/04 au 11/05 entre 1979 et 1983	Le 3/10 à Errachidia et 15/10/1980 à Merzouga	Rien	Le 3/10 à Errachidia et 5/10/1980 à Merzouga	Espèces non étudiées
Fauvette à lunettes	Passage entre mi-mars et mi-avril	Passage de septembre à novembre	Pic du passage à Tafilalet de mi-mars à mi-avril	Rien	
Fauvette orphée	Entre le 27 février et 21 avril	Aucune observation n'est donnée			

Discussion

En comparant nos données avec celles de certaines oasis magrébines en Algérie (Bairlein 1992), en Tunisie (Selmi 2000), et en Mauritanie (Jenni-Eiermann *et al.* 2011), il paraît que cet ensemble d'oasis présente une avifaune diversifiée et jouissent d'une grande importance comme sites d'haltes migratoires pour un bon nombre d'espèces d'oiseaux transsahariens de longues distances d'origine paléarctique.

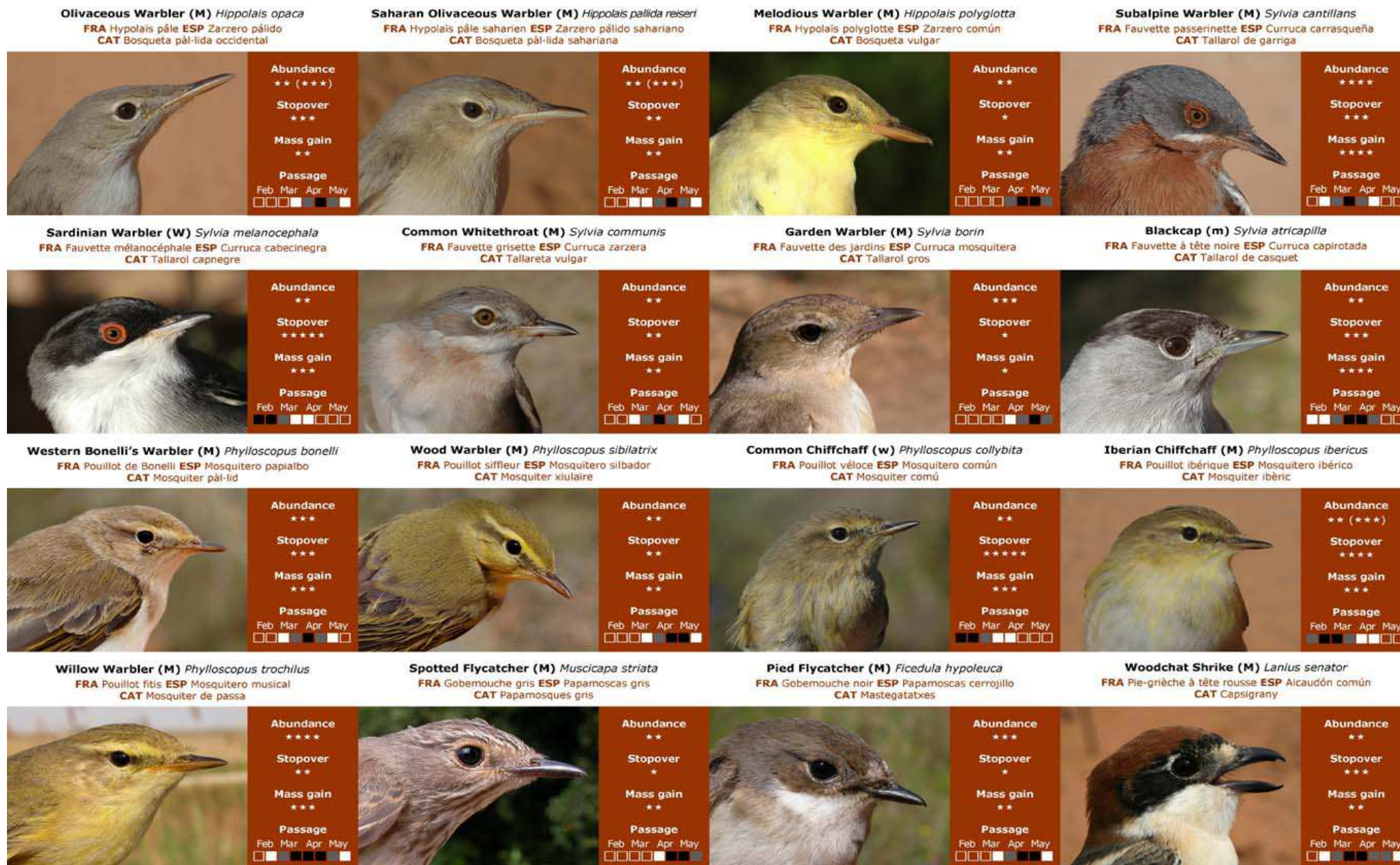
Effectivement, dans notre site d'étude, et bien qu'il y'ait des différences saisonnière en termes d'abondance spécifique, l'importance des captures réalisée témoigne bien de ce rôle de site d'halte, et les variations soulevées pourraient être fonctions des conditions environnementales dont les migrateurs devraient faire face le long de leurs voies migratoires.

En effet, la différence saisonnière des conditions climatiques a été suggérée d'expliquer pourquoi de nombreux migrateurs sont plus visibles en Afrique du Nord et le long des côtes méditerranéennes au printemps qu'en automne (Shirihai 1996). En fait, à la suite de pluies d'hiver, les conditions climatiques dans la région méditerranéenne sont beaucoup plus favorables à la migration au printemps qu'en automne. En effet, durant cette période, les migrateurs ont plus de chances de rencontrer une végétation fraîche, des zones d'eau stagnante et plus d'insectes, ce qui fait que les oiseaux tendent beaucoup plus à s'arrêter en Afrique du Nord au printemps qu'en automne. D'autre part, alors qu'en automne de nombreux oiseaux sont apparemment capables de traverser la Méditerranée et le Sahara sans reconstituer leurs réserves (traversée combinée Méditerranéo-saharienne) en profitant des vents favorables du sud pour accélérer leurs voyages, ils sont moins susceptibles de le faire au printemps (Newton 2008).

Outre ce rôle de site de stationnement, et parmi les espèces que compte l'oasis de Yasmina, figure des espèces patrimoniales au Maroc, il s'agit de :

- trois espèces sahariennes : la fauvette du désert, le bouvreuil githagine, et le moineau blanc,
- une sous-espèce endémique du Maroc : la fauvette de l'atlas, et
- deux espèces endémiques ibéro-maghrébines : l'hipolais obscur, et le pouillot ibérique (Thévenot *et al.* 2003).

Cette large diversité nécessite l'application de mesure de conservation et suscite le développement de la recherche scientifique au niveau des oasis du sud-est du Maroc.



Fiche 1 & 2. Principales espèces migratrices rencontrées au niveau de l'oasis de Yasmina durant la migration prénuptiale.

*Chapitre IV. Condition corporelle des
passereaux transsahariens au niveau de
l'oasis de Yasmina durant la migration pré
et postnuptiale*



Ce chapitre a fait objet de l'article accepté intitulé :

Hama, F., Gargallo, G., Benhoussa, A., Zerdouk, S. & Rguibi Idrissi, H. Autumn body condition of Palaearctic passerine trans-Saharan migrants at an oasis in southeast Morocco (Yasmina, Tafilalet). Ringing & Migration

Chapitre IV. Condition corporelle des passereaux transsahariens au niveau de l'oasis de Yasmina durant la migration pré et postnuptiale

Introduction

Le désert du Sahara représente une large barrière écologique à franchir lors des voyages annuels de milliards d'oiseaux migrateurs qui se reproduisent dans l'Europe et l'Asie, et qui hivernent dans l'Afrique subsaharienne (Hahn *et al.* 2009, Moreau 1972). Ceci est considéré comme l'un des longs voyages étonnants, et l'un des systèmes de migration les plus impressionnants au monde impliquant un grand nombre de participants (Newton 2008). De tels vols posent de nombreux défis physiologiques (Guglielmo *et al.* 2004). En effet, cet habitat inhospitalier couvre entre 7 et 9 millions de km² et une distance d'au moins 1500 km (Moreau 1972), offrant aux oiseaux très peu d'opportunités et de possibilités pour s'arrêter et reconstituer leurs réserves (Schaub & Jenni 2000a). Pour faire face à de telles conditions, chaleur, rareté de nourriture et d'eau, la plupart des passereaux stockent préalablement leurs réserves sous forme de graisses et protéines (Hutto 1998, Jenni-Eiermann *et al.* 2011) avant de procéder, selon l'hypothèse classique, par un seul vol de 40 heures sans stop à travers le Sahara (Moreau 1972). A titre d'exemple, un passereau migrateur, comme les fauvettes, doit accumuler des réserves énergétiques équivalentes à une augmentation de 40% de sa masse corporelle et ce pour alimenter le vol désertique (Biebach 1992). Ces réserves sont en grande partie accumulées à des sites d'haltes situés sur les deux côtés du Sahara (Hernandez 2009, Ottosson *et al.* 2001, Schaub & Jenni 2000a).

Toutefois, des études récentes ont montré qu'une proportion de migrateurs transsahariens stationnent régulièrement dans les oasis du désert, principalement pour se reposer, mais parfois aussi pour se réapprovisionner en énergie nécessaire au prochain vol, et par conséquent, une stratégie de vol intermittent avec des vols nocturnes peut être proposée pour les passereaux au moins pendant la migration automnale (Bairlein 1992).

Les stratégies d'engraissement employées lors de la migration varient selon les espèces en termes de taux de dépôts de graisse et de sa quantité stockée. Les stratégies peuvent être influencées par la taille du corps, les habitudes de recherche de nourriture, la saison, les distances entre les aires de reproduction et d'hivernage, et l'emplacement des sites d'escale par rapport à chaque extrémité du parcours migratoire (King *et al.* 1963, Winker *et al.* 1992a, b, Winker 1995, Berthold 1996, Sandberg 1996, Pilastro & Spina 1997, Farmer & Wiens 1999, Katti & Price 1999). Indépendamment de la migration, les réserves énergétiques des passereaux peuvent également varier en réponse aux variables environnementales quotidiennes, y compris la température et la photopériode (Lehikoinen 1987, Lehikoinen & Hakala 1988, Bednekoff *et al.* 1994, Bednekoff & Krebs 1995). Lors de la migration, de nombreux passereaux augmentent leurs réserves durant la journée sur les sites d'halte (Cherry 1982, Blem 1990, Winker *et al.*

1992b, Winker 1995, Morris *et al.* 1996, Dunn 2002, Jones *et al.* 2002), et les différences saisonnières de ces réserves sont en partie programmées de façon endogène (Gwinner 1990).

Donc, la réussite d'une migration dépend d'approvisionnement intensive avant et pendant le voyage (Bairlein & Gwinner 1994, Berthold 1996), et la quantité et la qualité des sites d'halte le long de la voie de migration sont considérées comme des facteurs importants qui façonnent les stratégies de migration et d'engraissement (Weber 1999, Chernetsov *et al.* 2004).

Dans ce chapitre, on s'est intéressé à la mise en évidence de la condition physique des migrateurs transsahariens à leur arrivée dans l'oasis de Yasmina, lors des deux saisons de migrations étudiées en 2011. Sont aussi évalués, les durées de stationnement et les gains de masse au niveau du site. Ceci nous permettra de déterminer le degré d'utilisation de notre oasis pour la reconstitution des réserves et le repos, et ce en adoptant une approche interspécifique et saisonnière.

1. Analyses statistiques

1.1. Durée minimale de stationnement

La durée minimale de stationnement a été estimée en calculant la différence entre la date de la première capture et la date de la dernière capture (Szulc-Olech 1965) chez les individus recapturés au moins un jour après leur capture initiale.

1.2. Réserve énergétique (*fuel load*) et distance de vol (*flight range*)

Nous avons calculé la distance de vol (Flight range «Y»), c'est à dire la distance que l'oiseau peut voler avec une certaine quantité de réserves énergétiques (Alerstam & Christie 1993), pour chaque individus des espèces transsahariennes les plus capturées au cours de chaque saison en appliquant l'équation donnée par Delingat *et al.* (2008) :

$$Y = 100 \times U \times \ln(1+f)$$

Cette équation comporte deux paramètres principaux : la vitesse (U), estimée à 40 km/h pour toutes les espèces (Schmaljohann *et al.* 2008), et la réserve énergétique (Fuel load «f») :

$$f = (m - m_0) / m_0$$

Avec, m est la masse corporelle à l'arrivée et m_0 la masse corporelle structurelle.

Suivant Salewski *et al.* (2009a), nous avons appliqué le concept de masse structurelle en se référant aux oiseaux sans réserves énergétiques (c.-à-d. oiseaux avec à la fois des indices de graisse et de muscle nuls). Néanmoins, ces individus faisaient largement défaut dans nos échantillons, ce qui empêchait l'utilisation du modèle linéaire général décrit par Salewski *et al.* (2009a).

Au lieu de cela, nous avons utilisé un modèle de régression linéaire multiple, pour un jeu de données plus large (2008-2010), où la masse corporelle a été définie comme variable dépendante et, la longueur de la troisième primaire (pour corriger la taille), l'indice de muscle, et l'indice de graisse et son carré (pour tenir compte de la non linéarité) ont été pris comme variables indépendantes. Le carré de l'indice de muscle n'a pas été utilisé parce qu'une analyse préliminaire a indiquée que le faible nombre de classes

disponibles (seulement trois) donne des résultats erronés. Une fonction de régression de la masse corporelle de tous les individus sur la longueur de la troisième primaire a été utilisée pour calculer la masse corporelle structurelle spécifique.

Les valeurs négatives de Y ont été corrigées à une valeur de 0 km, et les distances de vol ont été classées pour chaque saison en un certain nombre de groupes comme suit :

- **Au printemps** : trois groupes sont distingués ; (1) $Y < 300\text{km}$, sont les oiseaux nécessitant un réapprovisionnement immédiat et ne pouvant pas arriver aux sites plus au nord, (2) $300 < Y < 600\text{km}$, oiseaux pouvant rejoindre le nord de l'atlas mais ne pouvant pas traverser la méditerranée sans un supplément de réserve énergétique, (3) $Y > 600\text{km}$, ceux pouvant atteindre la péninsule ibérique.
- **En automne** : deux groupes sont formés ; (1) $Y < 1700\text{km}$ (1700km étant la distance minimale de l'oasis de Yasmina à la frontière sud du Sahara), sont les oiseaux qui ont peu ou pas de réserves suffisantes pour traverser tout le Sahara, et (2) $Y > 1700\text{km}$, regroupe les oiseaux qui ont assez de réserves pour traverser tout le Sahara et à atteindre leurs aires d'hivernage au Sahel sans faire aucun effort de réapprovisionnement.

1.3. Gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

Le gain journalier de masse a été calculé à l'aide d'une analyse de régression linéaire multiple où la différence de masse corporelle entre la première et la dernière capture (Δ masse corporelle, en % de la masse structurelle spécifique) est la variable dépendante, et la différence en jours (Δ jour, en jours) et heure (Δ heure, en heure) entre la première et la dernière capture sont les variables indépendantes (Schaub & Jenni 2000b). Le modèle a été fixé pour avoir une intersection de zéro, car la différence de masse corporelle est égal à zéro s'il n'y a pas de différence de temps entre les deux événements capture. Le gain journalier en masse, soit la pente de Δ masse corporelle sur Δ jour, exprime le pourcentage moyen du changement de la masse structurelle par jour. Seule la dernière capture de tous les oiseaux recapturés après au moins un jour de la capture initiale ont été inclus dans cette analyse.

L'ensemble de ces analyses a été réalisé pour les deux saisons d'étude et pour les espèces capturées avec un minimum de 7 individus.

2. Résultats

2.1. Biométrie

De part la comparaison des valeurs des longueurs de l'aile et de la troisième primaire chez les espèces baguées au niveau de l'oasis d'étude (Tab.1) on peut distinguer une différence saisonnière suggérant que les oiseaux rencontrés lors de la migration pré-nuptiale sont plus grand que ceux passant à travers l'oasis au cours de la migration post-nuptiale.

En effet, l'analyse des moyennes de la troisième primaire chez les dix espèces de migrateurs transsahariens les plus capturés à l'oasis de Yasmina, avec un minimum de 7 individus pour les deux saisons, confirme cette tendance (Fig.1). Ainsi, chez cinq espèces, on observe des différences de moyennes de P3 statistiquement significatives entre les deux saisons ($p < 0.05$) avec des valeurs au printemps bien supérieures chez la rousserolle effarvate, l'hipolaïs du sahara, le pouillot de bonelli, le pouillot fitis et la fauvette passerinette.

Pour les gobemouches noir et gris, le rougequeue à front blanc et la fauvette des jardins les différences des moyennes de P3 ne sont pas significatives ($p > 0.05$).

Tableau 1. Effectifs, moyennes des longueurs d'aile et de la 3^{ème} primaire, \pm se, chez les espèces migratrices baguées au niveau de l'oasis de Yasmina lors des deux saisons d'étude 2011.

Espèces	Code sp.	Printemps			Automne		
		n	Aile (mm)	P3 (mm)	n	Aile (mm)	P3 (mm)
Rousserolle effarvate	ACRSCI	92	67.1 \pm 0.2	51.6 \pm 0.2	65	66.0 \pm 0.3	50.4 \pm 0.2
Pipit des arbres	ANTTRI	9	88.5 \pm 1.0	67.4 \pm 0.8	3	86.7 \pm 1.2	66.8 \pm 1.3
Alouette calandrelle	CALBRA	73	92.6 \pm 0.4	70.4 \pm 0.4	1	87.5 \pm 0.0	67.0 \pm 0.0
Agrobate roux	CERGAL	14	88.3 \pm 0.6	66.5 \pm 0.7	5	85.2 \pm 1.7	64.7 \pm 1.5
Gobemouche noir	FICHYP	53	79.7 \pm 0.2	60.7 \pm 0.2	8	79.7 \pm 0.6	60.8 \pm 0.6
Hipolaïs obscure	HIPOPA	41	70.1 \pm 0.3	53.9 \pm 0.3	12	69.1 \pm 0.4	53.0 \pm 0.5
Hipolaïs du sahara	HIPPAL	64	66.0 \pm 0.2	50.4 \pm 0.2	9	63.4 \pm 1.2	47.8 \pm 1.1
Hipolaïs polyglotte	HIPPOL	58	66.4 \pm 0.3	50.7 \pm 0.3	1	62.0 \pm 0.0	48.0 \pm 0.0
Hirondelle rustique	HIRRUS	15	122.8 \pm 0.8	93.5 \pm 0.8	13	120.2 \pm 0.8	93.8 \pm 0.7
Pie-grièche à tête rousse	LANSEN	64	96.7 \pm 0.3	72.7 \pm 0.3	0		
Locustelle tachetée	LOCNAE	5	65.1 \pm 1.0	49.0 \pm 0.9	0		
Rossignol philomèle	LUSMEG	105	82.9 \pm 0.3	63.4 \pm 0.3	2	81.0 \pm 4.0	62.0 \pm 3.5
Gobemouche gris	MUSSTR	29	86.0 \pm 0.4	66.3 \pm 0.3	7	85.7 \pm 0.5	66.4 \pm 0.7
Rougequeue à front blanc	PHOPHO	100	79.9 \pm 0.2	61.1 \pm 0.2	22	80.3 \pm 0.5	61.3 \pm 0.4
Pouillot de bonelli	PHYBON	125	64.1 \pm 0.3	49.3 \pm 0.2	11	61.2 \pm 0.9	47.1 \pm 0.8
Pouillot véloce	PHYCOL	28	58.2 \pm 0.6	44.7 \pm 0.5	1	54.5 \pm 0.0	41.0 \pm 0.0
Pouillot ibérique	PHYIBE	13	59.5 \pm 0.7	46.1 \pm 0.6	2	57.5 \pm 0.0	44.3 \pm 0.3
Pouillot fitis	PHYLUS	139	66.8 \pm 0.3	51.2 \pm 0.2	18	65.1 \pm 0.7	49.6 \pm 0.6
Pouillot siffleur	PHYSIB	4	76.5 \pm 1.0	59.4 \pm 0.7	0		
Tarier des prés	SAXRUB	9	76.9 \pm 0.5	57.8 \pm 0.4	1	77.0 \pm 0.0	58.0 \pm 0.0
Fauvette à tête noir	SYLATR	4	76.1 \pm 0.4	58.6 \pm 0.2	7	74.1 \pm 0.9	55.8 \pm 0.8
Fauvette des jardins	SYLBOR	82	79.0 \pm 0.2	59.7 \pm 0.2	7	79.0 \pm 0.5	60.6 \pm 0.6
Fauvette passerinette	SYLCAN	368	59.9 \pm 0.1	45.8 \pm 0.1	200	59.2 \pm 0.1	45.1 \pm 0.1
Fauvette grisette	SYLCOM	35	72.7 \pm 0.4	54.8 \pm 0.4	1	72.0 \pm 0.0	56.0 \pm 0.0
Fauvette orphée	SYLHOR	8	78.3 \pm 1.0	59.6 \pm 0.9	4	81.3 \pm 1.0	62.1 \pm 0.8

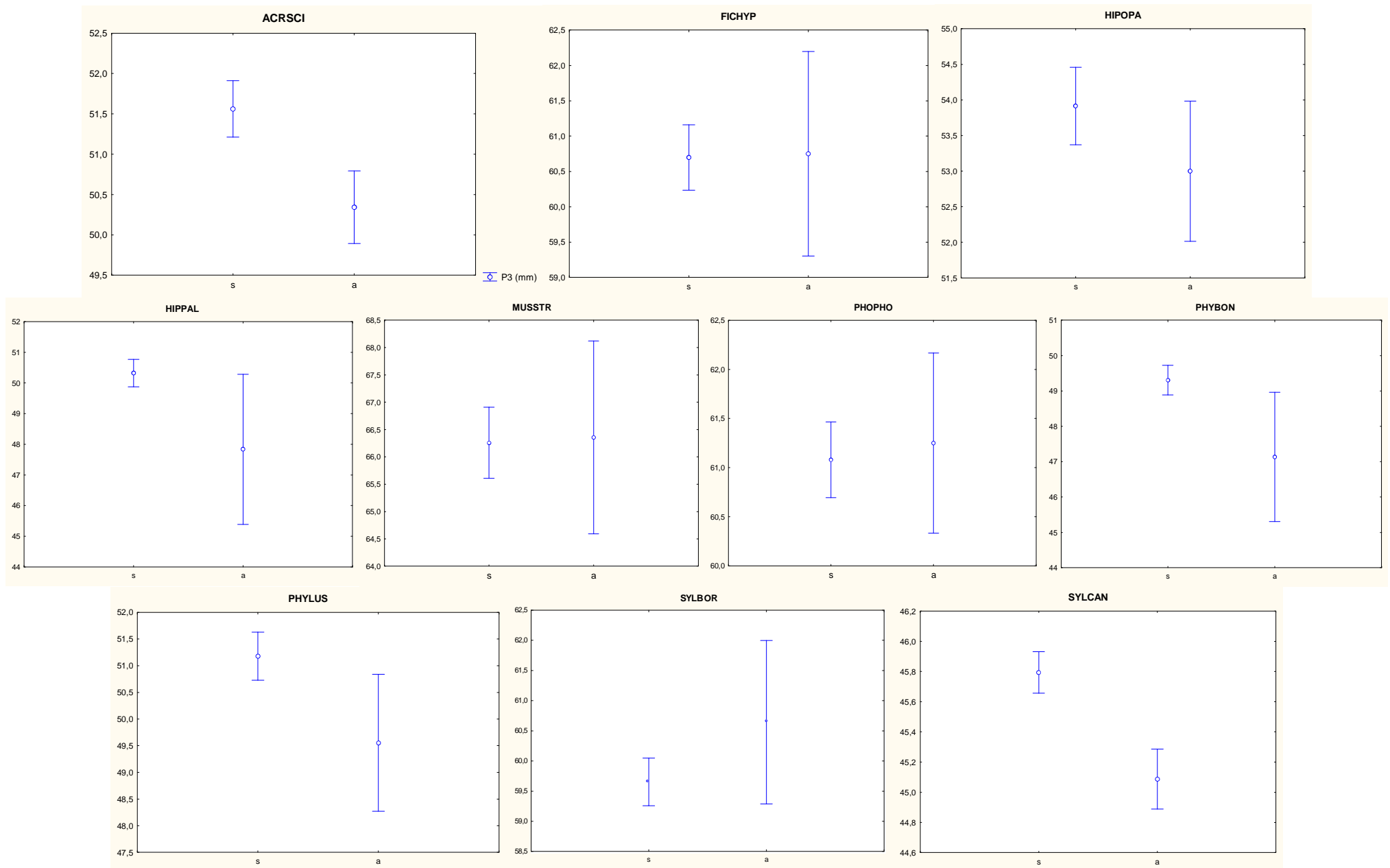


Figure 1. Variation de la moyenne de la troisième primaire (P3), avec les intervalles de confiance à 95%, en fonction des deux saisons d'étude (s : printemps « spring » et a : automne) chez les dix espèces transsahariennes les plus capturées au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

2.2. Condition physique d'arrivée

2.2.1. Masse corporelle, et indices de graisse et de muscle

La majorité des espèces arrivant à l'oasis d'étude présentent, en moyenne, d'assez bonnes conditions physiques durant les deux saisons de migration, avec des conditions physiques bien meilleures en automne (Tab.2). En effet, pour toutes les espèces, la masse corporelle moyenne des individus capturés en cette saison excède largement celle de leurs conspécifiques capturés au printemps. Cette constatation est aussi valide pour les indices de graisse et de muscle qui sont bien plus importants au cours de la migration postnuptiale, exception faite pour les deux espèces de gobemouches noir et gris (*Ficedula hypoleuca* et *Muscicapa striata*), et d'autres espèces comme l'alouette calandrelle *Calandrella brachydactyla*, le rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos*, le pouillot véloce *Phylloscopus collybita* et le pouillot ibérique *Phylloscopus ibericus*. Ces quatre dernières exceptions ne peuvent être prises en considération puisque leurs échantillons en automne sont réduits à quelques individus. Seule l'hirondelle rustique présente des conditions physiques médiocres pour les deux saisons de migration.

Tableau 2. Moyennes de la masse corporelle moyenne, de l'indice de graisse et de muscle, \pm se, chez les espèces migratrices baguées au niveau de l'oasis de Yasmina

Code Sp.	Printemps			Automne		
	Masse (g)	I. Graisse	I. Muscle	Masse (g)	I. Graisse	I. Muscle
ACRSCI	10.3 \pm 0.1	3.4 \pm 0.1	2.4 \pm 0.4	12.6 \pm 0.1	4.3 \pm 0.2	2.5 \pm 0.1
ANTTRI	18.0 \pm 0.1	1.6 \pm 0.7	0.6 \pm 0.2	22.3 \pm 0.1	2.3 \pm 0.3	1.0 \pm 0.0
CALBRA	21.5 \pm 0.3	2.3 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	20.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0
CERGAL	22.5 \pm 0.6	2.4 \pm 0.3	1.9 \pm 0.2	25.5 \pm 1.3	3.0 \pm 1.2	1.8 \pm 0.2
FICHYP	12.1 \pm 0.2	2.9 \pm 0.2	2.1 \pm 0.1	12.8 \pm 0.8	2.1 \pm 0.5	1.5 \pm 0.3
HIPOPA	10.8 \pm 0.2	2.8 \pm 0.2	2.5 \pm 0.1	13.3 \pm 0.4	4.3 \pm 0.4	2.7 \pm 0.1
HIPREI	9.4 \pm 0.1	2.5 \pm 0.1	2.3 \pm 0.1	10.4 \pm 0.5	2.9 \pm 0.5	2.0 \pm 0.0
HIPPOL	10.0 \pm 0.1	2.9 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	12.9 \pm 0.0	6.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0
HIRRUS	15.6 \pm 0.5	0.7 \pm 0.2	0.9 \pm 0.2	16.5 \pm 0.7	1.0 \pm 0.3	1.2 \pm 0.2
LANSEN	29.4 \pm 0.3	2.0 \pm 0.2	2.0 \pm 0.1			
LOCNAE	11.7 \pm 0.7	2.2 \pm 0.7	2.2 \pm 0.2			
LUSMEG	19.6 \pm 0.2	4.1 \pm 0.1	2.3 \pm 0.1	22.3 \pm 3.2	3.0 \pm 1.0	2.0 \pm 0.0
MUSSTR	13.9 \pm 0.3	2.3 \pm 0.2	1.9 \pm 0.1	15.0 \pm 0.4	1.9 \pm 0.3	2.1 \pm 0.3
PHOPHO	12.8 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1	17.6 \pm 0.4	3.5 \pm 0.3	2.4 \pm 0.1
PHYBON	6.8 \pm 0.1	2.6 \pm 0.1	2.0 \pm 0.1	7.2 \pm 0.3	2.5 \pm 0.5	2.0 \pm 0.6
PHYCOL	6.9 \pm 0.2	2.4 \pm 0.3	2.5 \pm 0.1	5.9 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0
PHYIBE	7.1 \pm 0.2	3.3 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	5.6 \pm 0.6	1.0 \pm 0.0	1.5 \pm 0.5
PHYSIB	8.7 \pm 0.8	2.5 \pm 0.9	1.3 \pm 0.6			
PHYLUS	7.9 \pm 0.1	3.0 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	8.8 \pm 0.4	2.3 \pm 0.4	1.8 \pm 0.1
SAXRUB	13.4 \pm 0.5	1.9 \pm 0.6	1.2 \pm 0.3	16.6 \pm 0.0	4.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0
SYLATR	16.0 \pm 0.7	3.0 \pm 0.7	2.5 \pm 0.3	20.6 \pm 0.9	4.4 \pm 0.4	3.0 \pm 0.0
SYLBOR	17.8 \pm 0.2	4.2 \pm 0.1	2.6 \pm 0.0	23.6 \pm 0.9	4.7 \pm 0.3	2.7 \pm 0.1
SYLCAN	8.5 \pm 0.1	2.4 \pm 0.1	2.4 \pm 0.0	10.4 \pm 0.1	3.4 \pm 0.1	2.6 \pm 0.0
SYLCOM	13.8 \pm 0.3	3.6 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	18.1 \pm 0.0	4.0 \pm 0.0	3.0 \pm 0.0
SYLHOR	19.1 \pm 0.7	1.9 \pm 0.6	2.2 \pm 0.2	27.1 \pm 1.3	4.3 \pm 0.5	3.0 \pm 0.0

Parmi les dix espèces transsahariennes les plus capturées durant les deux saisons de baguage (Fig.2), la fauvette des jardins et le rougequeue à front blanc présentent les écarts de masses les plus marqués entre les deux saisons de migration avec respectivement $17.8 \pm 0.2g$ et $12.8 \pm 0.1g$ au printemps et $23.6 \pm 0.9g$ et $17.6 \pm 0.4g$ en automne.

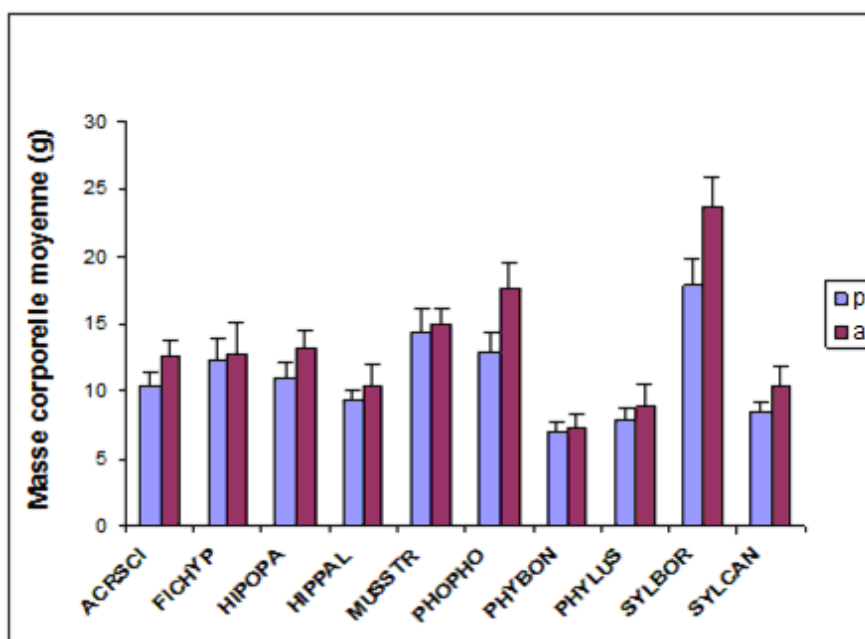


Figure 2. Variation de la masse corporelle moyenne (g), avec les intervalles de confiance à 95%, en fonction des deux saisons d'étude (p : printemps, a : automne) chez les dix espèces transsahariennes les plus capturées au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

Les résultats de l'analyse statistique des données de l'indice de graisse, réalisée chez les dix espèces de migrants transsahariens (Fig.3), montrent que quatre espèces arrivent sur notre oasis d'étude en affichant des indices moyens de graisse élevés lors de la migration postnuptiale par rapport à ceux enregistrés en cours de la migration pré-nuptiale, avec des différences hautement significatives ;

- Rousserolle effarvate : 4.3 ± 0.2 contre 3.4 ± 0.1 , $p < 0.01$,
- Hipolais obscur : 4.3 ± 0.4 contre 2.8 ± 0.2 , $p = 0.01$,
- Fauvette passerinette : 3.4 ± 0.1 contre 2.4 ± 0.1 , $p = 0$, et
- Rougequeue à front blanc qui présente un indice moyen de graisse en automne approchant le double de celui enregistré au printemps (3.5 ± 0.3 contre 1.9 ± 0.1 , $p = 0.01$).

Pour le reste des espèces, les différences ne sont pas statistiquement significatives ($p > 0.05$)

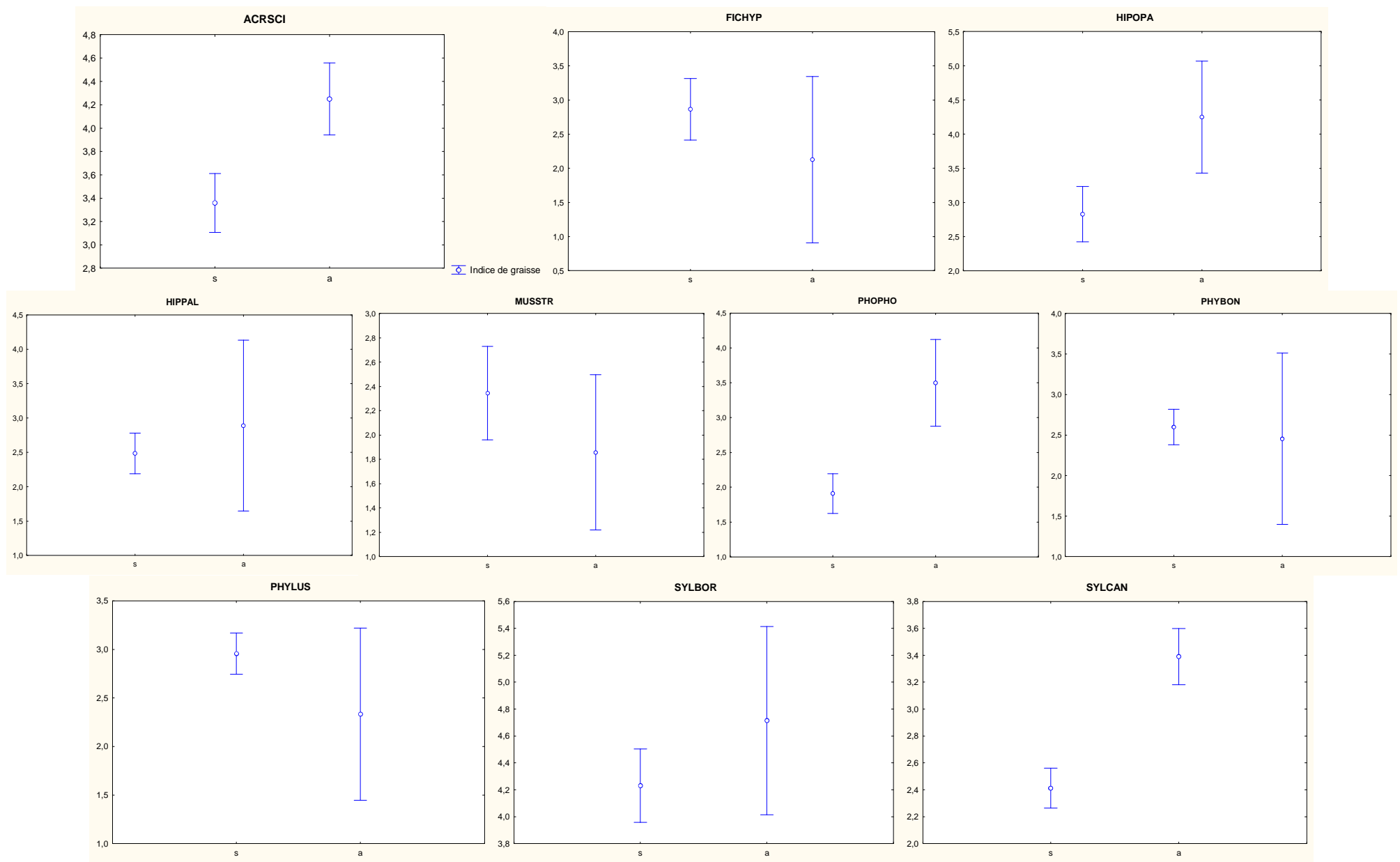


Figure 3. Variation de l'indice moyen de graisse avec les intervalles de confiance à 95% en fonction des deux saisons d'étude (s : printemps « spring » et a : automne) chez les dix espèces transsahariennes les plus capturées au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

2.2.2. Réserves énergétiques (*fuel load*) et distances de vol (*flight range*)

Lors de la migration pré-nuptiale, et après avoir passé par le grand désert du Sahara, la majorité des oiseaux présentent encore des réserves énergétiques à leurs arrivées au niveau de l'oasis de Yasmina à la frontière nord du Sahara. En effet, dix des quinze espèces transsahariennes présentent des réserves moyennes de plus de 15% (Tab.3). Ces réserves énergétiques moyennes atteignent un maximum de $46.4 \pm 1.8\%$ chez la fauvette des jardins, alors que seules deux espèces affichent des pourcentages inférieurs à 10% ; l'hipolaïs du Sahara et le pouillot de Bonelli, avec respectivement des moyennes de l'ordre de $5.5 \pm 0.9\%$ et $9.8 \pm 0.9\%$ de leurs masses structurelles. Ces réserves se reflètent directement sur les distances de vol qui dépassent les 600km pour plus de 45% des individus dans onze espèces transsahariennes, et même plus de 90% dans le cas de la fauvette des jardins ce qui leur permet de survoler la deuxième barrière géographique, la mer méditerranée, sans besoin de se réapprovisionner dans le nord du pays. En moyenne, ces distances varient de 548.6 ± 43.1 km chez le rougequeue à front blanc à 1524.7 ± 50.1 km chez la fauvette des jardins. Pour les quatre espèces restantes, à savoir l'hipolaïs obscur, l'hipolaïs du Sahara, le pouillot de Bonelli et la fauvette passerinette, plus de 50% de leurs individus ne peuvent même pas arriver aux sites d'halte situés à l'Atlas ($Y < 300$ km).

Parallèlement, lors du dernier stationnement avant la traversée du Sahara vers les sites d'hivernage subsahariens, et à l'exception de trois espèces (hipolaïs du Sahara, gobemouche gris et pouillot de Bonelli), toutes les autres espèces transsahariennes présentent des réserves énergétiques au-delà de 30%. Les réserves moyennes maximales sont enregistrées chez la rousserolle effarvée ($49.2 \pm 1.6\%$), le rougequeue à front blanc ($56.9 \pm 3.7\%$), et la fauvette des jardins (Tab.3). Les réserves moyennes de cette dernière s'élèvent à plus de 90% de sa masse structurelle.

Malgré le bon état général, chez la majorité des espèces, plus de 50% des oiseaux présente des distances de vol en dessous de 1700 km (Tab.3), exception faite pour le rougequeue à front blanc, et en particulier la fauvette des jardins dont la majorité des individus peut facilement atteindre le sud du Sahara en un seul vol non interrompu ($Y > 1700$ km).

La comparaison saisonnière des réserves énergétiques, montre une différence significative entre les deux périodes. En effet, durant la migration automnale les moyennes sont bien supérieures et dépassent significativement le double de celles en période de migration printanière ($p < 0.05$) chez toutes les espèces transsahariennes, à part les gobemouche noir et gris (Fig.4).

En outre, le pourcentage des oiseaux ayant des distances de vol nulles, et donc ceux présentant un besoin urgent de reconstruire leurs stocks pour poursuivre leurs routes migratoires et qui ont été forcés à atterrir dans notre oasis est estimé à 12% au printemps et à seulement 3.9% en automne.

Tableau 3. Masse corporelle structurale (SBM) et moyenne des réserves énergétiques, \pm se, et moyenne (\pm se) et groupes des distances de vol, chez les espèces transsahariennes les plus capturées lors des deux saisons d'étude 2011 au niveau de l'oasis de Yasmina.

Code Sp.	SBM (g)	Réserves énergétiques (<i>f</i>) et distances de vol (Y) « Printemps »					Réserves énergétiques (<i>f</i>) et distances de vol (Y) « Automne »			
		<i>f</i> (%)	Y (Km)	Y<300	300<Y<600	Y>600	<i>f</i> (%)	Y (Km)	Y<1700	Y>1700
ACRSCI	8.9	19.5 \pm 1.1	712.6 \pm 39.8	23 (25.0%)	21 (22.8%)	48 (52.2%)	49.2 \pm 1.6	1600.5 \pm 43.8	56 (86.2%)	9 (13.8%)
FICHYP	9.6	25.0 \pm 2.3	892.6 \pm 69.5	7 (13.2%)	4 (7.6%)	42 (79.2%)	30.5 \pm 8.2	1064.8 \pm 239.8	7 (87.5%)	1 (12.5%)
HIPOPA	10.0	11.6 \pm 1.5	439.0 \pm 59.3	22 (53.7%)	11 (26.8%)	8 (19.5%)	38.2 \pm 2.7	1294.1 \pm 107.5	12 (100.0%)	0
HIPPAL	8.9	5.5 \pm 0.9	214.2 \pm 28.4	41 (64%)	20 (31.3%)	3 (4.7%)	23.4 \pm 5.9	841.0 \pm 164.2	9 (100.0%)	0
HIPPOL	8.1	16.4 \pm 1.3	607.5 \pm 48.8	5 (8.6%)	13 (22.4%)	40 (69.0%)				
LANSEN	25.0	15.6 \pm 1.3	579.9 \pm 46.2	11 (17.2%)	22 (34.4%)	31 (48.4%)				
LUSMEG	16.0	30.6 \pm 1.4	1067.9 \pm 41.8	13 (12.4%)	20 (19.0%)	72 (68.6%)				
MUSSTR	11.7	20.5 \pm 2.3	745.9 \pm 81.5	4 (13.8%)	6 (20.7%)	19 (65.5%)	28.4 \pm 3.4	999.9 \pm 106.5	7 (100.0%)	0
PHOPHO	10.9	14.7 \pm 1.3	548.6 \pm 43.1	25 (25%)	27 (27.0%)	48 (48.0%)	56.9 \pm 3.7	1801.8 \pm 91.4	7 (31.8%)	15 (68.2%)
PHYBON	6.5	9.8 \pm 0.9	374.0 \pm 28.1	77 (61.6%)	25 (20.0%)	23 (18.4%)	19.0 \pm 5.1	695.8 \pm 133.0	11 (100.0%)	0
PHYIBE	6.0	15.6 \pm 3.3	579.9 \pm 99.0	4 (30.8%)	2 (15.4%)	7 (53.8%)				
PHYLUS	6.8	16.2 \pm 0.9	600.6 \pm 35.2	41 (29.7%)	33 (23.9%)	64 (46.4%)	34.9 \pm 5.3	1197.5 \pm 172.9	13 (76.5%)	4 (23.5%)
SYLBOR	12.5	46.4 \pm 1.8	1524.7 \pm 50.1	1 (1.2%)	3 (3.6%)	78 (92.9%)	92.8 \pm 7.0	2625.9 \pm 144.0	0	7 (100.0%)
SYLCAN	7.8	12.7 \pm 0.5	478.2 \pm 16.3	200 (54.3%)	97 (26.4%)	71 (19.3%)	38.7 \pm 1.3	1308.6 \pm 39.0	173 (86.9%)	26 (13.1%)
SYLCOM	11.6	18.6 \pm 1.8	682.3 \pm 60.7	5 (12.3%)	8 (22.9%)	22 (62.9%)				

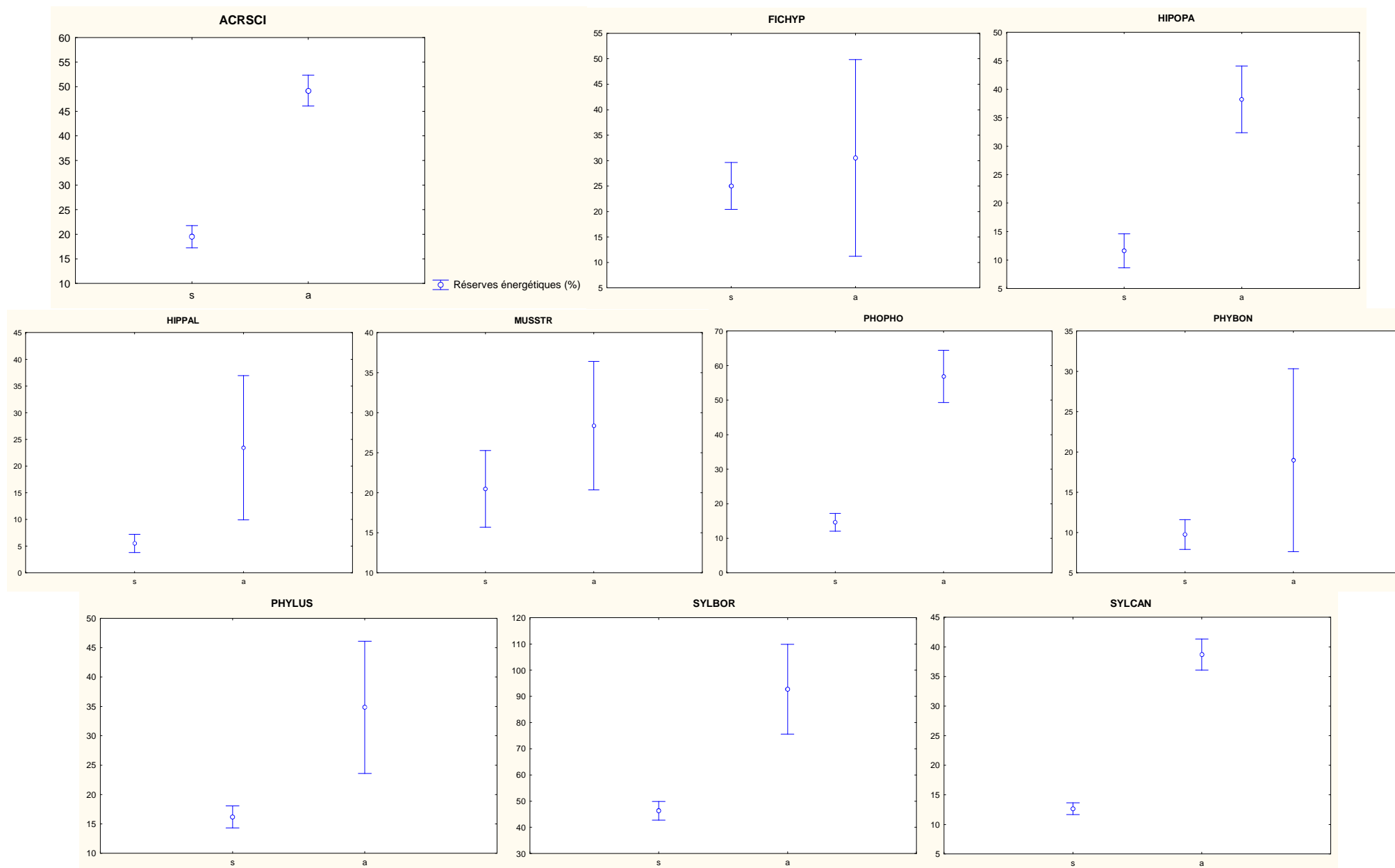


Figure 4. Variation des réserves énergétiques moyenne (%) avec les intervalles de confiance à 95% en fonction des deux saisons d'étude (s : printemps « spring » et a : automne) chez les dix espèces transsahariennes les plus capturées au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

2.3. Recapture, durée de stationnement et gain journalier de masse

2.3.1. Taux de recapture et durée minimale de stationnement

Au total, 262 passereaux transsahariens sont recapturés au niveau de l'oasis d'étude au moins un jour après leurs captures initiales (Tab.4), dont 218 individus appartenant à quatorze espèces recapturés en période de migration pré-nuptiale (soit un pourcentage de 13.6% du total des captures printanières) et 44 individus appartenant à sept espèces en période de migration post-nuptiale (soit un pourcentage de 10.2% du total des captures automnales).

Ainsi, lors de la première saison de migration, six espèces sont les plus recapturées dans le site et constituent alors 90.8% du total des recaptures. Ces espèces sont l'hipolaïs obscur, l'hipolaïs du sahara, la pie-grièche à tête rousse, le rougequeue à front blanc, le pouillot de bonelli, et la fauvette passerinette. Cette dernière constitue à elle seule 57.1% de toutes les recaptures printanières. Les durées minimales de stationnement varient en moyennes chez ces espèces, de 3.8 ± 0.5 jours chez le pouillot de bonelli à 6 jours chez le rougequeue à front blanc et l'hipolaïs du sahara, avec une durée maximale individuelle atteignant les 25 jours pour la fauvette passerinette.

En revanche, les trois espèces les moins recapturées dans le site au printemps, avec seulement une recapture chacune, sont la rousserolle effarvée, le gobemouche noir et le rossignol philomèle.

Pour ce qui est des recaptures automnales, les pourcentages dépassent les 20% chez l'hipolaïs obscur et l'hipolaïs du sahara, et excèdent les 10% chez la rousserolle effarvée, le gobemouche gris et fauvette passerinette. La durée minimale de stationnement dépasse en moyenne les 5 jours chez la majorité des espèces, à savoir la rousserolle effarvée, les deux espèces d'hipolaïs et la fauvette passerinette.

Une durée maximale de stationnement allant jusqu'à 20 jours a été notée pour la fauvette passerinette, alors que chez la rousserolle effarvée ne reste que 13 jours, et les deux espèces d'hipolaïs une dizaine de jours. Les faibles taux de recapture et les courtes durées minimales de stationnement sont enregistrés par le pouillot de bonelli, le gobemouche gris et le rougequeue à front blanc.

Pendant leurs séjours, des gains de masse ont été notés chez 93 oiseaux au printemps, soit 42.7% des individus recapturés, et chez 17 oiseaux en automne (38.6%), toutes espèces confondues. La majorité étant représentée par les fauvettes passerinettes chez qui, respectivement, plus de 50.4% et 40.7% des individus ont gagné en masse lors de leurs haltes migratoires pré et post-nuptiales.

Pour le reste des oiseaux, nous avons noté une stabilisation ou une diminution de la masse corporelle entre la première et la dernière capture.

Tableau 4. Nombre et pourcentage de recapture, durée minimale moyennes de stationnement (\pm se), durée maximale de stationnement et nombre des oiseaux affichant un gain de masse entre la première et la dernière capture. Les données sont représentées pour les espèces transsahariennes recapturées au niveau de l'oasis de Yasmina pendant les deux saisons d'étude 2011.

Code sp.	Nb. et % de recapture	Durée Min. (Jour)	Durée Max. (Jour)	Oiseaux avec gain de masse
Printemps				
ACRSCI	1 (1.1%)	1	1	0
FICHYP	1 (1.9%)	2	2	0
HIPOPA	15 (36.6%)	4.7 \pm 1.1	14	7
HIPPAL	17 (26.6%)	6.0 \pm 4.0	10	0
LANSEN	10 (15.6%)	5.1 \pm 1.8	19	6
LUSMEG	1 (1.0%)	1	1	0
MUSSTR	3 (10.3%)	2.0 \pm 0.6	3	2
PHOPHO	11 (11.0%)	6.0 \pm 1.7	20	7
PHYBON	32 (25.6%)	3.8 \pm 0.5	11	9
PHYIBE	2 (15.4%)	1.5 \pm 0.5	2	1
PHYLUS	6 (4.3%)	2.7 \pm 1.0	7	2
SAXRUB	2 (22.2%)	1	1	1
SYLCAN	113 (30.7%)	5.2 \pm 0.5	25	57
SYLHOR	4 (50.0%)	3.0 \pm 0.6	4	1
Automne				
ACRSCI	8 (12.3%)	6.6 \pm 1.4	13	2
HIPOPA	4 (33.3%)	6.3 \pm 2.2	11	2
HIPPAL	2 (22.0%)	6.0 \pm 4.0	10	0
MUSSTR	1 (14.3%)	2.0	2	1
PHOPHO	1 (4.5%)	2.0	2	1
PHYBON	1 (9.1%)	3.0	3	0
SYLCAN	27 (13.5%)	9.2 \pm 1.2	20	11

2.3.2. Gain journalier de masse (fuel deposition rate)

Au printemps (Tab.5, Fig.5), des huit espèces pour qui le gain journalier de masse a été calculé seules deux espèces montrent des gains hautement significatifs ; la fauvette passerinette et le rougequeue à front blanc avec respectivement une augmentation de 1.11% et de 1.29% de leurs masses corporelles structurelles pour chaque jour de stationnement au niveau de l'oasis d'étude.

En automne, ce paramètre n'a pu être calculé que pour trois espèces (fauvette passerinette, rousserolle effarvate et hipolaïs obscure), mais les résultats ne sont pas statistiquement significatifs (Tab.5, Fig.5).

Tableau 5. Gain journalier de masse lors de la migration printanière au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011. **B** exprime le gain journalier de masse (%SBM/jour), *n* la taille de l'échantillon, et **P** la signification statistique.

Code sp.	Variables indépendantes	B ± se	P
PHOPHO (n=11)	Δ jour	1.292±0.488	0.018
	Δ heure du jour	0.231±0.317	0.483
SYLCAN (n=106)	Δ jour	1.110±0.142	0.000
	Δ heure du jour	0.449±0.159	0.006

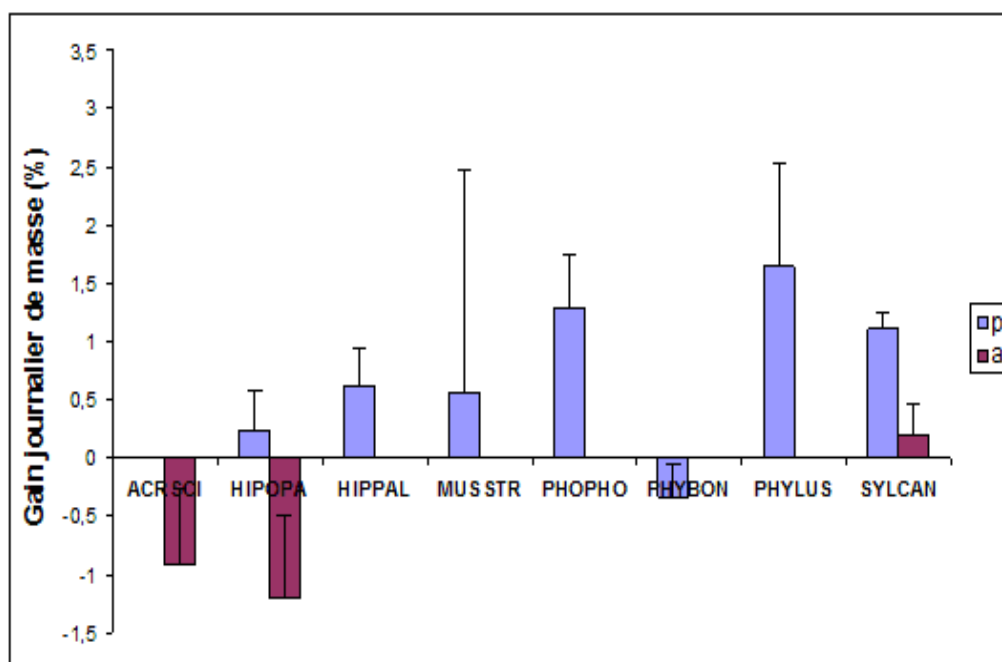


Figure 5. Variation de la moyenne du gain journalier de masse avec les intervalles de confiance à 95% en fonction des deux saisons d'étude (p : printemps, a : automne) chez les huit espèces transsahariennes les plus recapturées au niveau de l'oasis de Yasmina en 2011.

3. Discussion

En général, que ce soit au cours de la migration de retour vers les aires de reproductions européennes ou lors de migration vers les aires d'hivernage subsahariennes, les migrateurs transsahariens capturés après et avant le passage du grand Sahara présentent des conditions corporelles leurs permettant de poursuivre leurs chemins en portant des réserves énergétiques moyennes suffisantes pour survoler de centaines de kilomètres vers leurs destinations finales. Aussi, et à l'exception d'un pourcentage réduit d'individus évalué à 12% au printemps et à 3.9% en automne, la majorité des oiseaux atterrissent et stationnent au niveau de notre oasis par choix et non par nécessité. Néanmoins, des différences interspécifiques et saisonnières des conditions physiques et des quantités des réserves sont à prendre en compte.

En fait, les oiseaux légers (*lean birds*) avec des réserves insuffisantes d'énergie n'interrompent pas leur migration pour stationner dans de très petits sites, comme le notre, qui offrent de faibles ressources d'alimentation. Ces individus semblent préférer des sites plus vastes avec plus de végétation, où ils peuvent s'engraisser facilement. Cependant, les oiseaux ayant de bonnes réserves semblent pouvoir

atterrir dans ce genre de sites leur servant seulement d'abri approprié, pour prendre un peu de repos, se remettre de la fatigue du vol et pour des besoins de thermorégulation (Bairlein 1992). Ceci pourrait bien expliquer les faibles taux de recaptures enregistrés lors des deux saisons de migration.

Ainsi, en tenant en compte les taux de recapture et les durées de stationnement, deux groupes d'espèces peuvent être distinguées dans notre oasis d'étude ; d'une part, les espèces qui passent rapidement par le site (rossignol philomèle, rougequeue à front blanc, fauvette des jardins, pouillot fitis, et gobemouches gris et noir), et d'autre part, celles qui montrent une plus grande tendance à y rester (hipolaïs obscure, hipolaïs du sahara, fauvette passerinette, et pouillot de bonelli). Ce constat est principalement lié à leurs préférences vis-à-vis d'habitats disponibles dans le site. En effet, il a été démontré que les espèces qui sont mieux adaptées aux habitats secs montrent une plus forte tendance à séjourner et s'engraisser dans les oasis (Jenni-Eiermann *et al.* 2011), alors que celles qui passent rapidement sont principalement des espèces caractéristiques des habitats mésophiques et humides (Cramp 1988, 1992, Cramp & Perrins 1993).

Ainsi, alors que les premières espèces présentent des pourcentages de recaptures nuls ou très bas et des distances de vols dépassant les 600km pour plus des 40% de leurs individus, celles du second groupe ont besoin de stocker des réserves additionnelles pour atteindre les prochains sites d'haltes. C'est deux cas de figures sont bien illustrés à Yasmina par deux espèces de fauvettes :

1. la fauvette des jardins, dont les réserves énergétiques moyennes correspondent à 46.4% de sa masse corporelle structurelle accordant à plus de 92.9% de ses individus d'atteindre la péninsule ibérique sans perdre plus de temps dans le réapprovisionnement. En effet, dans une étude menée au niveau du parc national des oiseaux du Djouj (Sénégal), au nord du Sahel, l'espèce présentait des réserves énergétiques de plus de 60% de sa masse corporelle structurelle, soit plus de qui est demandé pour la traversée saharienne (32.5-43.5%, Bayly *et al.* 2012). En outre, l'espèce ne montrait aucune activité d'alimentation au niveau des oasis de la Mauritanie, en affichant un indice moyen de graisse de 5.3 (n=12) au niveau d'Ouadâne (Jenni-Eiermann *et al.* 2011), et de 5 (n=4) à Bir Amrane, avec des distances de vol permettant d'atteindre l'Anti Atlas (c'est le cas aussi pour le pouillot fitis et le rossignol philomèle, Salewski *et al.* 2010b). Ensuite, après le passage du Sahara, l'espèce s'engage dans un vol direct vers les aires de reproduction (Pilastro & Spina 1997), et aucun réapprovisionnement significatif ne semble avoir lieu entre l'Afrique du nord et le sud d'Europe (Barriocanal & Robson 2007a).
2. la fauvette passerinette, qui possède le rapport capture/recapture le plus élevé et présente un gain de masse hautement significatif de l'ordre de 1.11% de sa masse structurelle pour chaque jour de stationnement, ce qui témoigne de sa préférence pour ce type d'habitat. Effectivement, l'espèce est connue de stationner au niveau des oasis entre 8 et 13 jours (Salewski & Schaub 2007), et a été documentée allouée plus de 93% de son budget temps pour l'alimentation au niveau de l'oasis

d'Ouadâne, avec une moyenne de masse corporelle de 10.9g (n=15) et d'indice de graisse de 3.8 (n=11) (Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Toutefois, et pour les deux groupes, les durées minimales de stationnement en automne sont bien supérieures à celles au printemps. En effet, en cette saison, les oiseaux se retrouvent sous une forte pression sélective afin de minimiser le temps consacré à la migration (Weber & Houston 1997, Weber *et al.* 1998) puisque ceux qui arrivent tôt sur leurs lieux de reproduction pourraient occuper les meilleurs territoires que ceux qui arrivent en retard (Von Haartman 1968, Alatalo *et al.* 1985, Slagsvold 1985, Møller 1994, Wiggins *et al.* 1994, Kokko 1999, Smith & Moore 2003). En conséquence, une fois en Afrique NW, les espèces qui arrivent avec de grandes réserves énergétiques (exemple ici des espèces du premier groupe) préfèrent progresser vers le nord dès que possible, tandis que celles qui arrivent avec de faibles réserves peuvent être contraintes de rester dans la région pour s'engraisser avant de poursuivre la migration.

Parallèlement, en comparant nos moyennes de masses corporelles au printemps avec ;

- a) d'un côté, les moyennes enregistrées dans le Sahel, à Malamfatori (lac Tchad) chez sept espèces paléarctiques (Dowsett & Fry 1971) ; fauvette passerinette : 8.5g contre 10.8g (n=36); fauvette grisette : 13.8g contre 15.8g (n=766); fauvette des jardins : 17.8g contre 23.4g (n=197); gobemouche gris : 13.9g contre 22.7g (n=7); rossignol philomèle: 19.6g contre 30.4g (n=5); rougequeue à front blanc : 12.8g contre 14.8g (n=20) ; pouillot fitis : 7.6g contre 9.6g (n=39). On constate qu'à leurs arrivées à la frontière nord du désert, soit à environ 1700 km du nord du Sahel, les masses corporelles moyennes sont largement inférieures à celles mesurées au Sahel. Ceci affirme l'importance du Sahel comme dernière zone verte où les migrants peuvent s'engraisser avant de s'envoler à travers le désert du Sahara (Bayly *et al.* 2012), même si cette zone arrive à la fin de la saison sèche (Newton 2008). En fait, suivant l'approche de Salewski *et al.* 2010b, les migrants printaniers sont susceptibles de perdre, après leurs vols à travers le Sahara, environ 22% de leurs masses s'ils adoptent une stratégie de vol non interrompu, ou même 33%, s'ils optent pour une stratégie de vol intermittent sans réapprovisionnement au cours de route, et ce en respectant la vitesse de 59km/h et le taux constant de perte de masse évaluée à 1% par heure de vol (Gargallo *et al.* 2011).
- b) de l'autre côté, aux moyennes de sites proches du notre, situés au sud-est du Maroc (Ash 1969, Maggini & Bairlein 2011, Gargallo *et al.* 2011), on trouve que pour la plupart les masses moyennes des espèces transsahariennes sont similaires. Ces moyennes restent néanmoins plus basses de 11.6% par rapport à celles notées dans les zones côtières du nord du pays (Gargallo *et al.* 2011), ce qui révèle le rôle important que joue cette zone pour la reconstitution des réserves énergétiques chez un grand nombre de migrants juste avant de franchir la deuxième barrière géographique, la mer méditerranée. Ceci est le cas de la rousserolle effarvate (Rguibi Idrissi 2002, Rguibi Idrissi *et al.* 2003), du gobemouche noir (Rguibi Idrissi 2002), du pouillot fitis, du

rougequeue à front blanc, et du rossignol philomèle (Gargallo *et al.* 2011). Ces espèces semblent y stationner pour plusieurs jours et y présentent des gains de masses significativement positifs (Rguibi Idrissi 2002, Rguibi Idrissi *et al.* 2003, Gargallo *et al.* 2011), en raison des conditions trophiques améliorées après la saison des pluies hivernales (Rguibi Idrissi 2002).

En ce qui concerne la masse corporelle et les réserves portées par les migrateurs en automne, la plupart des oiseaux faisant escale dans cette petite oasis présentent un bon état corporel, bien meilleur que celui noté au printemps où la grande part de réserves a été épuisée lors du trajet transsaharien. En réalité, les conditions de la migration transsaharienne diffèrent grandement entre l'automne et le printemps. Ainsi, lorsque les migrateurs se déplacent vers le sud en automne, la zone du Sahel au sud approche de la fin de la saison humide, et donc la végétation est verte, les sites inondés sont fréquents et les insectes sont nombreux. Cela réduit la distance devant être survolée sans alimentation, en plus des vents favorables du sud qui aide à accélérer leurs voyages. Par contre, au printemps, lorsque les migrateurs se déplacent au nord, la zone du Sahel arrive à la fin de la saison sèche, et les mêmes vents du sud entravent le progrès vers le nord (Newton 2008).

Parmi les espèces étudiées, la fauvette passerinette, la fauvette des jardins, le rougequeue à front blanc et la rousserolle effarvate présentent des masses corporelles moyennes très similaires à celles enregistrées pendant la migration d'automne au niveau de l'oasis Hassi Marroket, localisée à la même latitude que l'oasis de Yasmina, au nord central d'Algérie (fauvette passerinette : 10.6g, n=13 ; fauvette des jardins : 22.9g, n=49 ; rougequeue à front blanc : 17.3g, n=28 ; rousserolle effarvate : 11.6g, n=77 ; Bairlein 1985). Chez le gobemouche noir, la moyenne enregistrée à Yasmina est supérieure d'environ 14% par rapport à celle enregistrée dans cet oasis algérien, alors que pour le pouillot fitis et le gobemouche gris, les moyennes à Yasmina sont inférieures à celles de ce site (pouillot fitis : 9.1g, n=67 ; gobemouche gris : 16.0g, n=51 ; Bairlein 1985).

En outre, à Yasmina, les masses corporelles moyennes chez deux espèces (fauvette des jardins et rougequeue à front blanc) sont un peu plus élevées que celle enregistrées au SW d'Europe et aux côtes d'Afrique NW. Ainsi, les moyennes dans cette dernière région sont de l'ordre de 18.7g à 23.8g pour la fauvette des jardins (principalement autour de 20.0g), et de 15.0g à 16.4g pour le rougequeue à front blanc (Bairlein 1991, Cramp 1998, Hilgerloh & Wiltschko 2000, Schaub & Jenni 2000a, Arizaga *et al.* 2008, ICO 2012). Pour quatre espèces (rousserolle effarvate, fauvette passerinette, gobemouche gris et gobemouche noir), les masses corporelles se situent dans la fourchette enregistrée au niveau de sites du SW européen et du littoral d'Afrique NW (avec respectivement, 11.3g à 13.3g, 9.05g à 10.08g, 14.1g à 17.5g, et 11.9 à 15.3g), alors que la masse corporelle du pouillot fitis et du pouillot de bonelli est un peu en dessous de cette gamme (9.1 à 10.5 et 7.6 à 8.5g, respectivement ; Cramp 1998, Hilgerloh & Wiltschko 2000, Schaub & Jenni 2000a, Rubolini *et al.* 2002, ICO 2012).

A Yasmina, les réserves énergétiques élevées et le manque de recapture observés chez la fauvette des jardins vont de même avec la stratégie migratoire bien connue de cette espèce. Celle-ci s'engraisse au niveau d'Europe et des côtes d'Afrique NW et accumule toutes les réserves énergétiques dont elle a besoin pour atteindre son aire d'hivernage subsaharienne (Bairlein 1991, Schaub & Jenni 2000a), de sorte qu'à l'exception du besoin d'abri, cette espèce ne présente aucune nécessité pour s'arrêter sur les oasis situées à la frontière nord du désert. En fait, leurs réserves très élevées, et aussi les distances de vol de plus de 2000km, font que les oiseaux sont capables d'atteindre les aires d'hivernage sans réapprovisionnement dans le Sahel (même si certains le font ; Ottoson *et al.* 2005, Bayly & Rumsey 2010).

Le rougequeue à front blanc semble aussi suivre une stratégie similaire, même si sa moyenne de réserves est plus modérée, probablement parce que son aire d'hivernage en Afrique subsaharienne se situe plus au nord que celle de la fauvette des jardins (Zwarts *et al.* 2009).

Des travaux antérieurs sur le pouillot fitis et le gobemouche noir suggèrent que ces espèces adoptent une stratégie similaire à celle observée chez la fauvette des jardins (Biebach 1990, Schaub & Jenni 2000a). Cependant, ces deux espèces arrivent à Yasmina avec des masses corporelles un peu plus faibles que celles généralement atteintes au sud d'Europe et aux côtes d'Afrique NW, indiquant ainsi qu'un certain appauvrissement significatif des réserves se produit avant qu'elles n'atteignent le Sahara. Bien qu'environ 15% des oiseaux appartenant à ces deux espèces capturées à Yasmina présentent des indices nuls de graisse, ce qui pourrait ainsi indiquer l'existence de « fall-outs » (c.-à-d. individus incapables de continuer la migration et donc forcé à s'arrêter au premier site disponible (Moreau 1961 et 1972, Wood 1989)), la proportion d'individus avec de grandes réserves énergétiques suffisantes pour atteindre le Sahel sans plus de réapprovisionnement était plutôt faible (29% chez le pouillot fitis et 25% chez le gobemouche noir). Pour ces deux espèces, des différences marquées sont signalées en terme de masse corporelle chez les migrateurs capturés dans différents sites de stationnement proches (Bairlein 1992, Arizaga *et al.* 2013). La masse corporelle moyenne du gobemouche noir capturé au niveau de l'oasis de Hassi Marroket (Bairlein 1985) est inférieure à celle au niveau de notre oasis d'étude, mais, même les moyennes peu élevées enregistrées pour le pouillot fitis dans l'oasis Algérien et dans d'autres oasis d'Egypte ne permettent pas à la majorité des oiseaux de cet espèce d'atteindre le Sahel (environ 40% selon Biebach 1990, Bairlein 1992). Malgré le fait que certains pouillot fitis et gobemouche noir sont connus de se réalimenter dans les oasis sahariennes (Bairlein 1985, Biebach *et al.* 1986), reste encore inconnue dans quelle mesure cette stratégie pourrait être générale et réussie pour les individus ayant des réserves énergétiques insuffisantes pour atteindre le Sahel sans gagner de masse supplémentaire.

Le gobemouche gris est une autre espèce qui présente à notre oasis une masse corporelle moyenne un peu plus faible par rapport à celle évaluée au niveau de sites d'haltes situés au sud d'Europe et au littoral d'Afrique NW. Comme dans le cas du pouillot fitis et du gobemouche noir, des différences marquées de masse ont également été signalées chez les migrateurs capturés dans des sites d'halte (Bairlein 1992) ;

néanmoins, comme à Yasmina, la majorité des oiseaux capturés dans les oasis du Nord d'Algérie et d'Égypte (où la masse corporelle moyenne est un peu plus élevée ; Bairlein 1985, Biebach 1985) ne sont pas en mesure d'atteindre le Sahel sans réengraissement. Nos résultats sont en accord avec les résultats antérieurs, et indiquent que plutôt que d'accumuler de grandes réserves avant de traverser le désert du Sahara, cette espèce opte probablement pour l'alimentation sur les insectes dans les oasis en route et dans le plein désert (Biebach 1985, Schaub et Jenni 2000a, Yohannes *et al.* 2009). Une espèce proche, gobemouche nain *Ficedula parva*, semble suivre la même stratégie pour traverser le désert du centre d'Asie au cours de sa route vers les aires d'hivernage indiens (Chernetsov *et al.* 2007).

Le comportement de stationnement et les réserves énergétiques chez la rousserolle effarvate, l'hipolaïs obscur et la fauvette passerinette indiquent que, bien que certains oiseaux aient déjà suffisamment de réserves pour atteindre le Sahel en toute sécurité, d'autres ont besoin de se réapprovisionner et peuvent faire usage des oasis rencontrées sur le chemin.

En automne, la rousserolle effarvate préfère généralement les marais comme sites d'halte (Cramp 1998), comme certains oasis nord algériens où l'espèce est connue de stationner plus de 15 jours avec des gains journaliers de masse positifs (Bairlein 1985), mais, au moins, certains sont capables également d'utiliser des sites plus secs en but de gagner en masse. D'autre part, l'hipolaïs obscur et, en particulier, la fauvette passerinette sont plus adaptés à la végétation sèche et donc capables de montrer un meilleur usage de ce type de sites (Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Bien que l'hipolaïs du Sahara semble se comporter de la même manière que l'hipolaïs obscur, sa faible réserve énergétique peut refléter sa plus courte distance migratoire et une meilleure adaptation aux habitats désertiques. En effet, l'espèce se reproduit plus au sud que l'hipolaïs obscur (Svensson 2001b, Salewski & Herremans 2006), avec une possibilité qu'elle hiverne aussi plus au nord (comme a été suggéré suite à la découverte d'oiseaux en mue au sud de la Mauritanie ; Salewski *et al.* 2005), ce qui indique certainement une distance plus courte entre l'aire de reproduction et celle d'hivernage.

Les résultats du pouillot de bonelli sont difficiles à interpréter en raison de la taille faible de l'échantillon et du manque général de données disponibles sur la migration d'automne de cette espèce. De toutes les espèces étudiées ici, celle-ci affiche la plus faible moyenne de réserve énergétique, ce qui est très similaire à la situation signalée dans la région pendant la migration printanière (Gargallo *et al.* 2011). Les données limitées disponibles sur la masse corporelle de l'automne, suggèrent que cette espèce pourrait suivre une stratégie intermédiaire qui nécessite un certain réapprovisionnement supplémentaire en traversant le Sahara puisque les masses corporelles maximales enregistrées au sud d'Europe sont pour la plupart de l'ordre de 9g à 10g (environ 40% à 56% de la masse corporelle structurelle ; données non publiées ICO). Cependant, les oiseaux Yasmina ont rarement été repris, ce qui nécessite d'autres travaux pour clarifier la stratégie migratoire suivie par cette espèce.

Chapitre V. Changement de la masse corporelle chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle au cours de la migration pré-nuptiale : comparaison du jeu de données Maroc-Espagne



Introduction

Survoler l'Afrique du Nord sans réapprovisionnement pourrait être très risqué pour les migrateurs de longues distances qui, par conséquent, seraient contraints d'assumer le risque de dérive par des conditions météorologiques défavorables en ayant des réserves énergétiques relativement faibles (Pilastro & Spina 1997). Une telle stratégie implique l'hypothèse d'une force sélective très forte qui, cependant, serait réduite au minimum en cas de stationnement en Afrique du Nord la réalimentation. La région allant de la limite nord du désert du Sahara à la côte sud de la mer Méditerranée en Afrique du Nord est relativement riche en vallées fertiles, en oasis et en cultures irriguées qui, ensemble, fournissent des habitats d'alimentation adaptés à un grand nombre de migrateurs (Rguibi Idrissi *et al.* 2007). Par conséquent, une enquête plus approfondie est nécessaire pour connaître et évaluer correctement l'importance potentielle de l'Afrique du Nord comme une région de reconstitution des réserves pour les migrateurs de longue distance pendant la période de migration printanière.

Les migrateurs qui s'arrêtent au NW d'Afrique pour ensuite migrer à travers la péninsule ibérique n'ont pas à traverser une grande distance de mer par rapport à ceux qui arrivent dans le centre de l'Afrique du Nord. Dans ce scénario, deux stratégies alternatives peuvent être adoptées :

- 1) l'accumulation en Afrique du Nord de grosses réserves énergétiques, afin de traverser l'Europe aussi vite que possible, sans avoir besoin de faire d'halte migratoire. Donc, arrivent directement dans leurs zones de reproduction, probablement en un seul vol non-interrompu ou certains vols consécutifs avec un jour de stationnement sans réapprovisionnement,
- 2) l'accumulation dans le nord d'Afrique de faibles réserves énergétiques afin de développer une stratégie de court-étapes avec un ou quelques jours de stationnement pour l'accumulation de petits stocks autant que nécessaires pour faire face à la prochaine période de vol, et ce en s'appuyant sur la présence potentielle de sites de stationnement adéquats en route, ou sans réapprovisionnement (Delingat *et al.* 2006).

Pour évaluer si un site de stationnement est utilisé par les migrateurs pour le réapprovisionnement, il est fondamental de savoir leurs gains journaliers de masse. A leurs arrivées dans un site d'halte utilisé pour faire le réapprovisionnement, les migrateurs cherchent activement la nourriture afin d'accroître leurs réserves énergétiques. Sous de bonnes conditions, ce gain de masse peut même dépasser 1g/jour chez les passereaux de petite taille (Lindstrom & Alerstam 1992), bien que, normalement, il est inférieure à cette valeur (Maitav & Izhaki 1994 Schaub & Jenni 2000b, Arizaga *et al.* 2008). La vitesse à laquelle les réserves sont reconstituées (c.-à-d., le gain journalier de masse), détermine dans une certaine mesure la durée de stationnement et, par conséquent, la vitesse totale de migration (Alerstam & Lindström 1990).

Ainsi, les migrateurs accumulant l'énergie à un rythme plus rapide seront capables de partir plus tôt. Toutefois, le gain journalier de masse peut être affecté par des contraintes, exo et endogènes, qui doivent être considérées pour mieux évaluer l'utilisation potentielle des sites de stationnement pour le réapprovisionnement. Les principaux facteurs exogènes qui affectent le gain journalier de masse sont : la disponibilité des aliments (Dierschke *et al.* 2003.), Les interactions inter et intraspécifique (compétition, prédation) (Moore *et al.* 2003.), et la météorologie (Elkins 1983). Une plus grande disponibilité de nourriture, moins d'interactions inter et intraspécifique et de meilleures conditions météorologiques, permettront des gains journaliers de masse plus élevés. En outre, il est également d'une grande importance d'analyser comment le gain journalier de masse peut varier dans la saison, ou entre différents types d'individus.

Il est aussi essentiel d'analyser la quantité d'énergie que présentent les migrateurs lors d'arrivée à un site de stationnement.

Une comparaison de la réserve énergétique à l'arrivée entre le sud (c.-à-d., la limite nord du désert du Sahara) et le nord du Maroc (côte) fournira des données permettant d'estimer si les migrateurs qui atteignent le sud du Maroc (1) ont suffisamment d'énergie pour poursuivre leur migration vers l'Europe, (2) n'ont pas d'énergie et donc ils sont obligés d'atterrir pour faire le plein, ou (3) une combinaison des deux stratégies/ou situations. D'autre part, la combinaison des données, à l'arrivée et au départ, des réserves énergétiques et de la durée de stationnement des migrateurs peut être utilisée pour déduire si ceux qui s'arrêtent en Afrique du Nord effectuent une stratégie migratoire fondée sur des courts-vol et un jour de stationnement (Delingat *et al.* 2006) ou, au contraire, ils accumulent de grandes réserves pour se préparer à un seul long vol jusqu'à leurs zones de reproduction en Europe.

Parmi les espèces abondamment capturées au niveau de l'oasis de Yasmina durant les années d'étude de migration pré-nuptiale, figure la fauvette passerinette *Sylvia cantillans* et le rossignol philomèle *Luscinia megarhynchos*. Ces deux espèces sont des migrateurs de longues distances.

Le rossignol se reproduit en Afrique nord-ouest et en Europe occidentale et hiverne en Afrique tropicale, de l'Afrique occidentale à l'est de l'Ouganda et du sud du Sahara jusqu'à la forêt tropicale (Cramp 1988). Pour la fauvette passerinette, elle se reproduit dans le bassin méditerranéen, du niveau de la mer jusqu'à 2000m dans le Haut Atlas du Maroc (Hagemeijer & Blair 1997 ; Cramp 1998), et hiverne en Afrique tropicale, principalement le long de la limite sud du Sahara, à partir de la Mauritanie et du Sénégal au Soudan (Cramp 1998). Elle regroupe trois sous espèces ; *S. c. cantillans*, *S. c. inornata*, et *S. c. albistriata* (Gargallo *et al.* 2011). Au Maroc aussi bien *cantillans* et *inornata* devraient être fréquentes, mais leurs fréquence exacte est inconnue, bien qu'elles sont prévues de migrer sur ce pays (Thévenot *et al.* 2003 ; Gargallo *et al.* 2011).

Dans le but de révéler les caractéristiques de stationnement de ces deux espèces à leurs arrivées à la frontière nord du Sahara et avant et après le passage de la méditerranée, nous avons comparé nos données

de migration prénuptiale de *S. cantillans* et de *L. megarhynchos* récoltées au niveau de l'oasis de Yasmina avec celles de trois stations de baguage rentrant dans le cadre du projet Picolee isole ;

- Kerbacha, au nord du Maroc,
- Illa de l'Aire, aux îles Baléares, et
- Parc Naturel d'Aiguamolls de l'Emporda (PNAE), en péninsule ibérique.

Il s'agit des données de baguage de mois d'avril et mai, groupées pour les deux espèces pour les sites et années suivants ;

- Kerbacha (1994, 1996, et 1997), et
- de 2009 à 2011 au niveau de Yasmina, Illa de l'Aire, et le PNAE (Tab.1).

Au total, les données de 496 fauvettes passerinettes et de 1149 rossignols philomèles sont analysées en vue de révéler les variations géographiques en termes de condition physique, durée de stationnement, et changement de masse de ces migrateurs transsahariens au cours de leurs trajets vers les aires de reproduction.

Tableau 1. Localisation, habitat dominant, années de capture et période de migration des deux espèces d'étude fauvette passerinette (SYLCAN) et rossignol philomèle (LUSMEG).

Site	Code site	Pays	Coordonnées	Habitat dominant	Années de capture
Yasmina	YASM	Maroc	31°13'N 03°59'W	Tamarix	2009-2011
Kerbacha	KERB	Maroc	35°05'N 02°22'E	Tamarix	1994, 96-97
Illa de l'Aire	AIRE	Espagne	39°48'N 4°15'E	Tamarix	2009-2011
Aiguamolls	PNAE	Espagne	42°00'N 3°00'E	Phragmites	2009-2011

1. Analyses statistiques

1.1. Durée minimale de stationnement

La durée minimale de stationnement a été estimée en calculant la différence entre la date de la première capture de la date de la dernière capture (Szulc-Olech 1965) chez les individus recapturés au moins un jour après leur capture initiale.

1.2. Réserves énergétiques (*fuel load*)

Les réserves énergétiques sont calculées suivant l'équation :

$$f = (m - m_i) / m_i$$

Avec, m est la masse corporelle à l'arrivée et m_i la masse corporelle structurelle. Suivant Salewski *et al.* (2009), nous avons appliqué le concept de masse corporelle structurelle en se référant aux oiseaux sans réserves énergétiques (c.-à-d. oiseaux avec à la fois des indices de graisse et de muscle nuls). Néanmoins, ces individus faisaient largement défaut dans nos échantillons, ce qui empêchait l'utilisation du modèle linéaire général décrit par Salewski *et al.* (2009).

Au lieu de cela, nous avons utilisé un modèle de régression linéaire multiple où la masse corporelle a été défini comme variable dépendante et, la longueur de la troisième primaire (pour corriger la taille), l'indice de muscle, et l'indice de graisse et son carré (pour tenir compte de la non linéarité) ont été pris comme variables indépendantes. Le carré de l'indice de muscle n'a pas été utilisé parce qu'une analyse préliminaire a indiquée que le faible nombre de classes disponibles (seulement trois) donne des résultats erronés. Une fonction de régression de la masse corporelle de tous les individus sur la longueur de la troisième primaire a été utilisée pour calculer la masse corporelle structurelle spécifique.

1.3. Gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

Le gain journalier de masse a été calculé au moyen d'une analyse de régression linéaire multiple où la différence de masse corporelle entre la première et la dernière capture (Δ masse corporelle, en % de la masse structurelle spécifique) est la variable dépendante, et la différence en jours (Δ jour, en jours) et heure (Δ heure, en heure) entre la première et la dernière capture sont les variables indépendantes (Schaub & Jenni 2000b). Le modèle a été fixé pour avoir une intersection de zéro, car la différence de masse corporelle est égal à zéro s'il n'y a pas de différence de temps entre les deux événements capture. Le gain journalier en masse, soit la pente de Δ masse corporelle sur Δ jour, exprime le pourcentage moyen du changement de la masse structurelle par jour. Seule la dernière capture de tous les oiseaux recapturés après au moins un jour de la capture initiale ont été incluse dans cette analyse.

2. Résultats

1.1. Condition physique d'arrivée

La comparaison des conditions physiques des deux espèces étudiées montre que d'un côté, chez la fauvette passerinette, les moyennes des trois paramètres calculés à Kerbacha dépassent largement celles de l'oasis de Yasmina et des deux sites espagnols, avec respectivement des moyennes de masse corporelle, d'indice de graisse et des réserves énergétiques de l'ordre de 10.0 ± 0.1 g, 4.0 ± 0.2 et $37.4 \pm 1.9\%$ de la masse structurelle (Tab. 2, Fig. 1, 2 & 3). En effet, on constate qu'au nord du Maroc, l'espèce présente des réserves énergétiques dépassant le double de celles portées au niveau de la frontière nord du Sahara et de l'île méditerranéenne (dans ces deux sites les moyennes de masse et des réserves sont presque du même ordre, Fig. 2 & 3), et de 16.6% celles enregistrées au niveau du parc national d'Aiguamolls de l'Emporda. De l'autre côté, chez le rossignol philomèle, et à l'exception de l'indice moyen de graisse qui présente une moyenne significativement élevée au niveau de l'oasis de Yasmina (4.0 ± 0.1), les moyennes des autres paramètres diffèrent entre les sites de la même façon que chez la fauvette passerinette, avec des moyennes maximales de masse corporelle et de réserves énergétiques enregistrées à Kerbacha (Tab.2 ; Fig. 1, 2 & 3).

Bien que le rossignol présente des réserves énergétiques à Kerbacha supérieures à celle notées à Yasmina, cette différence n'est que d'environ 20%, alors qu'elle excède le double dans le cas de la fauvette passerinette.

Tableau 2. Moyennes de masse corporelles, d'indice de graisse, et des réserves énergétiques, \pm se, pour les deux espèces étudiées au niveau des quatre sites d'étude.

	Masse corporelle (g)		Indice de graisse		Réserves énergétiques (%)	
	SYLCAN	LUSMEG	SYLCAN	LUSMEG	SYLCAN	LUSMEG
Yasmina	8.9 \pm 0.1	19.6 \pm 0.1	2.9 \pm 0.1	4.0 \pm 0.1	18.1 \pm 1.1	31.1 \pm 0.6
Kerbacha	10.0 \pm 0.1	20.5 \pm 0.2	4.0 \pm 0.2	2.7 \pm 0.1	37.4 \pm 1.9	37.1 \pm 1.5
Illa. Aire	8.9 \pm 0.1	20.3 \pm 0.2	2.4 \pm 0.1	2.6 \pm 0.1	17.4 \pm 0.9	32.9 \pm 0.9
PNAE	9.1 \pm 0.1	20.1 \pm 0.1	2.0 \pm 0.2	1.5 \pm 0.1	20.8 \pm 1.2	31.7 \pm 0.6

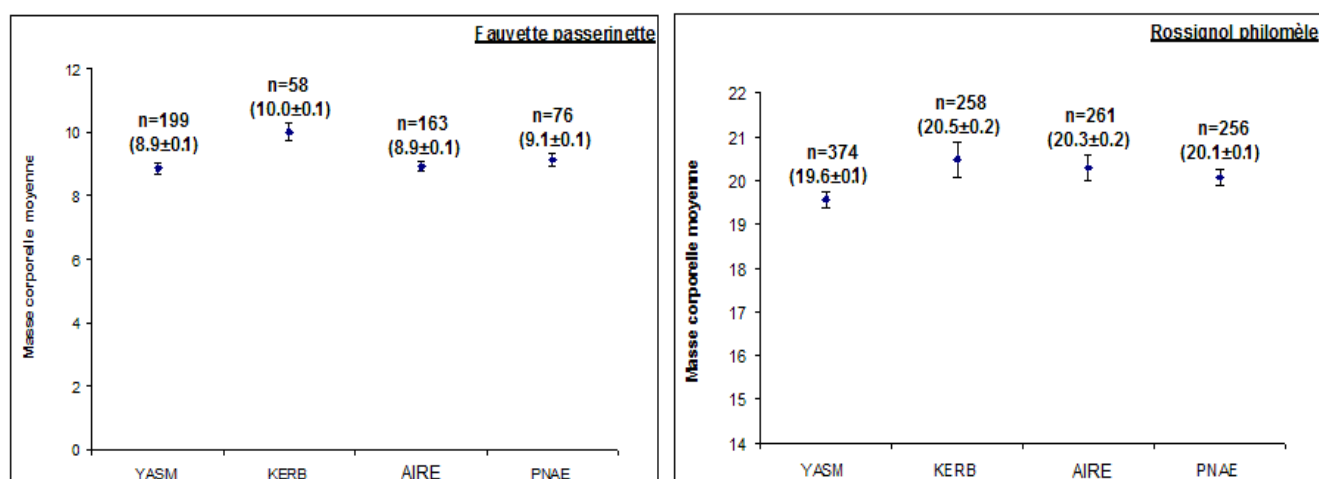


Figure 1. Variation de la masse corporelle moyenne (g), \pm se avec intervalle de confiance à 95%, chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle en fonction des quatre sites d'étude. n : nombre de capture pour chaque espèce et chaque site.

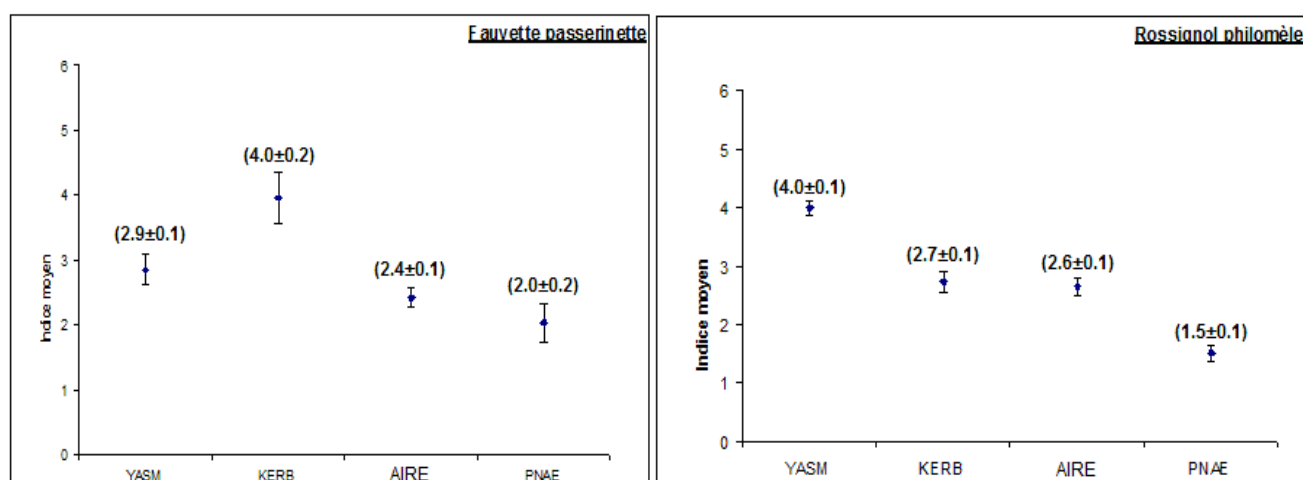


Figure 2. Variation de l'indice moyen de graisse, \pm se avec intervalle de confiance à 95%, chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle en fonction des quatre sites d'étude.

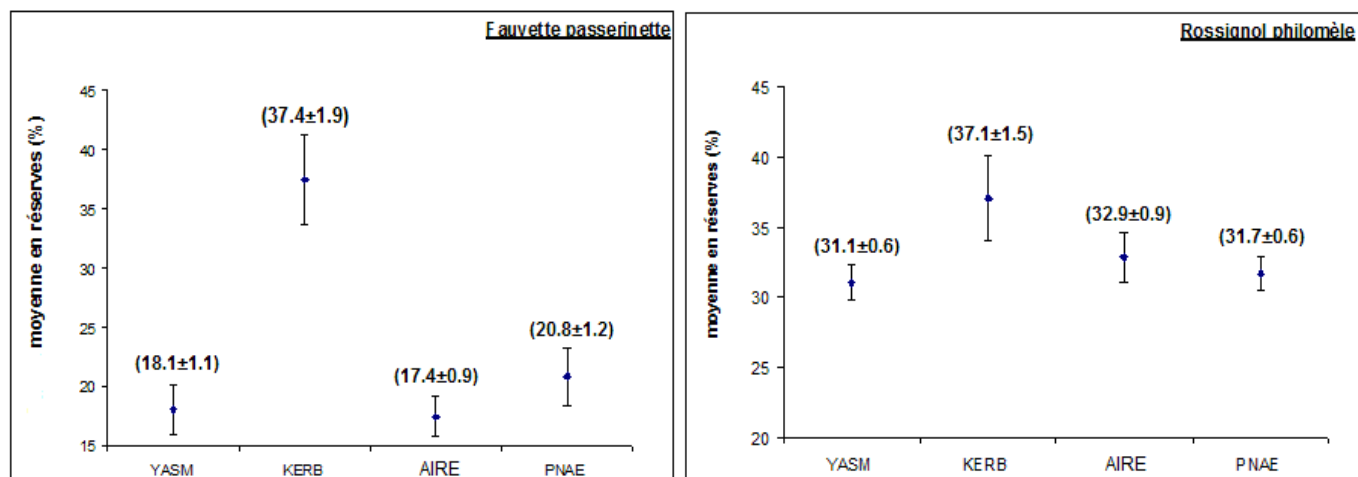


Figure 3. Variation des réserves énergétiques moyennes en (%), \pm se avec intervalle de confiance à 95%, chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle en fonction des quatre sites d'étude.

1.2. Recapture et durée minimale de stationnement

Les pourcentages de recaptures varient pour la fauvette passerinette de 4.9% à Illa de l'Aire à 24.1% à Yasmina et pour le rossignol philomèle de 4.8% à Yasmina à 19.8% à Kerbacha. En outre, au niveau d'Aiguamolls (Catalogne), les deux espèces présentent des durées minimales moyennes de stationnement élevées, 6.0 ± 2.2 jours pour *Sylvia cantillans* et 10.2 ± 1.2 jours pour *Luscinia megarhynchos* avec des durées maximales individuelles de 16 jours pour la fauvette et de 29 jours pour le rossignol (Tab. 3, Fig. 4).

Tableau 3. Nombre, pourcentage de recapture, moyenne de la durée minimale de stationnement \pm se, et durée maximale enregistrées chez les deux espèces étudiées au niveau de quatre sites.

	Recapture (%)		Durée minimale de stationnement (jour)		Durée maximale de stationnement (jour)	
	SYLCAN	LUSMEG	SYLCAN	LUSMEG	SYLCAN	LUSMEG
Yasmina	48 (24.1%)	18 (4.8%)	4.7 ± 0.6	5.5 ± 1.6	17	22
Kerbacha	12 (20.7%)	51 (19.8%)	2.8 ± 0.6	5.0 ± 0.6	6	23
Illa. Aire	8 (4.9%)	17 (6.5%)	4.1 ± 1.1	4.8 ± 1.3	10	20
PNAE	7 (9.2%)	47 (18.4%)	6.0 ± 2.2	10.2 ± 1.2	16	29

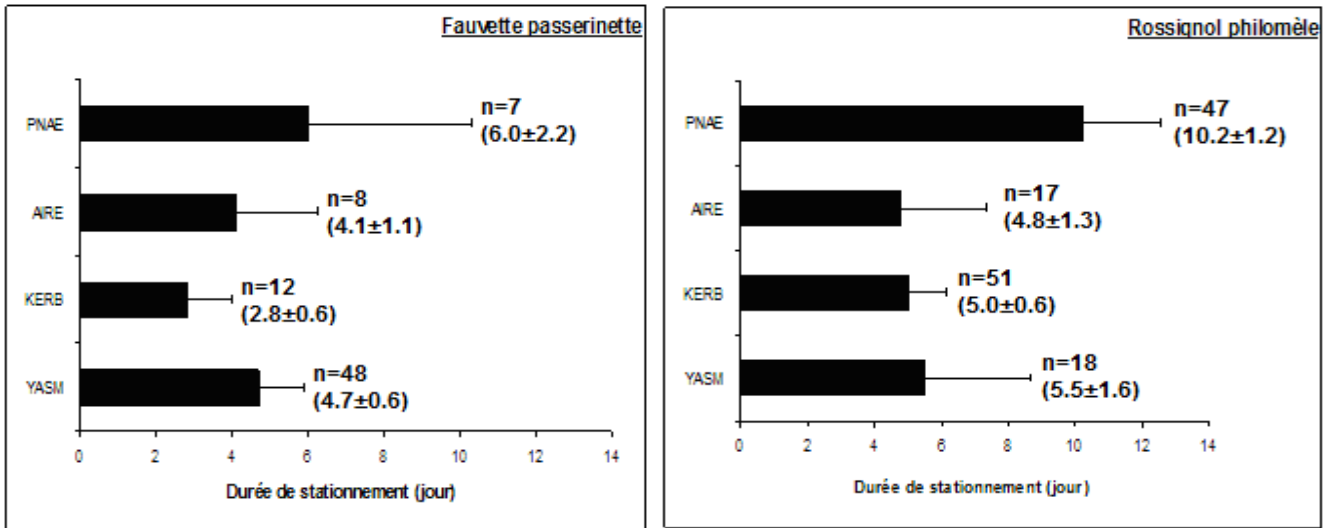


Figure 4. Variation de la durée moyenne de stationnement, \pm se avec intervalle de confiance à 95%, chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle en fonction des quatre sites d'étude. n : nombre de recapture pour chaque espèce et chaque site.

1.3. Gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

Des gains journaliers positifs statistiquement significatifs sont notés pour les deux espèces, chacune, au niveau de deux des quatre sites d'étude (Fig. 5). Ainsi, pour *Sylvia cantillans*, ces gains sont de 0.16g/jour au niveau de Yasmina et de seulement 0.05g/jour au niveau de l'Illa de l'Aire. Quand à elle, chez *Luscinia megarhynchos*, les gains sont enregistrés au niveau des deux sites espagnols, avec des moyennes allant de 0.07g/jour au niveau de l'Illa de l'Aire, à 0.16g/jour au niveau d'Aiguamolls de l'Emporda. Ces chiffres représentent une augmentation journalière de 2.06% et de 0.66% de la masse corporelle structurelle de la fauvette passerinette au niveau de l'oasis de Yasmina et de l'Illa de l'Aire, respectivement, et pour le rossignol philomèle une augmentation équivalente à 0.44% au niveau d'Illa de l'Aire, et, 1.05% au niveau du parc national d'Aiguamolls de l'Emporda, de la masse corporelle structurelle par jour de stationnement.

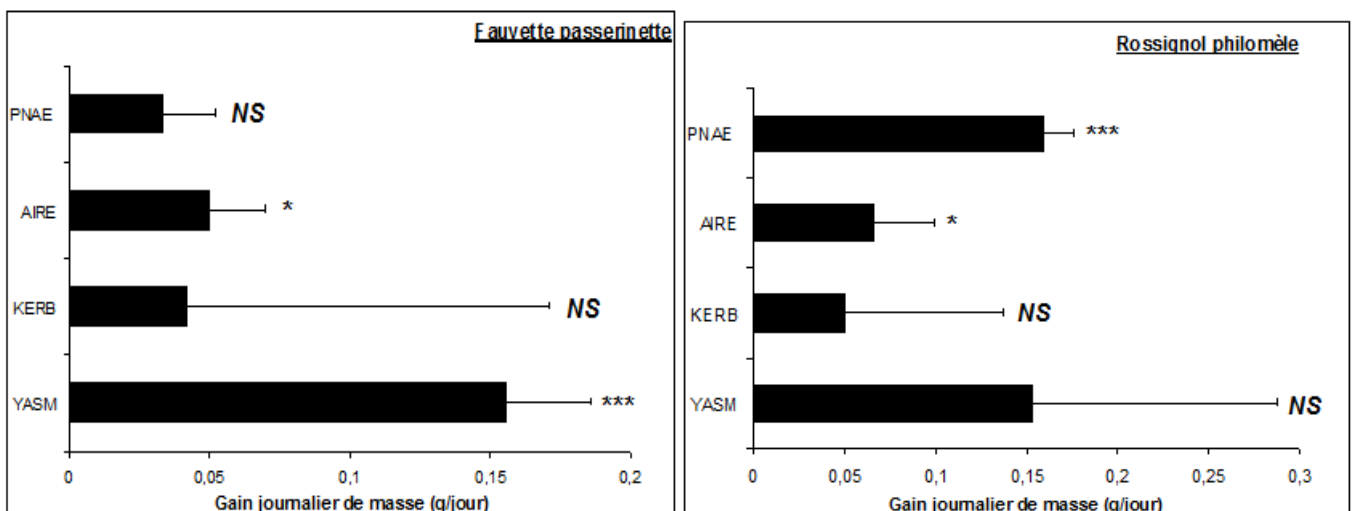


Figure 5. Variation du gain journalier de masse (g/jour), avec intervalle de confiance à 95%, chez la fauvette passerinette et le rossignol philomèle en fonction des quatre sites d'étude. (NS : $P > 0.05$, * : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$).

3. Discussion

En se déplaçant du sud vers le nord, on constate que la condition physique de la fauvette passerinette change. Ainsi, au niveau de l'oasis de Yasmina, à la frontière nord du désert, l'espèce présente une moyenne de masse corporelle proche de celle répertoriée dans la zone (9.1g, n=385 Gargallo *et al.* données non publiées), et supérieure à celle citée par Ash (1969 ; 8.3g, n=17). En revanche, les individus qui migrent le long du littoral atlantique vers le sud-ouest du pays (Souss Massa) présentent de meilleurs états physiques, reflétant ainsi les conditions favorables s'étalant le long des côtes ouest d'Afrique (9.7g, Robson & Durany ; données non publiées).

Au niveau de l'oasis de Yasmina et de l'Illa de l'Aire, l'espèce présente des conditions corporelles similaires, bien que modérées, avec des moyennes de masse corporelle et de réserves énergétiques proches. Ce constat pourrait témoigner de la perte d'énergie après la traversée saharienne dans le premier cas, et lors de la traversée de la mer méditerranée pour le deuxième. Néanmoins, seuls à Yasmina, l'espèce affiche des gains positifs de masse statistiquement significatifs avec une moyenne de plus de 2% de la masse corporelle structurelle (à Illa de l'Aire ce gain est très bas). En parallèle, des moyennes maximales de la masse corporelle, de l'indice de graisse et des réserves énergétiques sont notées au niveau de Kerbacha au nord du pays. La moyenne de masse à Kerbacha est presque similaire à celle calculée au nord de la Tunisie (9.7g, n=82 ; Waldenström *et al.* 2004), et supérieure à celle citée dans le NW marocain en mois de mars (9.3g, n=10 ; Cramp 1992). L'augmentation des réserves énergétiques de 18 à 37% entre le sud et le nord marocain montre que les oiseaux de cette espèce accumulent principalement de l'énergie au NW d'Afrique, malgré certains gains de masse notés dans certaines oasis du désert (Gargallo *et al.* 2011). En effet, dans la présente étude, il est suggéré que l'espèce augmente ses réserves énergétiques pour atteindre le double au nord du Maroc, en but de se préparer à franchir la méditerranée. Ce fait témoigne de l'adaptation de l'espèce pour les habitats secs, où elle est connue de bien tirer bénéfice de son stationnement.

A son arrivée en catalogne, représentée ici par le parc national d'Aiguamolls de l'Emporda (PNAE), l'espèce montre une amélioration de la condition physique, en comparaison avec celle soulevée au niveau de l'Illa de l'Aire, et y montre une tendance à stationner pour une longue durée pouvant approcher le mois, sans aucun gain significatif de masse. En effet, lors de migration dans l'Espagne continentale les oiseaux peuvent augmenter facilement leurs masses et réserves alors qu'au niveau d'Illa de l'Aire, et après un voyage à travers la mer, les oiseaux arrivent plus avec une condition physique plus faible (Gargallo *et al.* 2011).

Pour le second migrateur transsaharien étudié, le rossignol philomèle, l'espèce présente de bonnes conditions physiques en fin du passage transsahariens avec des réserves énergétiques moyennes équivalentes à 31.1% de la masse structurelle et un indice moyen de graisse égal à 4, ce qui indique que l'espèce présente encore de l'énergie à consommer lors de son parcours vers le nord, enquête de sites d'haltes de meilleure qualité répondant aux exigences de l'espèce.

Par ailleurs, au nord du Maroc, à Kerbacha, l'espèce présente un taux élevé de recapture et des moyennes maximales de masse et de réserves, par rapport aux trois autres sites, et un indice moyen de graisse similaire à celui documenté dans la région (Gargallo *et al.* 2011) et dans la méditerranée centrale (Spina *et al.* 1993). En effet, la végétation mésophile du site correspond au type d'habitat approprié à l'espèce. De même, la Catalogne constitue une région où l'espèce présente un taux de recapture de 18.4% et un gain journalier de masse positif et statistiquement significatif de plus de 1% de la masse structurelle (bien supérieur à celui calculé dans l'Illa de l'Aire). Dans ces deux sites, où les oiseaux locaux constituent une bonne fraction des recaptures (Gargallo *et al.* 2011), l'espèce est capable de s'engraisser, pas à un grand degré au nord du Maroc (nos données sur le gain journalier de masse à Kerbacha n'ont pas une signification statistique), et regagne la masse perdue durant sa migration en passant à travers le sud d'Europe, en s'engageant dans de courtes durées de vol et de brief périodes de stationnement (Gargallo *et al.* 2011).

Ainsi, le rossignol philomèle atteint l'Afrique du nord-ouest avec une bien meilleure condition que la fauvette passerinette, et n'a donc pas besoin de reconstituer autant de réserves dans la région, ce qui est confirmé par les données de kerbacha (masse et réserves seulement légèrement plus élevée qu'au niveau de Yasmina). La présence d'oiseaux nicheurs de cette espèce au niveau de Kerbacha et d'Aiguamolls peuvent surestimer la durée de stationnement.

En conclusion, les espèces comme la fauvette passerinette qui s'engraissent aussi bien au nord qu'au sud du Sahara peuvent bénéficier du port de faibles réserves énergétiques pour traverser le Sahara mais, sont plus dépendantes de l'état des sites d'haltes au Maroc. Au contraire, les espèces qui s'approvisionnent largement au sud du Sahara, comme le rossignol philomèle, doivent accumuler plus de réserves (masse plus élevée signifie des coûts plus élevés d'énergie pendant le vol) mais, sont moins affectés par l'état des aires de repos se trouvant le long du Sahara et en Afrique NW.

Chapitre VI. Influence de la différence des possibilités de réapprovisionnement rencontrées au sud et au nord du Sahara sur le comportement d'halte chez les migrateurs printaniers en Afrique NW



Ce chapitre fait objet d'un article en préparation :

Gargallo, G., Rguibi Idrissi, H., Hama, F., Robson, D. & Barriocanal, C. The differential between the refuelling opportunities encountered south and north of the Sahara can determine species-specific stopover behaviour of spring passerine migrants in NW Africa.

Introduction

Jusqu'à présent le rôle du nord-ouest d'Afrique comme région de transit pour les migrateurs printaniers a été assez mal étudiés. Toutefois, Moreau (1972) a suggéré que la zone pourrait offrir de bonnes possibilités d'alimentation au printemps. En effet, en cette période d'année et au niveau du Sahel, la saison sèche touche à sa fin et la végétation est plutôt sèche, ce qui fait que les ressources alimentaires sont de plus en plus rares (Morel 1992, Wood 1992, Zwarts *et al.* 2009, Bayly *et al.* 2011). Par contre, dans le NW d'Afrique les conditions écologiques sont bien meilleures (Moreau 1972).

Dans un travail récent, la comparaison de la masse corporelle de 25 passereaux migrateurs entre le sud et le nord du Maroc a indiqué, qu'en moyenne, ces oiseaux pourraient regagner dans le NW d'Afrique, au moins, 18 à 28% de leurs réserves énergétiques perdues après la traversée saharienne (Gargallo *et al.* 2011). Ainsi, cette constatation soutient l'idée que cette région pourrait constituer une zone de transit pour de nombreux migrateurs (Robson & Barriocanal 2011). En outre, il a été signalé que durant les années où les conditions printanières sont meilleures, les migrateurs transsahariens retardent leur période de passage dans la région méditerranéenne, ce qui suggère également que les passereaux font usage de la zone pour le ré-engraissement. Néanmoins, aucune preuve directe d'approvisionnement n'a été montrée pour certaines espèces dans le nord marocain (Smith 1979, Schaub & Jenni 2001, Rguibi Idrissi *et al.* 2003, Gargallo *et al.* 2011). Selon des données publiées sur des oasis du sud-est du Maroc, les oiseaux passent assez rapidement à travers la zone, suggérant ainsi que la reconstitution des réserves pourrait se dérouler au nord de l'Atlas et/ou au niveau des côtes méditerranéennes (Ash 1969, Maggini & Bairlein 2011). Par ailleurs, dans certaines oasis en Mauritanie, au milieu du désert du Sahara, plusieurs passereaux migrateurs au printemps font des escales pour de plus longues durées, et dans certains cas, sont capables d'accumuler de l'énergie avec succès (Herremans 2003, Salewski & Schaub 2007, Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Donc, une grande incertitude persiste au sujet d'où et comment les oiseaux s'arrêtent et s'approvisionnent au niveau de l'Afrique NW pendant la migration printanière, et à quelle mesure cela varie spécifiquement. Les facteurs qui peuvent influencer les décisions de stationnement sont aussi largement inconnus. Jenni-Eiermann *et al.* (2011) a remarqué que les espèces qui sont mieux adaptées aux habitats secs, particulièrement aux forêts et garrigues sèches, montrent une plus forte tendance à stationner, à se réalimenter au niveau des oasis, et à traverser le Sahara, en adoptant une stratégie de vol intermittent avec réapprovisionnement. Ces préférences d'habitat peuvent encore influencer les décisions de stationnement au niveau du NW d'Afrique puisque les habitats secs sont également assez bien répandus dans cette région (Thévenot *et al.* 2003, Isenmann & Moali 2000, Isenmann *et al.* 2005).

Un autre facteur pertinent pourrait s'y ajouter, il s'agit des réserves énergétiques (Alerstam & Lindström 1990, Weber *et al.* 1994, Jenni & Schaub 2003, Goymann *et al.* 2010).

En effet, une fois les oiseaux atteignent l'Afrique NW, les préférences d'habitat et les réserves énergétiques peuvent régir les décisions de stationnement d'une manière immédiate et flexible, mais les différences entre les espèces pourraient aussi refléter les stratégies spécifiquement préprogrammées (Berthold 1996, Jenni & Schaub 2003). Ces stratégies fixes pourraient permettre un certain niveau de flexibilité intra-spécifique et même individuelle engendrée par certains facteurs tels l'état physique de l'oiseau, la qualité du site d'halte ou les conditions météorologiques dominantes (Jenni-Eiermann *et al.* 2011), qui pourraient occulter le rôle des premiers facteurs, tels que la qualité de l'habitat d'escale (Chernetsov 2006).

Le but de ce chapitre est de discerner les espèces qui utilisent intensément l'oasis de Yasmina, les facteurs qui ont une influence majeure sur cette décision au niveau interspécifique, et si les éventuelles différences entre les espèces sont dues à des stratégies spécifiquement préprogrammées ou non. À cette fin, nous avons utilisé les données de deux printemps (2009-2010) pour étudier le comportement de stationnement et de réapprovisionnement chez 16 migrateurs transsahariens rencontrés dans notre site. La comparaison de ces estimations avec des facteurs tels que les préférences d'habitat, les réserves énergétiques d'arrivée et l'emplacement des aires d'hivernage nous a permis d'établir l'importance relative de chacun et de discerner dans quelle mesure les oiseaux suivaient leurs stratégies préprogrammées.

Parmi nos espèces étudiées ;

- ✚ deux sont caractéristiques des zones humides (phragmite des joncs et rousserolle effarvate),
- ✚ cinq largement associées aux forêts et garrigues méditerranéennes sèches (hipolaïs obscure, hipolaïs polyglotte, fauvette passerinette, pouillot de bonelli et pie-grièche à tête rousse),
- ✚ sept adaptées aux forêts et garrigues mésophiques et humides (rougequeue à front blanc, fauvette des jardins, pouillot ibérique, pouillot fitis, pouillot siffleur, gobemouche gris et gobemouche noir), et
- ✚ enfin deux associées de façon moins marquée aux forêts et garrigues humides (rossignol philomèle, et fauvette grisette ; Cramp 1988, 1992, Cramp & Perrins 1993, Svensson 2001a, Martí & del Moral 2003, Huntley *et al.* 2007).

Pour ce qui est des aires d'hivernage en Afrique ouest ;

- ✚ six espèces hivernent largement dans le Sahel (rougequeue à front blanc, hipolaïs obscure, fauvette passerinette, fauvette grisette, pouillot ibérique et pouillot de bonelli),
- ✚ trois dans le Sahel et les zones Guinéennes (rousserolle effarvate, phragmite des joncs et pie-grièche à tête rousse), et
- ✚ sept hivernent majoritairement dans le sud du Sahel (rossignol philomèle, hipolaïs polyglotte, fauvette des jardins, pouillot fitis, pouillot siffleur, gobemouche gris et gobemouche noir ; Cramp 1988, 1992, Cramp & Perrins 1993, Svensson 2001a, Catry *et al.* 2005, Zwarts *et al.* 2009).

2. Analyses statistiques

2.1. Durée de stationnement, individus en transit et probabilité d'émigration

La durée de stationnement a été analysée en utilisant le programme MARK 5.1 (White & Burnham 1999) et en suivant l'approche décrite par Schaub *et al.* (2001). Cette méthode permet d'estimer simultanément la probabilité de survie locale (ϕ_i : la probabilité qu'un oiseau présent le jour i sur le site, a survécu et n'a pas émigré jusqu'au jour $i + 1$), et la probabilité de recapture (p_i : la probabilité de capturer un oiseau présent le jour i).

Nous n'avons pas pris en compte la probabilité d'ancienneté (*seniority probability*) parce que son inclusion dans les estimations de la durée de stationnement a été mise en doute (Effort 2005, Pradel *et al.* 1997). Par conséquent, nous nous sommes focalisés sur la durée de stationnement après la première capture. L'analyse d'un même ensemble de donnée de la Mauritanie a montré que les deux probabilités « ϕ » et « p » sont mieux modélisées pour être constant dans le temps (Heuman 2004, Salewski & Schaub 2007, Salewski *et al.* 2007). Ainsi, nous avons considéré seulement deux modèles, un avec les probabilités de survie et de recapture constantes dans le temps, et un autre de comptabilisation des individus en transit (Pradel *et al.* 1997, Schaub *et al.* 2004).

Un individu en transit (*transients*) est défini comme tout individu capturé à l'occasion i et qui a une probabilité d'émigration égale à 1 de l'occasion i à $i+1$ (Pradel *et al.* 1997). La présence de ces individus a été modélisée en implantant une structure dépendante de l'âge dans les taux de survie locale (Pradel *et al.* 1997). Dans un tel modèle, la proportion de ces individus est estimée à $t=1- \phi_1/ \phi_2$, où ϕ_1 est l'estimation de la survie locale pour la première classe d'âge et ϕ_2 pour la seconde, c.-à-d. celle des individus non-en transit (Pradel *et al.* 1997).

Nous avons utilisé ce modèle plus global [ϕ (trans), $p(\cdot)$] pour tester la qualité de l'ajustement, et le critère d'information Akaike (AIC) pour classer les modèles (Burnham & Anderson 1998). Comme une indication quantitative de la tendance globale de chaque espèce à stationner sur le site d'étude, nous avons utilisé la probabilité d'émigration journalière. La fréquence des individus en transit a également été utilisée pour obtenir une estimation de la proportion d'oiseaux qui ont choisi de rester dans la zone d'étude. Cependant, la puissance du modèle transitoire est faible lorsqu'il est appliqué à des ensembles de données éparses. Par conséquent, chez les espèces avec un faible nombre de recaptures, il peut ne pas détecter les individus en transit, même s'ils sont présents en grand nombre. Dans ce cas, nous avons pris en compte le pourcentage de recapture pour décider si ces individus ont été effectivement présents ou non (l'analyse préliminaire a montré que la proportion des individus en transit et le pourcentage de recapture étaient fortement corrélés).

Les analyses ont été réalisées pour l'ensemble de données (espèces et année) avec un minimum de 20 individus et 3 recaptures.

1.2. Temps et l'écart temps de passage

Afin de ressortir le calendrier de passage à Yasmina, nous avons calculé la date médiane de capture pour chaque espèce en utilisant les données de 2009, et ne tenant en compte que la première capture de chaque individu. Par ailleurs, nous avons utilisé la différence en jours entre la date médiane de passage à Yasmina et celle au niveau de la Méditerranée occidentale (Gargallo *et al.* 2011), «l'écart temps de passage», comme une mesure relative de la chronologie d'arrivée au NW d'Afrique et, par conséquent, du temps potentiellement alloué par chaque espèce à escalier dans cette région.

Comme la plupart des passereaux migrateurs à travers l'Espagne au printemps font de très courtes haltes (généralement moins d'un jour ; Robson *et al.* 2001, Barriocanal & Robson 2007b, Gargallo *et al.* 2011), nous avons supposé que la grande part de la variabilité dans l'écart temps de passage reflète les différences dans la date d'arrivée et le temps passé dans le NW d'Afrique. En conséquence, plus l'écart temps de passage augmente, plus l'arrivée au NW d'Afrique serait avancée (par rapport à la progression globale de la migration de printemps chez une espèce donnée) et plus long serait le temps passé dans la région. Les médianes données par Gargallo *et al.* (2011) se réfèrent largement à la traversée du NE d'Espagne et le Baléare, sauf pour l'hipolais obscure pour qui les données proviennent essentiellement de la côte nord du Maroc.

Puisque aucune donnée phénologique n'était publiée pour le pouillot ibérique, nous avons estimé la date médiane de passage de cette espèce à partir des registres de la migration printanière dans le nord d'Espagne (la date médiane : le 29 mars, n=36, ICO 2011). Cette estimation a été considérée comme assez représentative car l'espèce arrive à son aire de reproduction au Nord d'Espagne et au SW de la France à partir de la seconde moitié de Mars (Onrubia *et al.* 2003, LPO 2011).

1.3. Masse corporelle structurelle (*structural body mass*)

Suivant Salewski *et al.* (2009), le concept de la masse corporelle structurelle est appliqué en se référant aux oiseaux sans réserves énergétiques (c'est à dire ceux avec à la fois des indices de graisse et de muscle égales de 0). Les individus avec 0 graisse et muscle font largement défaut dans nos échantillons, ce qui empêche l'utilisation du modèle linéaire général décrit par Salewski *et al.* (2009). Au lieu de cela, nous avons utilisé un modèle de régression linéaire multiple où la masse corporelle a été définie comme variable dépendante, et la longueur de la troisième primaire, l'indice de muscle et de graisse ainsi que le carré de ce dernier comme variables indépendantes. Le carré de l'indice de muscle n'a pas été utilisé car une analyse préliminaire a indiquée que le faible nombre de classes disponibles (seulement 3) a fini par donner des résultats erronés. Une fonction de régression de la masse corporelle de tous les individus sur la longueur de la troisième primaire a été utilisée pour calculer les masses structurelles spécifiques.

1.4. Réserves énergétiques (*fuel load*) et distances de vol (*flight range*)

Afin d'estimer les distances de vol, nous avons supposé que les oiseaux perdent un taux constant de 1% de leur masse pour chaque heure de vol (Hussel & Lambert 1980, Kvist *et al.* 1998). Ainsi, et d'après

Delingat *et al.* (2008) et Salewski *et al.* (2010), la distance de vol Y (km) peut être estimée en appliquant l'équation suivante :

$$Y=100 \times U \times \ln(1+f)$$

U (km/h) est la vitesse moyenne chez les migrateurs printaniers dans le désert (40 km/h, Schmaljohann *et al.* 2008), et f est la réserve énergétique avec $f=(m-m_0)/m_0$, où m est la masse corporelle des oiseaux capturés et m_0 la masse structurelle.

En utilisant une approche similaire à celle de Salewski *et al.* (2010b), deux estimations potentielles de la distance de vol pourraient être calculées. La distance de vol non interrompu a été calculée en supposant que les oiseaux volent, soit en vol non interrompu (sans coût supplémentaire pendant la journée), ou qu'ils utilisent une stratégie de migration intermittente avec suffisamment de ravitaillement pour maintenir leurs masses durant les escales. La distance de vol intermittent a été estimée en supposant que les oiseaux migrent à partir d'environ 20h00 à 06h00, ce qui correspond à un vol nocturne de 10h et une halte diurne de 14h. Lors du repos diurne, la masse corporelle est supposée être perdue à un taux de 0.5% par heure (Meijer *et al.* 1994, Salewski *et al.* 2010b). Au niveau du site d'étude, la durée de la première période de repos correspond au temps entre l'heure de relâche de l'oiseau capturé à 20h00.

Pour les oiseaux qui avaient des charges en réserves inférieures à leurs masses structurelles spécifiques, les distances de vol ont été égales à 0km. Afin de discerner quelle fraction des oiseaux seraient en mesure d'atteindre les régions les plus verdoyantes du nord, ils ont été regroupés en fonction de leurs distances de vol : 1) ceux qui sont capables d'atteindre les régions situées au nord de l'Atlas ($Y>300$ km), et 2) ceux qui sont capables d'atteindre la péninsule ibérique ($Y>600$ km). Les réserves énergétiques et les distances de vol ont été estimées en utilisant uniquement la première capture de chaque individu, et les analyses ont été réalisées pour l'ensemble de données (espèces et année) avec un minimum de 20 individus.

1.5. Gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

Le gain journalier de masse a été calculé au moyen d'une analyse de régression linéaire multiple où la différence de masse corporelle entre la première et la dernière capture (Δ masse corporelle, en % de la masse structurelle spécifique) est la variable dépendante, et la différence en jours (Δ jour, en jours) et heure (Δ heure, en heure) entre la première et la dernière capture sont les variables indépendantes (Schaub & Jenni 2000b). Le modèle a été fixé pour avoir une intersection de zéro, car la différence de masse corporelle est égal à zéro s'il n'y a pas de différence de temps entre les deux événements capture. Le gain journalier en masse, soit la pente de Δ masse corporelle sur Δ jour, exprime le pourcentage moyen du changement de la masse structurelle par jour. Seule la dernière capture de tous les oiseaux recapturés après au moins un jour de la capture initiale ont été inclus dans cette analyse.

Seule la dernière capture de tous les oiseaux recapturés au moins un jour après la capture initiale été incluse dans l'analyse, laquelle a été réalisée pour l'ensemble de données (espèces et année) avec un minimum de 10 individus.

3. Résultats

2.1. Individus en transit et probabilité d'émigration

Les individus en transit ont été détectés dans 8 des 20 ensembles de données analysées (Tab.1). Chez trois autres espèces (hipolaïs obscure et pouillot ibérique en 2009, et fauvette passerinette en 2010), le modèle été le plus bon. Toutefois, le taux de survie locale été plus élevée dans la première classe d'âge (c'est à dire celle des individus en transit), indiquant ainsi qu'aucun de ces individus n'a été réellement présent. Le nombre très élevé de recapture chez ces trois espèces (42%, 56% et 45% respectivement ; Tab.1) réaffirme ce point de vue. D'autre part, chez la fauvette grisette, la fauvette des jardins et le gobemouche noir en 2009, et dans une moindre mesure, chez le rougequeue à front blanc en 2010, l'analyse n'a pas détecté d'individus en transit, ce qui est très probablement dû à la rareté des données bien que le faible nombre des recaptures, en particulier chez la fauvette des jardins et le gobemouche noir, indique que dans ces cas la proportion des individus en transit est élevée. De même, chez l'hipolaïs polyglotte et le gobemouche gris en 2009, et chez le rossignol philomèle en 2010, pour qui l'analyse n'a pas pu être réalisée, le nombre très faible des recaptures (Tab.1) indique également que dans ces cas la plupart des oiseaux été réellement en transit.

Selon la présence des individus en transit, les espèces pourraient être subdivisées en trois principaux groupes :

1. espèces chez qui un pourcentage élevé d'individus en transit a été détecté (>80%; rossignol philomèle, rouge-queue à front blanc et pouillot fitis en 2009), et celles considérés comme présentant une forte proportion de ces individus étant donné le très faible pourcentage des recaptures (<12%; hipolaïs polyglotte, fauvette grisette, fauvette des jardins, gobemouche gris et gobemouche noir en 2009, et rossignol philomèle en 2010),
2. espèces chez qui un faible pourcentage d'individus en transit a été détecté (<35%; rousserolle effarvate, hipolaïs obscure et pouillot ibérique en 2009, et fauvette passerinette en 2010) et celles pour qui ces d'individus n'ont pas été détectés et qui présentent un nombre de recaptures assez élevé (> 25%; phragmite des joncs, fauvette passerinette, pouillot de bonelli en 2009, et pouillot ibérique et pouillot de bonelli en 2010), et
3. espèces pour qui un pourcentage moyen d'individus en transit a été détecté (de 43.8 à 67.4%; pouillot siffleur et pie-grièche à tête rousse en 2009, et fauvette grisette et pouillot fitis en 2010).

Parallèlement à l'analyse de présence d'individus en transit, la probabilité globale d'émigration était plus élevée (0.44 à 0.92) chez les espèces et années avec de plus fortes proportions d'individus en transit, et plus basse (de 0.14 à 0.33) chez les espèces et années avec faibles proportions d'individus en transit. Parmi les espèces ayant une proportion moyenne d'individus en transit, la probabilité d'émigration du pouillot fitis en 2010 était nettement plus élevée (0.42) avec une durée de stationnement assez faible (Tab.1), indiquant par conséquent, que la tendance générale de cette espèce à séjourner dans la région est plutôt faible.

Parmi les autres espèces avec des proportions moyennes d'individus en transit, la probabilité d'émigration globale était également moyenne (de 0.23 à 0.34).

Tableau 1. Total des captures et recaptures, probabilité d'émigration, durée de stationnement, pourcentage des individus en transit, et durée de stationnement des non-en transit et durée maximale de stationnement enregistrées chez 16 espèces capturées à Yasmina au cours du printemps 2009 et 2010.

Espèces	n	Recapture n (%)	Probabilité d'émigration (±se)	Durée de stationnement (IC à 95%)	Individus en transit (%)	Durée de stationnement des non en transit (IC à 95%)	Durée maximale de stationnement
2009							
Rosignol philomèle	332	22 (6.6)	0.45±0.04	1.7 (1.3-2.2)	89.7	4.8 (3.2-7.4)	25
Rougequeue à front blanc	107	7 (6.5)	0.57±0.06	1.2 (0.9-1.7)	91.5	5.3 (2.6-11.4)	12
Phragmite des joncs	60	23 (38.3)	0.15±0.02	6.2 (4.4-8.9)			30
Rousserolle effarvatte	309	60 (19.4)	0.33±0.03	2.5 (2.0-3.1)	31.6	2.8 (2.2-3.7)	15
Hipolaïs obscure	167	70 (41.9)	0.27±0.03	3.1 (2.5-3.9)	0.0		11
Hipolaïs polyglotte	35	2 (5.7)	0.62±0.0				2
Fauvette passerinette	115	31 (27.0)	0.17±0.02	5.5 (4.1-7.5)			20
Fauvette grisette	27	3 (11.1)	0.60±0.15	1.1 (0.5-2.8)			3
Fauvette des jardins	132	3 (2.3)	0.72±0.22	0.8 (0.3-3.8)			2
Pouillot de bonelli	93	33 (35.5)	0.25±0.03	3.5 (2.7-4.7)			16
Pouillot siffleur	37	10 (27.0)	0.32±0.06	2.6 (1.7-4.1)	52.4	4.0 (2.1-7.7)	12
Pouillot ibérique	91	51 (56.0)	0.14±0.02	6.4 (5.1-8.2)	0.0		20
Pouillot fitis	162	9 (5.6)	0.44±0.09	1.7 (1.0-3.0)	81.7	2.5 (1.3-4.9)	15
Gobemouche gris	37	1 (2.7)	0.68±0.0				1
Gobemouche noir	101	8 (7.9)	0.92±0.03	0.4 (0.3-0.5)			2
Pie-grièche à tête rousse	23	8 (34.8)	0.23±0.05	3.9 (2.4-6.4)	43.8	5.5 (2.8-11.2)	16
2010							
Rosignol philomèle	64	1 (1.6)	0.71±0.0				7
Rougequeue à front blanc	64	11 (17.2)	0.48±0.09	1.5 (1.0-2.6)			5
Fauvette passerinette	211	94 (44.5)	0.17±0.02	5.5 (4.5-6.7)	0.0		20
Fauvette grisette	31	6 (19.4)	0.34±0.08	2.4 (1.4-4.4)	67.4	4.6 (1.9-12.4)	7
Pouillot de bonelli	104	26 (25.0)	0.22±0.04	4.0 (2.7-6.1)			10
Pouillot ibérique	26	10 (38.5)	0.31±0.07	2.7 (1.7-4.6)			8
Pouillot fitis	179	29 (16.2)	0.42±0.05	1.8 (1.4-2.5)	51.2	2.3 (1.6-3.4)	7

2.2. Durée de stationnement

Chez les espèces où des individus en transit ont été détectés (rossignol philomèle, rougequeue à front blanc, rousserolle effarvate, pouillot fitis, pouillot siffleur et pie-grièche à tête rousse en 2009, et fauvette grisette et pouillot fitis en 2010), la durée moyenne de stationnement chez les individus non-en transit varie de 2.3 à 5.5 jours, et souvent atteint ou dépasse les 4 jours (5 cas sur 8, Tab.1 et Fig.1). De même, chez les espèces où les individus en transit n'ont été pas détectés et qui sont considérés comme étant, au plus, présents en faibles proportions (phragmite des joncs, hipolaïs obscure, fauvette passerinette, pouillot de bonelli et pouillot ibérique en 2009, et fauvette passerinette, pouillot de bonelli et pouillot ibérique en 2010), la durée moyenne générale de stationnement varie entre 2.7 et 6.4 jours, et atteignant ou dépassant souvent les 4 jours (5 cas sur 8). Dans le reste des cas (fauvette des jardins, gobemouche noir et fauvette grisette en 2009, et rougequeue à front blanc en 2010), les durées moyennes de stationnement sont très faibles (0.4 à 1.5 ; Tab.1 et Fig.1).

Des durées maximale de stationnement de 20 jours ou plus sont enregistrées chez le rossignol philomèle, le phragmite des joncs, la fauvette passerinette et aussi chez le pouillot ibérique, en outre, des séjours de plus de deux semaines sont également signalées chez la rousserolle effarvate, le pouillot de bonelli, le pouillot fitis, et chez la pie-grièche à tête rousse (Tab.1).

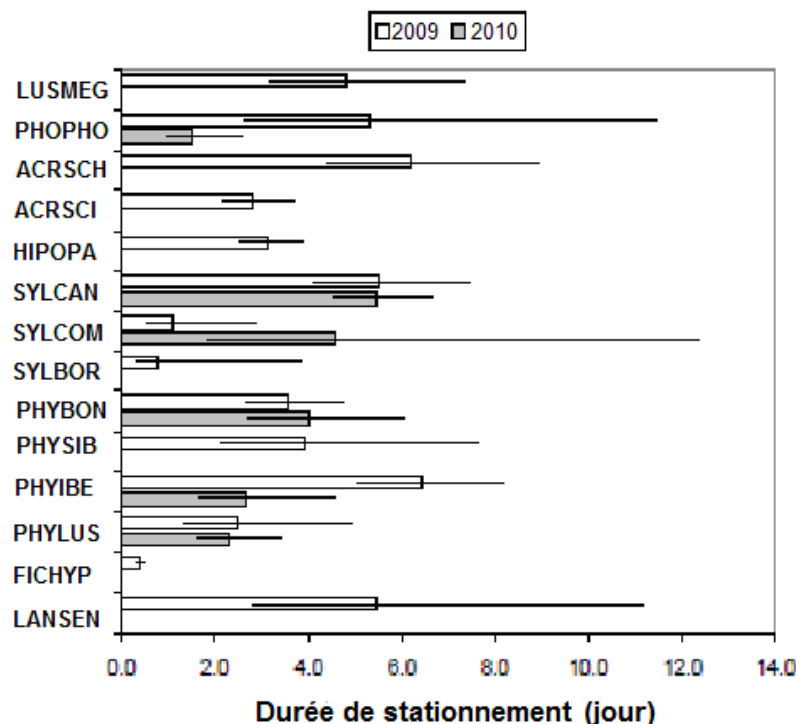


Figure 1. Durée moyenne de stationnement, avec intervalles de confiance à 95%, calculée à partir du meilleur modèle chez 10 espèces capturées à Yasmina au cours du printemps 2009 et 2010.

2.3. Temps et l'écart temps de passage

La date médiane de passage et la probabilité générale d'émigration corrélaient positivement ($F_{(1,14)}=10.974$, $p<0.01$, $R^2=0.40$). Cependant, il y a beaucoup de variabilité entre les espèces de passage tard dans la saison (Fig.2). La relation est plus forte chez les espèces ayant plus tendance à rester à Yasmina (phragmite des joncs, rousserolle effarvate, hipolais obscure, fauvette passerinette, pouillot ibérique, et pouillot de bonelli; $F_{(1,4)}=95.071$, $p<0.001$, $R^2=0.95$), que chez ceux qui passent rapidement (rossignol philomèle, rougequeue à front blanc, hipolais polyglotte, fauvette des jardins, pouillot fitis, gobemouche gris et gobemouche noir; $F_{(1,5)}=6.766$, $p<0.05$, $R^2=0.50$). La probabilité générale d'émigration et l'écart de temps de passage sont inversement corrélés, particulièrement de forte façon lorsque le pouillot siffleur a été exclu de l'analyse ($F_{(1,14)}=7.298$, $p<0.05$, $R^2=0.30$ et $F_{(1,13)}=20.690$, $p<0.001$, $R^2=0.58$, respectivement; Fig.3). L'écart temps moyen de passage ($\pm se$) à travers les espèces plus disposées à s'arrêter à Yasmina (24.33 ± 3.07) est significativement plus élevé que chez les espèces plus enclins à passer rapidement (11.57 ± 2.75 ; $t_{(13)}=3.15$, $p<0.01$; Tab.2).

Tableau 2. Espèces, codes espèces et dates médianes de passage de 16 espèces en 2009, au niveau de l'oasis de Yasmina et de la méditerranée occidentale, avec l'écart temps de passage (soit la différence en jours entre les dates médianes de passage entre ces deux régions).

Espèces	Code sp.	Date médiane à Yasmina	Date médiane en Méditerranée W	Ecart temps de passage
Rosignol philomèle	LUSMEG	7/4	22/4	15
Rougequeue à front blanc	PHOPHO	8/4	25/4	17
Phragmite des joncs	ACRSCH	14/3	19/4	36
Rousserolle effarvate	ACRSCI	28/4	18/5	20
Hipolais obscure	HIPOPA	18/4	14/5	26
Hipolais polyglotte	HIPPOL	18/4	10/5	22
Fauvette passerinette	SYLCAN	21/3	15/4	25
Fauvette grisette	SYLCOM	15/4	30/4	15
Fauvette des jardins	SYLBOR	29/4	11/5	12
Pouillot de bonelli	PHYBON	11/4	25/4	14
Pouillot siffleur	PHYSIB	3/5	28/4	-5
Pouillot ibérique	PHYIBE	4/3	29/3	25
Pouillot fitis	PHYLUS	10/4	20/4	10
Gobemouche gris	MUSSTR	5/5	7/5	2
Gobemouche noir	FICHYP	27/4	30/4	3
Pie-grièche à tête rousse	LANSEN	31/3	24/4	24

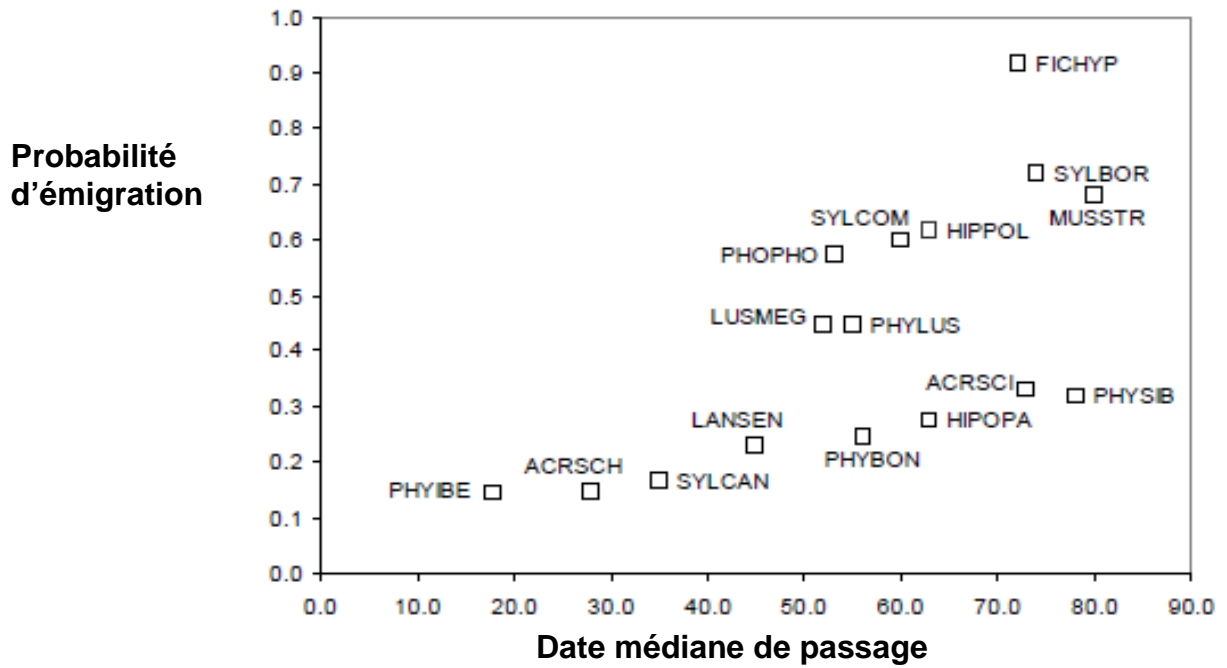


Figure 2. Relation spécifique entre la date médiane de passage (le premier jour correspond au 15 février) et la probabilité générale d'émigration chez 16 espèces capturées à Yasmina lors du printemps 2009.

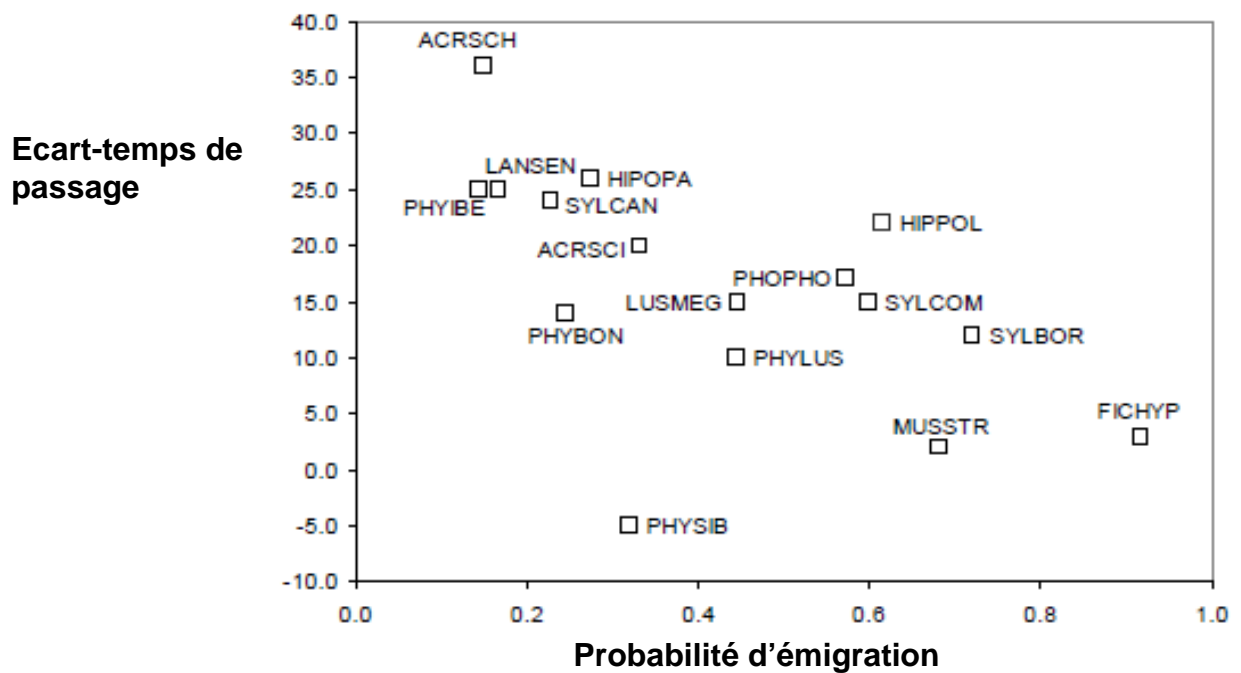


Figure 3. Relation spécifique entre la probabilité générale d'émigration et l'écart-temps de passage chez 16 espèces capturées à Yasmina lors du printemps 2009.

2.4. Réserves énergétiques (*fuel load*) et distances de vol (*flight range*)

En général, les oiseaux capturés à Yasmina portent des réserves énergétiques considérables (Tab.4), calculées selon les valeurs de masses corporelles structurelles représentées dans Tab.3. Ainsi, des réserves moyennes supérieures à 20% sont détectées chez 11 des 16 espèces en 2009, et chez deux des sept en 2010, tandis que des valeurs en dessous de 10% sont notées dans deux cas : le pouillot siffleur en 2009 et le pouillot de bonelli en 2010. En supposant une stratégie de vol non interrompu, dans tous les cas sauf dans ces deux derniers, plus de 50% des oiseaux peuvent atteindre les régions au nord de l'Atlas ou la péninsule ibérique. Par contre, en suivant une stratégie de vol intermittent, chez une autre espèce, l'hipolaïs obscure en 2009, moins de 50% des oiseaux peuvent atteindre ces régions. Le pouillot siffleur est l'espèce où la plus faible moyenne de réserves est enregistrée (7.6%). En excluant cette espèce, la moyenne chez les espèces qui hivernent au sud du Sahel (rossignol philomèle, hipolaïs polyglotte, fauvette des jardins, pouillot fitis, gobemouche gris et gobemouche noir) est significativement plus supérieure à celle des autres espèces (soit 25.59 ± 5.47 contre 19.78 ± 4.59 en 2009, et 22.51 ± 6.08 contre 16.30 ± 4.78 en 2010 ; $F_{(1,18)}=5.96$, $p<0.05$). Cette moyenne chez le reste des espèces en 2009 est similaire et aussi nettement plus faible si l'on exclut les deux espèces des zones humides, phragmite des joncs et rousserolle effarvate (19.24 ± 4.58 ; $F_{(1,16)}=6.19$, $p<0.05$). Chez trois espèces, les réserves énergétiques et les distances de vol sont significativement plus faible en 2009 (rougequeue à front blanc : $t_{(168)}=3.36$, $p<0.001$; fauvette passerinette : $t_{(321)}=2.82$, $p<0.01$; pouillot de bonelli : $t_{(195)}=3.67$, $p<0.001$). Le reste des différences spécifiques annuelles ne sont pas significatives (rossignol philomèle : $t_{(392)}=0.49$, $p>0.05$; fauvette grisette : $t_{(56)}=0.34$, $p>0.05$; pouillot ibérique : $t_{(117)}=0.65$, $p>0.05$; pouillot fitis : $t_{(336)}=0.84$, $p>0.05$).

La probabilité générale d'émigration n'est pas liée aux réserves énergétiques d'arrivée ($F_{(1,14)}=2.426$, $p>0.05$; Fig.4). Les espèces avec une tendance similaire à stationner à Yasmina montrent un éventail assez large des réserves énergétiques moyennes (par exemple hipolaïs obscure, pouillot de bonelli et pouillot ibérique), tandis que les espèces avec des réserves plutôt similaires (par exemple 20-25%) montrent des différences marquées dans le pourcentage des individus en passage et la probabilité générale d'émigration.

Tableau 3. Effectif, masse corporelle structurale (SBM) et longueur moyenne de la 3^{ème} primaire (\pm se) chez 16 espèces capturées à Yasmina lors du printemps 2009 et 2010.

Code sp.	n	SBM (g)	P3 (mm)
LUSMEG	390	16.0	63.0 \pm 2.3
PHOPHO	170	10.9	61.3 \pm 2.1
ACRSCH	59	8.4	50.8 \pm 1.8
ACRSCI	313	8.9	51.6 \pm 1.9
HIPOPA	176	10.0	54.1 \pm 1.8
HIPPOL	45	8.1	51.2 \pm 2.1
SYLCAN	379	7.8	45.6 \pm 1.4
SYLCOM	58	11.6	54.7 \pm 2.2
SYLBOR	141	12.5	60.5 \pm 1.8
PHYBON	196	6.5	48.9 \pm 2.2
PHYSIB	40	8.2	58.8 \pm 2.1
PHYIBE	118	6.0	46.6 \pm 2.4
PHYLUS	335	6.8	52.1 \pm 2.4
MUSSTR	37	11.7	66.6 \pm 2.5
FUCHYP	101	9.6	61.2 \pm 1.6
LANSEN	77	25.0	72.5 \pm 2.4

Tableau 4. Moyennes des réserves énergétiques et des distances de vol (\pm se, avec pourcentage des oiseaux avec 300<Y<600 et Y>600km) calculées chez 16 espèces capturées à Yasmina en 2009 et 2010.

Code sp.	Réserves énergétiques	Distance de vol (non interrompu)			Distance de vol (intermittent)		
		moyenne	300<Y<600	Y>600	moyenne	300<Y<600	Y>600
2009							
LUSMEG	27.7 \pm 13.2	962.1 \pm 363.6	10.9	84.8	512.4 \pm 230.9	49.2	36.5
PHOPHO	21.7 \pm 12.9	773.8 \pm 404.8	27.4	62.3	403.0 \pm 253.7	46.2	23.6
ACRSCH	25.8 \pm 12.6	896.4 \pm 365.9	15.3	79.7	496.8 \pm 227.9	52.5	30.5
ACRSCI	17.6 \pm 12.2	640.3 \pm 359.6	36.1	47.5	324.5 \pm 235.7	40.7	13.1
HIPOPA	11.4 \pm 7.2	435.8 \pm 280.6	41.2	26.7	183.5 \pm 163.4	30.3	0.6
HIPPOL	26.3 \pm 13.2	962.0 \pm 374.8	8.8	82.4	520.5 \pm 250.8	50.0	38.2
SYLCAN	21.1 \pm 12.4	742.5 \pm 397.5	27.0	58.3	386.0 \pm 245.1	47.8	17.4
SYLCOM	20.8 \pm 11.1	734.3 \pm 349.4	29.6	63.0	370.7 \pm 238.7	51.9	14.8
SYLBOR	35.0 \pm 15.8	1173.1 \pm 458.7	3.8	93.1	654.8 \pm 289.0	41.5	52.3
PHYBON	14.1 \pm 9.6	533.6 \pm 306.8	33.7	39.1	281.7 \pm 202.2	46.7	4.3
PHYSIB	7.6 \pm 9.2	314.0 \pm 279.9	35.1	18.9	161.1 \pm 180.2	32.4	0.0
PHYIBE	23.4 \pm 15.4	817.5 \pm 384.0	23.9	69.6	451.6 \pm 246.5	50.0	23.9
PHYLUS	19.4 \pm 13.7	743.5 \pm 354.0	27.3	64.0	411.5 \pm 240.8	50.3	23.0
MUSSTR	22.1 \pm 8.4	790.9 \pm 258.3	27.0	73.0	426.6 \pm 160.3	73.0	13.5
FUCHYP	23.1 \pm 12.9	811.5 \pm 388.4	23.0	69.0	430.9 \pm 248.9	57.0	22.0
LANSEN	22.2 \pm 12.7	729.2 \pm 402.8	18.2	63.6	385.1 \pm 248.4	54.5	18.2
2010							
LUSMEG	26.8 \pm 11.1	939.5 \pm 339.9	14.3	82.5	509.0 \pm 211.5	58.7	28.6
PHOPHO	15.2 \pm 11.1	542.5 \pm 345.9	39.1	37.5	286.1 \pm 210.5	43.8	9.4
SYLCAN	16.6 \pm 14.2	599.2 \pm 448.2	29.1	44.7	323.1 \pm 292.3	34.0	16.5
SYLCOM	19.7 \pm 12.5	703.7 \pm 412.2	38.7	45.2	413.5 \pm 240.7	41.9	22.6
PHYBON	8.9 \pm 10.4	351.6 \pm 305.2	26.9	20.2	166.4 \pm 192.6	23.1	2.9
PHYIBE	21.1 \pm 18.2	704.4 \pm 518.9	19.2	53.8	388.6 \pm 319.7	38.5	26.9
PHYLUS	18.2 \pm 12.7	604.8 \pm 393.0	32.6	44.6	345.5 \pm 246.2	45.1	16.0

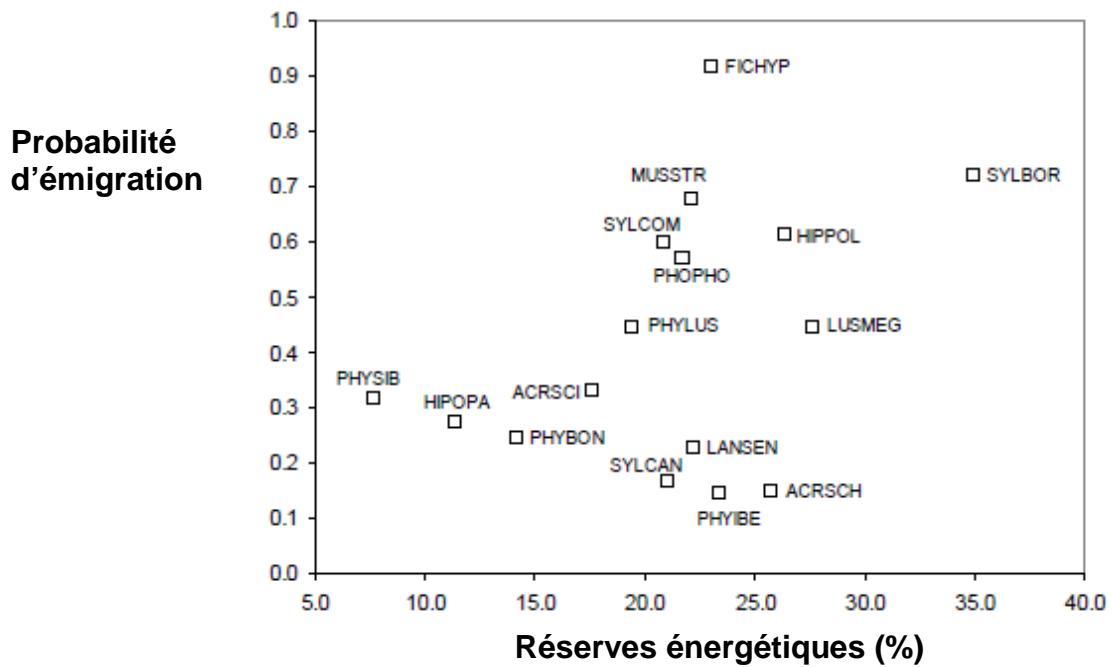


Figure 4. Relation spécifique entre les réserves énergétiques moyennes en (%) et la probabilité générale d'émigration chez 16 espèces capturées à Yasmina lors du printemps 2009.

2.4. Gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

Sauf pour le phragmite des joncs, toutes les espèces montrent des gains journaliers de masse significativement positifs (Fig.5). Bien qu'il y a une certaine incertitude dans le cas du pouillot siffleur ($p=0.045$), quand le seul oiseau recapturé 12 jours après la première capture a été exclu (tous les autres sont repris en moins de 6 jours), les gains journaliers de masse sont devenus plus importants et beaucoup plus élevés (moyenne de $2.76 \pm 0.53\%$, $p < 0.01$). Les gains journaliers de masse varient entre 0.81 et 2.02% de la masse corporelle structurelle en 2009 et entre 2.27 et 4.25% en 2010. À part l'hipolaïs obscure, chez toutes les espèces avec des données disponibles pour les deux années d'étude, les gains journaliers sont significativement plus élevés en 2010 (hipolaïs obscure : $t_{(77)}=0.31$, $p > 0.05$; pouillot de bonelli : $t_{(54)}=7.17$, $p < 0.001$; pouillot ibérique : $t_{(55)}=2.13$, $p < 0.05$; fauvette passerinette : $t_{(116)}=5.26$, $p < 0.001$).

Les gains journaliers de masse ne diffèrent pas de façon claire entre les espèces plus enclins à s'arrêter à Yasmina et ceux plus enclins à passer rapidement (Fig.5). En 2009, le gain journalier chez le rossignol philomèle est seulement significativement plus faible que celui de la rousserolle effarvatte et l'hipolaïs obscure ($t_{(77)}=2.53$ et $t_{(30)}=2.26$, respectivement, $p < 0.05$), tandis que le gain enregistré par le pouillot siffleur est similaire à celui du reste des espèces. en 2010, les gains journaliers de masse chez le rougequeue à front blanc et le pouillot fitis sont aussi élevés que celui de la fauvette passerinette et du pouillot de bonelli (Fig.5).

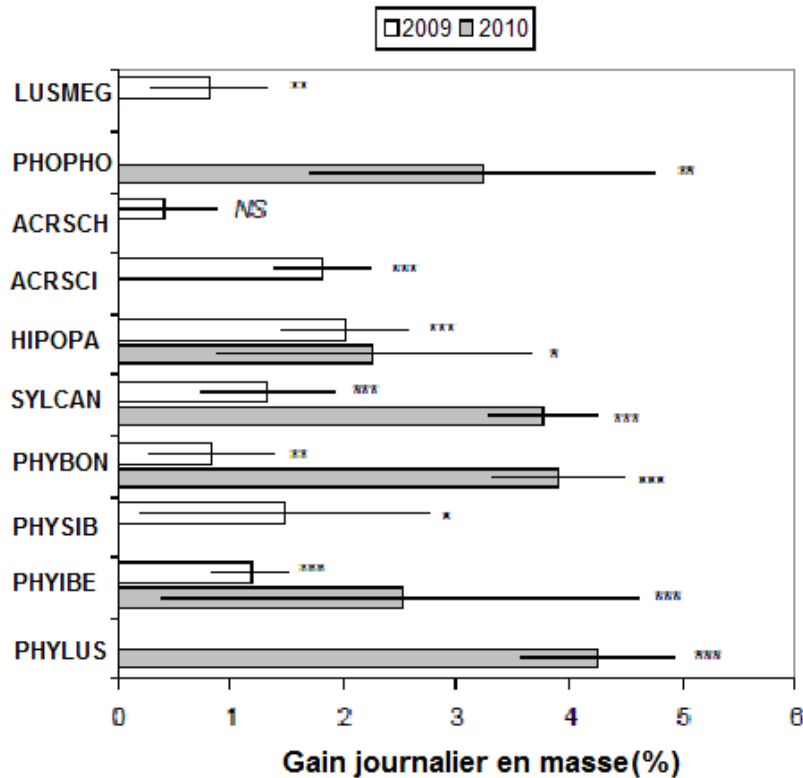


Figure 5. Moyennes, avec intervalles de confiance à 95%, du gain journalier de masse (%SBM/jour) chez 10 espèces capturées à Yasmina lors des printemps 2009 et 2010. (NS : $P > 0.05$, * : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$).

3. Discussion

Les réserves énergétiques et les distances de vol indiquent que la majorité des oiseaux de la plupart des espèces arrivent à Yasmina avec des réserves suffisantes pour poursuivre la migration et atteindre des zones de réapprovisionnement et de stationnement potentiellement meilleure dans le nord de l'Atlas. Cependant, pour un bon nombre de ces espèces, la majorité des oiseaux choisissent de séjourner à Yasmina plusieurs jours. Par ailleurs, ces oiseaux ainsi que ceux qui traversent rapidement la région sont en mesure de gagner de masse à des taux modérés ou même assez élevés, indiquant que même des oasis minuscules peuvent offrir des options pour la réaccumulation d'énergie pour une assez large variété d'espèces.

Comme a été suggéré par Jenni-Eiermann *et al.* (2011) pour les passereaux traversant le Sahara au printemps, la tendance d'une espèce à stationner dans une oasis donnée pourrait être largement liée à ces préférences d'habitat. En conséquence, pour les espèces des zones humides, des forêts humides et mésophiques qui auraient du mal à trouver de bonnes zones d'alimentation dans le Sahara, on peut s'attendre à ce qu'elles emmagasinent toutes les réserves dans les aires d'hivernage pour ensuite effectuer des vols nocturnes à travers le Sahara tout en se reposant moins d'un jour à chaque site d'halte, alors que les espèces associées aux forêts et garrigues sèches suivraient une stratégie similaire de migration intermittente mais impliquant des stationnements de plusieurs jours avec réapprovisionnement sur les

sites d'halte appropriés. Cependant, les résultats décrits ici pour Yasmina ne suivent que partiellement cette approche.

Parmi les espèces qui passent rapidement à travers Yasmina, nombreuses sont caractéristiques des forêts mésophiques humides (rougequeue à front blanc, fauvette des jardins, pouillot fitis, gobemouche gris et gobemouche noir), mais une est moins liée à ce type d'habitat (rossignol philomèle) et une autre privilégie plutôt les forêts et garrigues sèches (hipolais polyglotte). D'autre part, ceux qui montrent une plus forte tendance à rester dans la région impliquent seulement deux espèces liées aux milieux humides (phragmite des joncs et rousserolle effarvate), trois associées aux forêts et garrigues sèches (hipolais obscure, fauvette passerinette, et pouillot de bonelli), et une liée aux forêts humides (pouillot ibérique).

L'habitat trouvé à Yasmina pourrait être plutôt approprié à l'hipolais polyglotte, paradoxalement nos résultats échappent à cette théorie. Cette espèce est la seule caractéristique des forêts et garrigues sèches étudiée à Yasmina et qui hiverne principalement au sud du Sahel dans la savane boisée de la région Guinéenne (Cramp, 1992).

A part le rougequeue à front blanc, toutes les autres espèces ayant une attitude à passer rapidement par notre oasis (rossignol philomèle, fauvette des jardins, pouillot fitis, gobemouche gris et gobemouche noir) hivernent aussi principalement au sud du Sahel (Cramp 1988, 1992, Cramp & Perrins 1993), dans les zones où la saison sèche est réduite et moins prononcée, en particulier au printemps (Zwarts *et al.* 2009). En comparaison avec le Sahel, en particulier ses secteurs nord, ces zones semblent offrir de meilleures possibilités de réapprovisionnement, permettant à des espèces comme le rossignol philomèle, la fauvette des jardins, les gobemouches gris et noir de gagner des quantités suffisantes de graisses pour embarquer dans un voyage transsaharien direct à partir des zones d'hivernage ou d'halte dans le sud du Sahel (Dowset & Fry 1971, Smith 1966, Cramp 1988, 1992, Otosson *et al.* 2002, et 2005). En fait, à l'exception du pouillot siffleur, toutes les autres espèces qui passent l'hiver au sud du sahel (rossignol philomèle, hipolais polyglotte, fauvette des jardins, pouillot fitis, et gobemouche gris et noir) arrivent à l'oasis de Yasmina avec en moyenne des réserves énergétiques plus grandes que celles des autres espèces, ce qui montre encore qu'elles sont en mesure d'accumuler de grandes réserves de graisses en Afrique subsaharienne. Par ailleurs, ces différences ont été probablement en quelque sorte sous-estimée car les réserves reflètent essentiellement l'état d'arrivée de ces espèces alors que chez les autres, la probabilité que les premières captures incluent un bon nombre d'oiseaux présents déjà dans la zone, et se réapprovisionnant, est beaucoup plus grande.

Les meilleures options de réalimentation rencontrées dans l'Afrique sub-saharienne peuvent permettre aux espèces hivernantes au sud du Sahel de traverser le Sahara ainsi qu'une grande part de l'Afrique nord-ouest, essentiellement en suivant une stratégie intermittente avec des haltes migratoires très courtes sans ravitaillement important, même lorsque des habitats appropriés sont rencontrés sur le chemin. Comme les espèces au départ tardif de l'Afrique tropicale peuvent bénéficier du début de la saison des pluies, se produisant en fin du printemps (Zwarts *et al.* 2009), le calendrier de départ pourrait également

influer sur les réserves portées et donc sur la volonté de faire des haltes au NW d'Afrique (Robson & Barriocanal 2011). Toutefois, les réserves énergétiques n'affichent pas une augmentation avec la date médiane de passage ($F_{(1,14)}=0.545$, $p > 0.05$), et parmi les espèces arrivant plus tardivement à Yasmina, il y a beaucoup de variabilité dans la prédisposition de stationner (Fig.2), indiquant ainsi que la localisation de l'aire d'hivernage est le facteur le plus déterminant plutôt que le temps de départ.

L'habitat trouvé en cours de route peut aussi ne pas être si limitant, ceci a été démontré par le fait que même chez les individus d'espèces passant rapidement à travers la région ont montré des gains journalier de masse similaires à ceux enregistrés chez les espèces beaucoup plus enclins d'arrêt (Fig.5). Des gains positifs sont également enregistrés chez la fauvette des jardins au niveau des oasis mauritanienne au cours du printemps (Herremans 2003), bien que cette espèce y ait montrée le plus bas niveau de l'activité d'alimentation (Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Le Pouillot siffleur hiverne aussi au sud du Sahel, mais montre une attitude beaucoup plus élevée à rester et à stationner à Yasmina. Cette espèce, cependant, présente la plus basse moyenne de réserves énergétiques enregistrée, dévoilant que 46 à 68% des oiseaux (selon le type de calcul) serait incapable d'atteindre le nord de l'Atlas. Comme le SE du Maroc se trouve plutôt à l'ouest de la route migratoire principale de cette espèce, sa mauvaise condition physique suggère que l'ensemble des données de Yasmina pourrait inclure un bon nombre d'oiseaux qui ont été forcés à rester et récupérer dans la région (le passage retardé de ces oiseaux soutient aussi ce point de vue ; Tab. 2). En effet, elle récupère les réserves avec succès (Fig. 5), indiquant à nouveau qu'en cas de besoin, même une espèce strictement forestière peut gagner de masse aussi bien dans des sites apparemment moins appropriés. En réalité, chez de nombreux migrateurs, les préférences d'habitat sont beaucoup plus larges ou plus nettement différentes lors de la migration que pendant la saison de reproduction (Chernetsov 2006) et, par conséquent, bien que la sélection des habitats de stationnement est d'une importance vitale pour les migrateurs (Jenni & Schaub 2003), ils peuvent certainement s'adapter à une grande variété d'habitats, en particulier si la nourriture est facilement disponible (Schaub & Jenni 2000b, Chernetsov 2006).

Des études menées dans les régions côtières du nord du Maroc montrent que le gobemouche noir atteint, dans ces régions lors de la migration printanière, des taux élevés de réaccumulation (Schaub & Jenni 2001), et que la durée minimale de stationnement et le gain journalier de masse pour le rossignol philomèle, la fauvette des jardins, et le pouillot fitis peuvent respectivement atteindre 2.3 à 4.9 jours et de 1.9 à 3.5% de la masse corporelle structurelle (Gargallo *et al.* 2011). En outre, toutes ces espèces montrent des masses corporelles plus élevées dans le nord que dans le sud du Maroc (Gargallo *et al.* 2011). Ces résultats suggèrent que même les espèces qui tendent à traverser rapidement l'Afrique NW nécessitent un certain temps pour faire une halte et se réapprovisionner avant de traverser la mer Méditerranée. Bien que d'autres passereaux migrateurs stationnent et reconstruisent les réserves, au printemps à un certain degré, sur la côte nord de l'Afrique NW (Schaub & Jenni 2001, Rguibi Idrissi *et al.* 2003, Gargallo *et al.* 2011), aucun gain de masse important n'a été observé chez ces espèces dans le

Maroc sud-est (Cendres 1969, Maggini & Bairlein 2011). Ce fait suggère que la plupart de leurs efforts de réapprovisionnement dans la région peuvent avoir lieu en grande partie juste avant la traversée de la mer Méditerranée.

A l'exception du phragmite des joncs et de la rousserolle effarvatte, toutes les autres espèces avec une forte prédisposition à rester à notre oasis (hipolaïs obscure, fauvette passerinette, pouillot ibérique, et pouillot de bonelli), hivernent juste au sud du Sahara, surtout dans le nord du Sahel (Cramp 1992, Svensson 2001a, Catry *et al.* 2005, Zwarts *et al.* 2009). Même si certaines de ces espèces stockent de grandes quantités de graisses avant la migration (par exemple, fauvette passerinette. Ottoson *et al.* 2001), leurs chances de ravitaillement au pic de la saison sèche du Sahel semblent être plus limitées que chez les espèces qui hivernent plus au sud (Moreau 1972, Zwarts *et al.* 2009, Bayly *et al.* 2011). Par ailleurs, elles ont de meilleures chances de trouver un habitat convenable d'alimentation tout en traversant le Sahara, et juste à son nord, par rapport aux espèces associées aux forêts mésophiques (Jenni-Eiermann *et al.* 2011). Ainsi, il pourrait être préférable pour ces espèces de diviser leurs efforts d'approvisionnement entre le Sahel et l'Afrique NW, plutôt que de tenter de gagner toutes les réserves nécessaires exclusivement dans les zones d'hivernage. En suivant cette stratégie, les oiseaux, en moyenne, auraient besoin de transporter des réserves énergétiques plus faibles, optimisant ainsi les capacités de vol (Jenni-Eiermann *et al.* 2011) et réduisant aussi les coûts de migration (Newton 2008). En outre, ils seraient également un peu moins soumis à la grande variation saisonnière et interannuelle des conditions écologiques du Sahel (Moreau 1972, Wood 1992, Zwarts *et al.* 2009), ce qui pourrait contribuer à réduire la quantité de graisse à gagner dans la région et partir plus tôt (la nourriture devient de plus en plus rares vers la fin de la saison sèche (Morel & Morel 1992, Wood 1992, Zwarts *et al.* 2009, Bayly *et al.* 2011)).

En fait, après les pluies d'hiver, le NW d'Afrique offre de bonnes possibilités d'alimentation (Moreau, 1972), probablement dans certains cas, similaires ou même meilleures que celles rencontrées dans le nord du Sahel en fin du printemps. Au Sahel, et parmi les passereaux se préparant à la migration printanière, les chiffres de gain de masse peuvent être très importants (dans certains cas presque le double de la masse maigre). Toutefois, la moyenne du gain journalier peut être assez faible (1-2% de la masse maigre), et les espèces ont besoin de plusieurs semaines pour atteindre les charges en réserves du départ (Fry *et al.* 1970, Cramp 1992, Hjort *et al.* 1996, Schaub & Jenni 2001, Ottoson *et al.* 2002, Zwarts *et al.* 2009, Bayly *et al.* 2011). En comparaison, les gains journaliers de masse enregistrés dans une telle petite oasis que Yasmina semblent remarquablement élevés. Bien que la méthode de calcul a été conservatrice (c'est à dire tous les individus ont été inclus, même ceux montrant des taux négatifs et ceux repris seulement un jour après leurs premières captures), toutes les espèces analysées montrent des gains positifs (sauf dans un cas de façon significative). Les gains de masse dépassent 1% de la masse corporelle structurelle dans la plupart des cas et, en 2010, où les conditions semblaient être meilleures (chez 3 des 4 espèces les gains sont significativement plus élevés), des valeurs supérieures à 3% sont enregistrées dans 4 des 6 espèces (jusqu'à 4.2%). Ces chiffres approchent ou même dépassent ceux déclarés pour la rousserolle effarvatte,

le phragmite des joncs et la fauvette des jardins en automne au niveau d'Europe et d'Afrique NW (3.5 à 4% de la masse corporelle structurelle ; recalculés à partir de Schaub & Jenni 2000b). En tenant en compte la durée moyenne de stationnement (Tab. 1), en moyenne les oiseaux séjournant à Yasmina ont gagnés entre 2.5 et 7.6% de la masse corporelle structurelle en 2009, et entre 4.9 et 20.7% en 2010 (l'utilisation de la masse corporelle maigre au lieu de la masse corporelle structurelles permettrait de réduire ces chiffres par, au plus, 12%; selon les valeurs de la masse maigre répertoriés par Salewski *et al.* 2010a). Dans les oasis de l'intérieur de la Mauritanie, le gain de masse chez des migrateurs printaniers a été moins généralisé et semblait avoir lieu à un taux inférieur à celui de Yasmina, montrant des gains positifs variant entre 0.96% (fauvette des jardins) et 2.4% (fauvette passerinette) de la masse corporelle structurelle (recalculés à partir de Herremans 2003 et Jenni-Eiermann *et al.* 2011). Dans le Sahara, ainsi que ses limites nord, les sites de réapprovisionnement sont certainement plus limités et inégalement répartis, mais plus au nord, particulièrement dans les côtes d'Afrique NW, les options sont plus meilleures.

La rousserolle effarvate, et spécialement le phragmite des joncs, utilisent surtout notre site quand il y'a de l'eau dans le lac, et y restent entre 15 et 30 jours, et montrent des gains positifs de masse. Compte tenu de la rareté des zones humides dans les régions les plus arides (comme à Yasmina), il peut être particulièrement nécessaire pour ces espèces de tirer le meilleur parti de ces sites, où qu'ils se trouvent, et particulièrement dans les régions désertiques. Le phragmite des joncs est connu d'être particulièrement capable de trouver des ressources alimentaires imprévisibles (Cramp 1992, Chernetsov & Titov 2001, Zwarts *et al.* 2009) et donc peut faire d'assez long stationnement au niveau de quelques sites particulièrement bon tout en montrant une légère tendance à s'arrêter dans d'autres aires. Par ailleurs, les deux espèces, mais surtout le phragmite des joncs, ont aussi d'importantes populations hivernantes dans le Sahel qui peuvent aussi souffrir d'alimentation limitée au pic de la saison sèche (Moreau 1972, Zwarts *et al.* 2009). Ainsi, les espèces des milieux humides peuvent également profiter des opportunités disponibles d'alimentation au niveau du NW d'Afrique au printemps (Rguibi Idrissi *et al.* 2003, Bayly *et al.* 2011, Gargallo *et al.* 2011).

Même en tenant compte des avantages du réapprovisionnement au nord du Sahara, reste à savoir pourquoi certaines espèces stationnent si longtemps au niveau de Yasmina, même en ayant dans la plupart des cas assez d'énergie pour atteindre rapidement leurs aires de reproduction dans le nord du Maroc et le sud d'Europe, ou dans certains cas, seulement à quelques centaines kilomètres. En sachant qu'au printemps les oiseaux sont sous forte pression sélective afin de minimiser le temps passé en migration (Alerstam 1990, Weber *et al.* 1994, Newton 2008), ce comportement peut sembler, à première vue, contre-productif. Parmi les espèces montrant une plus grande volonté à rester à Yasmina (phragmite des joncs, rousserolle effarvate, hipolaïs obscure, fauvette passerinette, pouillot ibérique, et pouillot de bonelli), la probabilité d'émigration et la date médiane de passage sont fortement et positivement corrélées, ce qui indique que le temps joue un rôle important dans leurs décisions d'halte. Cependant, le temps total consacré à la

migration doit inclure non seulement le temps où les oiseaux sont en migration active ou en haltes, mais aussi le temps nécessaire pour l'alimentation prémigratoire (Alerstam & Lindström 1990). Une fois l'ensemble du voyage pris en considération, la stratégie suivie par ces espèces peut finir par réduire le temps total alloué à la migration (et probablement son coût), si, elles pourraient réduire le temps d'alimentation en Afrique sub-saharienne. D'autre part, les réserves rapportés ici peuvent être suffisantes pour progresser rapidement vers le nord, mais étant donné les avantages d'arriver à l'aire de reproduction avec des réserves supplémentaires (Fransson & Jakobsson 1998, Smith & Moore 2003), les oiseaux peuvent préférer acquérir de plus grandes quantités de graisses.

Certaines espèces hivernantes au Sahel montrent une tendance mineure à rester à Yasmina. Le rougequeue à front blanc, qui est connu pour être particulièrement touché par les grandes variations des conditions écologiques du Sahel (Zwarts *et al.* 2009), passe rapidement à travers la région. Les différences dans la masse corporelle moyenne des migrateurs printaniers dans le sud et le nord du Maroc indiquent, cependant, qu'ils pourraient acquérir environ 17% de la masse corporelle structurelle dans le NW de l'Afrique (Gargallo *et al.* 2011). Bien que Yasmina peut offrir des bonnes possibilités de ravitaillement (comme observé en 2010), cette espèce peut préférer de stationner dans des zones avec une grande couverture d'arbres comme les forêts, ce qui se rapproche plus de ses préférences typiques d'habitat (Cramp & Perrins 1993). D'un autre côté, les données disponibles pour la fauvette grisette et la pie-grièche à tête rousse indiquent que leurs tendances à rester à Yasmina sont plus faibles que celles observées chez la plupart des espèces qui hivernent au sud du Sahara, mais plus élevées que chez celle qui hivernent largement au sud du Sahel (Tab. 1). La pie-grièche, en fait, passe l'hiver au niveau d'une large zone englobant non seulement le Sahel, mais aussi les savanes guinéennes (Cramp & Perrins 1993, Zwarts *et al.* 2009), ce qui rend cette espèce moins dépendante des restrictions alimentaires affectant particulièrement le nord du Sahel en la fin du printemps. D'autre part, l'engraissement chez la fauvette grisette au printemps est largement basé sur les baies (Stoate & Moreby 1995, Boyi *et al.* 2007, Zwarts *et al.* 2009), ce qui peut lui permettre d'atteindre des réserves plus élevées que celles des autres espèces qui font l'hivernage au nord du Sahel, et qui présentent un régime alimentaire à base d'insectes. Toutefois, la fauvette passerinette qui consomme largement les baies au printemps (Stoate & Moreby 1995), montre une inclinaison beaucoup plus claire à rester à Yasmina. Par ailleurs, les fruits sont aussi touchés par la sécheresse et peuvent donc constituer une ressource alimentaire plutôt limitée en fin de printemps (Ottoisson *et al.* 2002, Zwarts *et al.* 2009).

Le fait que l'attitude de rester à Yasmina est positivement corrélée à la chronologie relative d'arrivée au NW d'Afrique et, ainsi, le temps total potentiellement dépensé dans la région, suggère que le comportement observé à Yasmina est généralement assez indicatif de la région en entier. Toutefois, contrairement à Yasmina, des études menées au printemps dans d'autres oasis du sud du marocain (Defilia et Jorf) affichent de très faibles taux de recapture et de durées de stationnement et suggèrent que les oiseaux sont incapables de s'engraisser (Ash 1969, Maggini & Bairlein 2011). La masse corporelle

moyenne enregistrée dans ces sites est similaire, voire inférieure à celle de Yasmina (Ash 1969, Gargallo *et al.* 2011, Maggini & Bairlein 2011), indiquant qu'une tendance élevée de rester dans cette dernière oasis ne repose pas sur une éventuelle faible condition d'arrivée des oiseaux. Les différences avec Jorf sont particulièrement remarquables puisque cette plus large oasis se trouve à seulement environ 50 km au NW de Yasmina, où le pourcentage des recaptures était seulement de 2.9% (Maggini & Bairlein 2011). L'étude menée à Jorf a eu lieu en 2005, une année particulièrement sèche (Maggini & Bairlein 2011), qui peut au moins partiellement expliquer les différences avec Yasmina (2009 a été très humide, et en 2010 bien que le lac était à sec, la nourriture était facilement disponible, comme indiqué par les gains assez importants de masse). Les variations interannuelles de l'état écologique des sites d'halte vont certainement avoir un effet sur le comportement d'escale. A Yasmina, dans les années sèches (par exemple 2010), le rossignol philomèle, la rousserolle effarvate et le pouillot ibérique étaient beaucoup moins présents, et le phragmite des joncs était rare, voire pas du tout capturé. D'autre part, le pouillot fitis et la fauvette grisette étaient plus enclins à rester dans la région en 2010 lorsque les conditions d'approvisionnement se sont améliorées (Tab.1). Cependant, la grande quantité de recapture à Yasmina ne semble pas refléter uniquement des circonstances exceptionnelles. Les taux de recapture ont été également très importants en 2009, en dépit des gains de masse beaucoup plus faible, et plus grandes que ceux enregistrés dans n'importe quelle année dans plus de 20 sites de baguages printaniers opérationnels dans la Méditerranée occidentale entre 1993 et 2007 (Gargallo *et al.* 2011). Ces hauts taux de recapture, en fait, semblent refléter la combinaison de trois facteurs : l'isolement, la très petite taille et les bonnes possibilités de ravitaillement. Beaucoup d'autres sites dans le NW de l'Afrique, particulièrement dans le nord, devraient offrir des possibilités de ravitaillement aussi bonnes ou mêmes meilleures que celles qu'on retrouve dans à peine 4 hectares de tamaris (inondées seulement quelques années). Cependant, la petite taille et l'isolement de cette zone peut réduire considérablement la possibilité que les oiseaux passent dans les zones adjacentes ou très proches qui se trouvent en dehors du site d'étude (emplacements nets). Cette réduction des possibilités de mobilité rend les taux de recapture plus élevés et les estimations de la probabilité de séjour plus élevées et peut-être plus fiables (l'analyse des captures-recaptures peut sous-estimer la durée de séjour en raison de problèmes de l'émigration temporaire locale lorsque les ensembles de données sont rares, Salewski *et al.* 2007).

*Chapitre VII. Comparaison des réserves
énergétiques d'arrivée des passereaux
transsahariens au niveau de trois oasis du
Tafilalet durant la migration printanière*



Ce chapitre fait sujet de l'article :

Arizaga, J., Maggini, I., Hama, F., Crespo, A. & Gargallo, G. 2013. Site and species-specific fuel load of European–Afrotropical passerines on arrival at three oases of southeast Morocco during spring migration. Bird Study 60: 11-21.

Chapitre VII. Comparaison des réserves énergétiques d'arrivée des passereaux transsahariens au niveau de trois oasis du Tafilalet durant la migration printanière.

Introduction

La majorité des passereaux européens accumulent de grandes réserves énergétiques avant de traverser le désert, que ce soit en automne (Izhaki & Maitav 1998, Schaub & Jenni 2000a, Rubolini *et al.* 2002, Fransson *et al.* 2008), ou bien au printemps (Fry *et al.* 1968, 1970, Bairlein 1991, Wood 1992). Toutefois, au printemps, on ne connaît pas dans quelle mesure ces réserves sont suffisantes pour atteindre le sud d'Europe, sans réapprovisionnement au nord de l'Afrique. Bien que, certaines études menées dans plusieurs îles méditerranéennes suggèrent que les migrateurs arrivent au nord de l'Afrique avec des réserves énergétiques qui leurs permettent de poursuivre leurs migrations vers le nord, sans réalimentation, jusqu'aux habitats favorables en Europe (Pilastro & Spina 1997), d'autres études menées dans les premiers sites de végétation situés au nord d'Afrique, ne soutiennent pas cette hypothèse (Ash 1969, Smith 1979, Gargallo *et al.* 2011, Maggini & Bairlein 2011). Par ailleurs, au niveau d'une oasis située au nord du désert, il a été signalé que des individus de plusieurs espèces quittent ce site défavorable sans avoir suffisamment de réserves pour atteindre le sud de l'Europe, supposant ainsi qu'ils doivent stationner au niveau de sites appropriés situés au nord, afin d'accumuler l'énergie nécessaire pour traverser la Méditerranée (Maggini & Bairlein 2011). En revanche, les données d'une oasis située à proximité ont montrées que les migrateurs y stationnent le temps nécessaire pour reconstituer leurs réserves portées (Gargallo *et al.* 2011). Ces différences entre études rendent difficile toutes conclusions sur la stratégie suivie par les migrateurs ayant besoin d'approvisionnement dans le nord africain.

Si les migrateurs ayant de faibles réserves énergétiques sont forcés d'atterrir dans l'un des premiers sites disponibles, indépendamment de la qualité de l'habitat, et si les migrateurs en meilleur état physique sont capables de rechercher des sites répondant plus à leurs exigences spécifiques, on peut s'attendre à ce que les oiseaux portant de faibles réserves soient plus abondants au niveau des sites d'halte moins favorables (Yosef *et al.* 2006). Cependant, des études menées au centre du désert, ont montrées que les migrateurs trouvés au niveau des petites oasis présentaient des réserves énergétiques supérieures à celles enregistrées au niveau des grandes oasis (Bairlein 1992, Salewski *et al.* 2010a). Ce résultat est lié au fait que les oiseaux légers (lean birds) sont forcés à rechercher de bon site d'halte qui offrent de meilleures opportunités d'alimentation. Si cette règle est vraie pour les sites proches de la frontière nord du désert, alors une grande proportion des migrateurs ayant des réserves énergétiques élevées sera signalée dans les oasis présentant des habitats moins appropriés. Autre facteur pertinent à prendre en considération, est que toutes les espèces ne suivent pas les mêmes stratégies d'alimentation. En effet, certaines espèces gagnent, au sud du Sahara, une grande partie ou toute l'énergie nécessaire pour atteindre l'Europe, et d'autres le font au sud et au nord du désert (Ottoosson *et al.* 2002, Ottoosson *et al.* 2005, Gargallo *et al.* 2011). Une fois arrivés en Afrique du Nord, les migrateurs qui adoptent la première stratégie et, qui ne sont pas en bonne

condition, devrait sélectionner des endroits optimaux par rapport à leurs conspécifiques en meilleur état et, qui peuvent être moins sélectifs. Ces derniers, n'ont pas besoin de se réapprovisionner et peuvent donc stationner dans n'importe quel type de végétation pour continuer le vol la nuit qui suit (Bairlein 1992, Jenni-Eiermann *et al.* 2011). En outre, chez les oiseaux qui optent pour la seconde stratégie (approvisionnement par étape), les différences du choix d'habitat sont moins liées aux réserves énergétiques portées, puisque tous les oiseaux auraient encore besoin de se réalimenter.

L'objectif principal de ce chapitre est de révéler :

- a) si les migrateurs qui arrivent en Afrique du Nord avec de faibles réserves ont tendance à stationner principalement dans les oasis de faible qualité d'habitat ou bien dans des habitats spécifiquement plus appropriés, et si cette stratégie varie entre les espèces.
- b) dans quelle mesure les migrateurs atteignant les premières oasis après le Sahara ont suffisamment de réserves pour arriver au sud d'Europe, et
- c) si une variation locale existe (par exemple, différences entre les oasis), de sorte que les conclusions tirées au niveau d'un site peuvent être extrapolées sur toute la région.

Pour ces tests, nous allons comparer les données de migration printanière récoltées du 9 au 24 avril 2011 au niveau de trois oasis du Tafilalet ; Yasmina, Merzouga et Zouala.

1. Analyses statistiques

Pour examiner dans quelle mesure la structure de la communauté des migrateurs européens afro-tropicaux diffère entre les oasis, nous avons mené une analyse hiérarchique des groupes en utilisant l'indice de similarité de Morista et l'algorithme UPGM. Nous avons utilisé l'indice de Morista puisqu'il est le plus robuste en cas d'échantillon déséquilibré, et plus influencé aux taxons dominants (Magurran & McGill 2011). Nous nous sommes intéressés aux espèces les plus abondantes et ce dernier biais n'était pas pertinent pour nos fins. De plus, nous avons calculé l'indice de Shannon de la diversité et mené des tests t-appariés afin de comparer les indices de diversité entre les oasis.

Pour tester la façon dont la proportion des recaptures variaient par rapport aux espèces et aux sites, nous avons réalisé des tableaux de contingence.

Pour tester si les réserves énergétiques diffèrent par rapport aux espèces et aux sites, nous avons utilisé des modèles linéaires généraux (GLM) avec comme variable dépendante les réserves de part la masse structurelle, avec le site et les espèces comme facteurs prédictibles. Les réserves énergétiques ont été calculées selon l'équation suivante :

$$f = (m - m_i) / m_i$$

Donc un oiseau avec des réserves énergétique de 0,10 est chargé avec une quantité équivalente à 10% de sa masse corporelle structurelle.

Pour calculer m_i , nous avons utilisé l'équation : $m_i = m_0 + B (P3_i - P3_0)$, où m_0 est la masse moyenne d'un échantillon de migrateurs, avec des indices de graisse et de muscle nuls, calculée pour la longueur moyenne de P3, $P3_i$ est la longueur individuelle de P3, $P3_0$ est la longueur moyenne P3 des oiseaux à partir de qui la valeur de m_0 a été obtenue, et B est un coefficient. Les données utilisées pour calculer m_i , $P3_i$, et B ont été obtenues à partir d'un ensemble plus large de données collecté à Yasmina entre 2008 et 2010 (Gargallo *et al.* 2011, Tab.1).

Tableau 1. Valeurs des paramètres utilisés pour le calcul des réserves énergétiques chez les migrateurs transsahariens capturés au niveau des trois oasis d'étude.

Espèces	Code sp.	Effectif	m_0	$P3_0 \pm se$	B
Rousserolle effarvatte	ACRSCI	313	8.9	51.6±1.9	0.21
Gobemouche noir	FICHYP	101	9.6	61.2±1.6	0.12
Hipolais obscure	HIPOPA	176	10.0	54.1±1.8	0.17
Hipolais polyglotte	HIPPOL	45	8.1	51.2±2.1	0.15
Rouge-queue à front blanc	PHOPHO	170	10.9	61.3±2.1	0.08
Pouillot de bonelli	PHYBON	196	6.5	48.9±2.2	0.10
Pouillot fitis	PHYLUS	335	6.8	52.1±2.4	0.16
Fauvette passerinette	SYLCAN	319	7.8	45.6±1.4	0.06

Les réserves énergétiques varient selon les sites et les espèces mais, une interaction entre ces deux facteurs est mise au clair, ainsi que l'effet de l'heure de capture (ANOVA : site, $F_2=20.3$, $P<0.001$; espèces, $F_7=22.7$, $P<0.001$; site \times espèces, $F_{14}=2.3$, $P=0.004$; heure de capture, $F_1=56.5$, $P<0.001$). Les réserves sont positivement corrélées avec l'heure de capture, bien qu'une analyse espèces par espèces a révélée que cette corrélation n'est significative que chez cinq espèces. Pour minimiser un tel biais (exemple, une espèce peut avoir des différents motifs quotidiens de capture pour chaque site ce qui peut entraîner des différences à travers les sites), nous avons répétés les corrélations pour la fraction des migrateurs capturés avant 10h (c.à.d. pendant une période d'environ quatre heures à partir de l'aube), et dans ce cas la corrélation n'est pas significative pour l'ensemble des espèces ($P>0.05$ pour toutes les valeurs de r). Dans l'ensemble, 66.3% des captures ont eu lieu avant 10h (Fig.1). Par conséquent, nous avons analysé les réserves énergétiques pour les premières captures après l'aube, ce qui est considéré comme indicateur des réserves d'arrivée.

Cette hypothèse est particulièrement utile pour les très petits oasis comme Yasmina, où les migrateurs montrent souvent des taux de recapture très élevés (Gargallo *et al.* données non publiées), et où la première capture est susceptible d'être d'un oiseau qui a récemment atterri. Par contre, dans les grands sites, les premières captures sont plus susceptibles d'être d'oiseaux déjà présents sur le site pendant un certain temps, car à ces larges sites les taux de recapture sont plus faibles (Schaub *et al.* 2001). En la

présente étude cela pourrait être le cas de Zouala ou même Merzouga. Par conséquent, dans ces cas, les réserves énergétiques d'arrivée pourraient être surestimées.

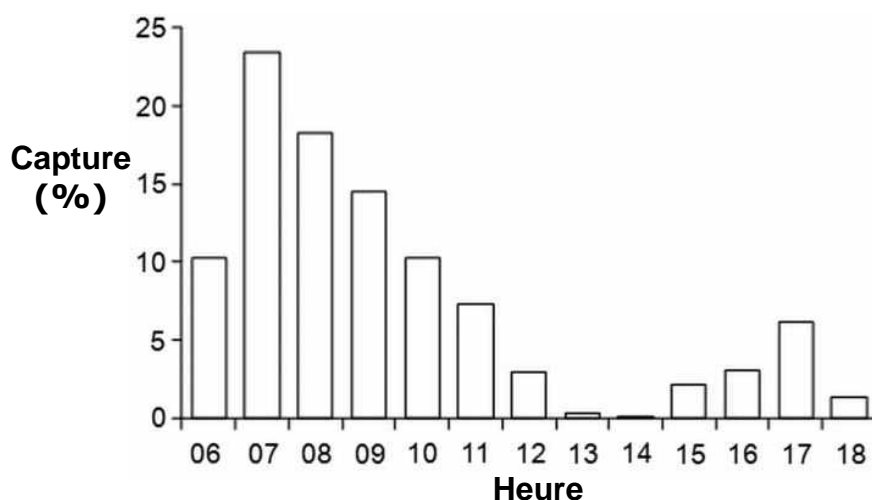


Figure 1. Distribution horaire des captures au niveau des trois oasis d'étude. Les filets ont été ouverts de l'aube au crépuscule. Taille d'échantillon=1066 (données prises en considération : seuls les oiseaux avec masse corporelle et P3 mesurées).

Les distance de vol sont calculées en supposant qu'en vol, les passereaux perdent de la masse à un taux constant de 1% par heure de vol (Hussel & Lambert 1980, Kvist *et al.* 1998). Selon Delingat *et al.* (2008), la distance de vol Y (km) peut être évalué comme suit : $Y = 100 \times U \times \ln(1+f)$, où « U » est la vitesse au sol et « f » est la réserve énergétique. La vitesse de l'air des petits passereaux est d'environ 36km/h, soit 10 m/s (Bruderer & Boldt 2001).

Le profit de vent au cours du vol, cependant, peut être de la même grandeur que la vitesse de l'air des oiseaux. Ainsi, pour obtenir une estimation plus ajustée de la vitesse au sol, nous avons calculé la moyenne du profit de vent le long de la période d'étude en l'ajoutant à la vitesse de l'air des oiseaux. Nous avons obtenu des données sur la vitesse vent (m/s) et la direction de l'aile (degrés) du « *National Oceanic and Atmospheric Association* » (www.noaa.gov), à 925 mb, au niveau de Zouala.

Nous avons calculé le profit de vent (*wind profit*), b, comme : $b = V \times \cos(at - aw)$, où « V » est la vitesse du vent, «at» est la direction (présumée) de départ (dans ce cas 0°), et «aw» est la direction du vent (Akesson & Hedenstrom 2000). Ainsi, la vitesse au sol est calculé comme suit : $g=a+b$, où «g» est la vitesse au sol, « a » est la vitesse de l'air, et « b » est le profit du vent. Deux approches sont utilisées pour évaluer les distances de vol.

Tout d'abord, nous avons considéré un modèle basique de départ, en supposant un vol non interrompu avec des coûts différents de la consommation d'eau ou d'énergie durant le jour. Deuxièmement, nous avons considéré une stratégie intermittente pour les passereaux avec vol nocturne et arrêt diurne (Schmaljohann *et al.* 2007), ainsi l'énergie est nécessaire pour le vol, mais aussi pour le temps passé au sol. La consommation d'énergie lors d'un stationnement est d'environ 0.5% par heure (Meijer *et al.* 1994).

En admettant que les vols sont effectués pendant une période d'environ 10 heures (de 20h00 à 06h00 ; Schmaljohann *et al.* 2007), la durée de stationnement est alors d'environ 14 heures. Par conséquent, les distances de vol sont recalculées en supposant cette stratégie intermittente (Schmaljohann *et al.* 2008, Salewski *et al.* 2010a).

Toutes les analyses sont réalisées à l'aide des programmes statistiques SPSS 18.0 et PAST 1.97 (Hammer *et al.* 2001).

2. Résultats

2.1. Abondance et recaptures

Des 61 espèces capturées, 27 (44.3%) sont des passereaux européens Afro-tropicaux (Tab.2). Le nombre moyen de captures par jour (en considérant les neuf espèces migratrices les plus abondantes) varie entre les sites ($F_{2,44}=4.189$, $p=0.022$), avec moins de capture à Yasmina (5.8 ± 1.0 m captures/100m de filets) que dans les deux autres oasis (Merzouga : 8.6 ± 1.0 m captures/100m ; et Zouala : 10.8 ± 1.5 m captures/100m, sans différences significatives entre ces deux oasis, d'après le test de Duncan, $p>0.05$).

Dans l'ensemble, neuf espèces présentent des captures égales ou supérieures à dix à chaque site d'échantillonnage (Tab.2), représentant 79.6% des captures des passereaux européens afro-tropicaux pour les trois oasis. Ainsi, nous nous concentrerons sur ces espèces pour des analyses plus détaillées.

La proportion des oiseaux recapturés varie entre les espèces ($\chi^2=41.816$, $dl=8$, $p < 0.001$ allant de 1.8% pour le pouillot fitis à 19.5% pour l'hipolaïs obscur), et elle est uniforme entre les sites, sauf pour une seule espèce (rossignol philomèle) (selon les tableaux de contingence, toutes les valeurs du χ^2 sont inférieures à 3.635, $dl=2$, valeurs $p>0.05$, sauf pour cette dernière espèce : $\chi^2=5.768$, $dl=2$, $p=0.035$). La proportion des recaptures chez le rossignol philomèle est plus élevée à Zouala (12.2%) qu'au niveau des deux autres oasis d'échantillonnage (4.2% et 0%, Tab.2). Ce résultat, cependant, est susceptible d'être biaisé en raison de la présence de nicheurs locaux à Zouala qui chevauchent avec la fraction des migrants. De ce fait, cette espèce sera exclue des analyses suivantes.

Tableau 2. Total de capture et recapture (en comptant uniquement la première capture de chaque oiseau) des neuf espèces de passereaux européens Afro-tropicaux au niveau des trois oasis. Les captures faites avant 10h00 sont représentées entre parenthèses.

Code sp.	Végétation préférée	Merzouga		Yasmina		Zouala	
		Capture	Recapture	Capture	Recapture	Capture	Recapture
ACRSCI	Mésophile	17 (13)	1 (1)	30 (26)	0 (0)	55 (32)	4 (0)
FICHYP	Mésophile	19 (15)	1 (1)	17 (14)	0 (0)	19 (11)	1 (0)
HIPOPA	Xérophile	44 (32)	4 (4)	26 (17)	8 (7)	145 (73)	30 (13)
HIPPOL	Mésophile	39 (29)	2 (2)	26 (19)	0 (0)	13 (10)	0 (0)
LUSMEG	Mésophile	24 (21)	1 (1)	47 (40)	0 (0)	41 (28)	5 (5)
PHOPHO	Mésophile	23 (18)	2 (1)	33 (26)	4 (1)	24 (18)	4 (4)
PHYBON	Xérophile	9 (7)	2 (2)	20 (8)	3 (1)	21 (10)	0 (0)
PHYLUS	Mésophile	110 (74)	3 (3)	42 (27)	0 (0)	18 (11)	0 (0)
SYLCAN	Xérophile	134 (86)	16 (10)	27 (18)	4 (1)	43 (24)	1 (0)

Concernant les structures des communautés, elles diffèrent selon les oasis, en particulier, les deux oasis plus au sud sont plus similaires entre eux que l'oasis plus au nord (Fig.2), où la communauté est plus homogène, car une seule espèce (*H. opaca*) représente plus de 30% de l'abondance et donc domine sur le reste (Fig.2) (indice de H' ± sd: Merzouga 2.542±0.042; Yasmina 2.746±0.038; Zouala 2.369±0.048; tous les tests t-appariés ont des valeurs p<0.001).

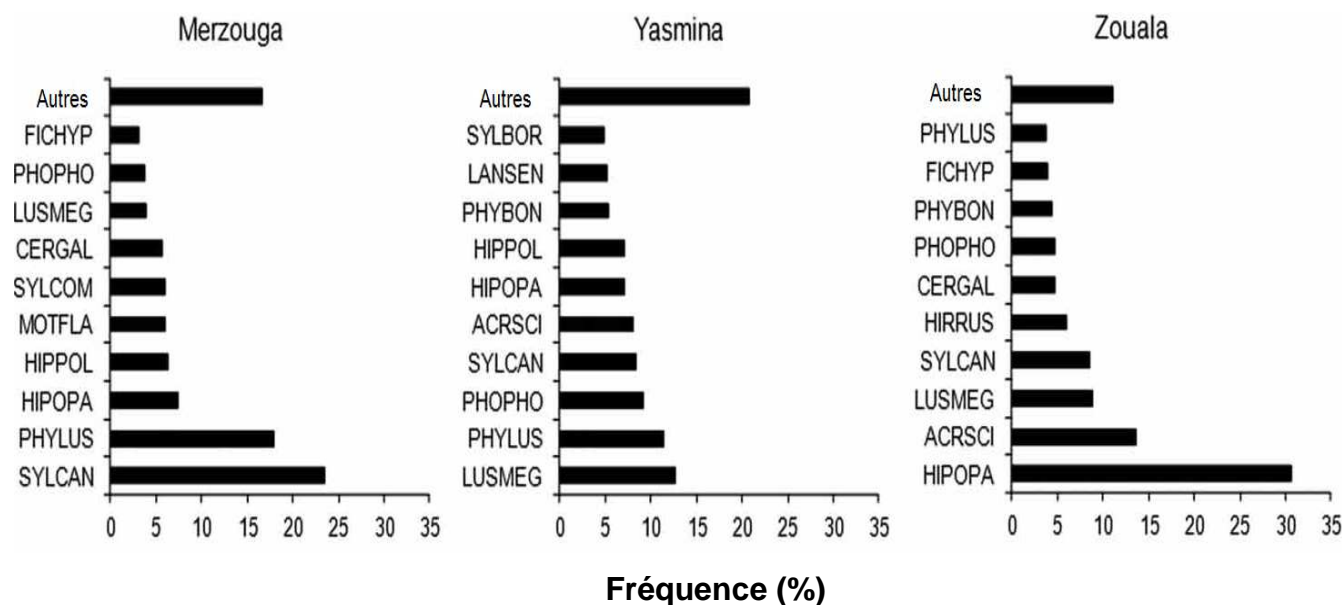


Figure 2. Distribution des fréquences des dix espèces de passereaux européen Afro-tropicaux capturées au niveau des trois oasis. Chaque individu est compté une seule fois.

2.2. Réserves énergétiques (*fuel load*) et distance de vol (*flight range*)

L'ANOVA des données de réserves énergétiques, avec sites et espèces comme facteurs, montre une interaction significative entre ces deux facteurs (Tab.3). Chez cinq espèces, la masse corporelle montre une différence entre les sites (Tab.4), avec des valeurs supérieures à Merzouga par rapport aux autres oasis (Fig.3).

Tableau 3. Résultats de l'ANOVA utilisée pour tester l'effet du site (oasis d'étude) et de l'espèce sur les réserves énergétiques. Données prises en considération : première capture des oiseaux (avant 10h00) avec masse corporelle et P3 mesurées.

Source de variance	SS	df	F	p
Site	0.29	2	19.8	<0.001
Espèces	0.95	7	18.6	<0.001
Site × Espèces	0.27	14	2.7	0.001
Erreur	4.35	594		

Tableau 4. Résultats de l'ANOVA utilisée pour tester les différences des réserves énergétiques à travers les sites d'étude.

Code sp.	Facteur	df	SS	F	p
ACRSCI	Site	2	0.02	1.6	0.202
	Erreur	68	0.56		
FICHYP	Site	2	0.19	4.9	0.013
	Erreur	37	0.71		
HIPOPA	Site	2	0.05	6.7	0.002
	Erreur	119	0.49		
HIPPOL	Site	2	0.01	1.4	0.248
	Erreur	55	0.25		
PHOPHO	Site	2	0.02	2.2	0.111
	Erreur	59	0.36		
PHYBON	Site	2	0.04	3.9	0.034
	Erreur	22	0.11		
PHYLUS	Site	2	0.09	6.5	0.002
	Erreur	109	0.77		
SYLCAN	Site	2	0.16	9.7	<0.001
	Erreur	125	1.07		

La moyenne du profit de vent le long de la période d'étude est de -0.46 ± 0.83 m/s, c.à.d. des vents contraires (de -6.02 m/s à 3.63 m/s), et donc la vitesse au sol est 9.54 (soit 34 km/h).

Les distances de vol chez les migrateurs capturés à Merzouga (le site d'échantillonnage le plus au sud) varient de 328 ± 86 km chez le pouillot de bonelli à 890 ± 140 km chez le gobemouche noir, tandis qu'à Zoula (le site d'échantillonnage le plus au Nord) elles varient de 54 ± 82 km chez le pouillot de bonelli à 530 ± 64 km chez l'hipolaïs polyglotte (Fig.4).

La majorité des migrateurs arrivant à la frontière nord du Sahara ont suffisamment de réserves pour atteindre la côte d'Afrique du Nord, et même plus loin à l'intérieur de la péninsule ibérique (Fig.3&4). Cependant, ils n'ont pas des réserves énergétiques suffisantes pour atteindre le nord de la péninsule ibérique et la côte nord de la Méditerranée (Fig.3&4). Les distances maximales de vol ont été obtenues à Merzouga chez six des espèces, alors que les distances minimales sont notées à Zouala chez huit espèces.

Les distances à partir de Merzouga (en ligne droite) sont :

- la côte sud de la Méditerranée : 460 km,
- côte sud d'Espagne : 630 km, et
- les frontières occidentales et orientales des Pyrénées : 1380 et 1410 km.

Les distances de vol en optant pour un vol intermittent étaient plus inférieures à celles calculées en suivant une stratégie de vol non interrompu (Fig.4).

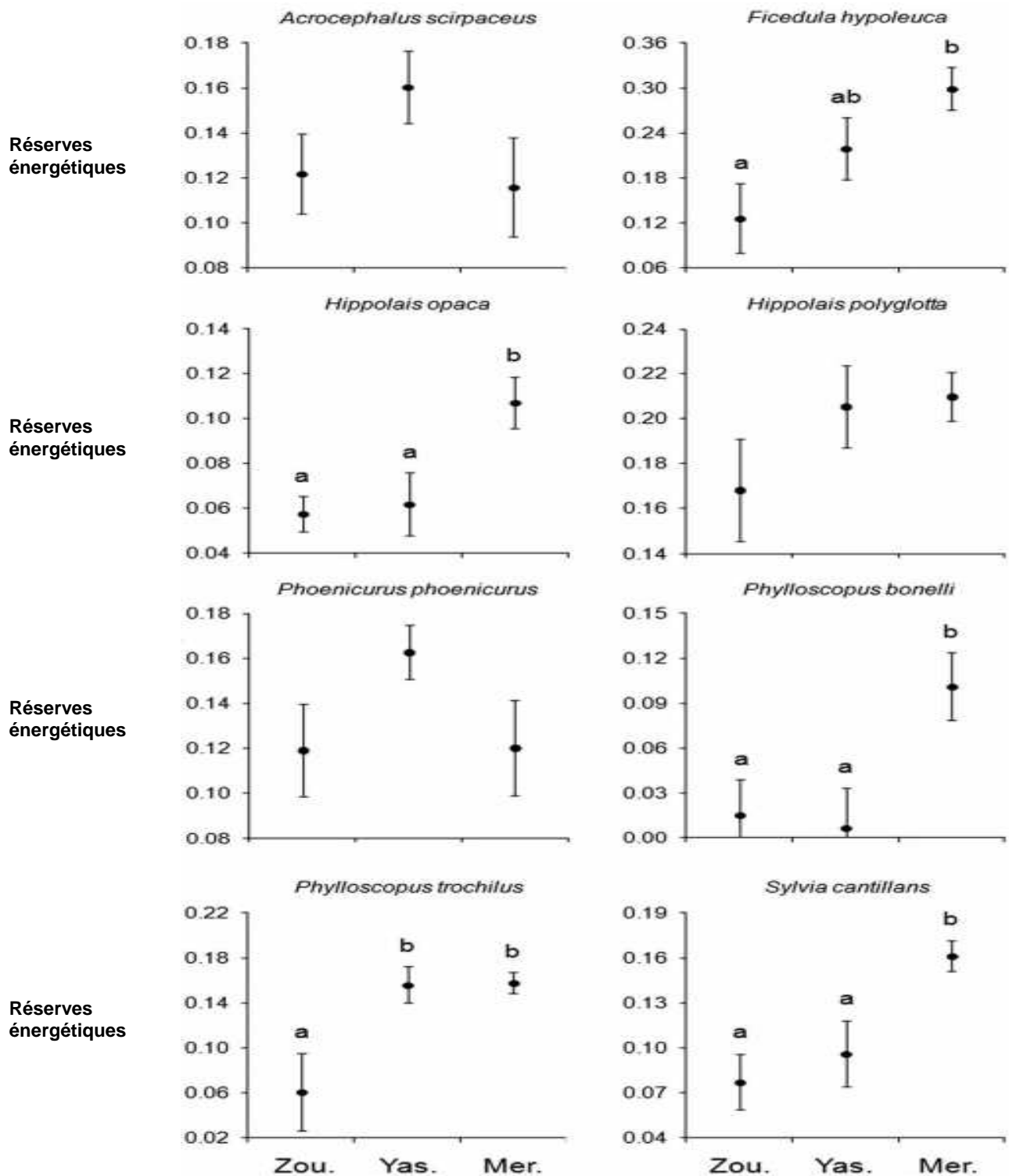


Figure 3. Réserves énergétiques moyenne ($\pm se$) des huit espèces migratrices capturées au niveau des trois oasis d'étude. Chez les espèces où des différences significatives entre les sites sont détectées (Tab.4) la même lettre rassemble les valeurs moyennes sans des différences significatives entre les sites.

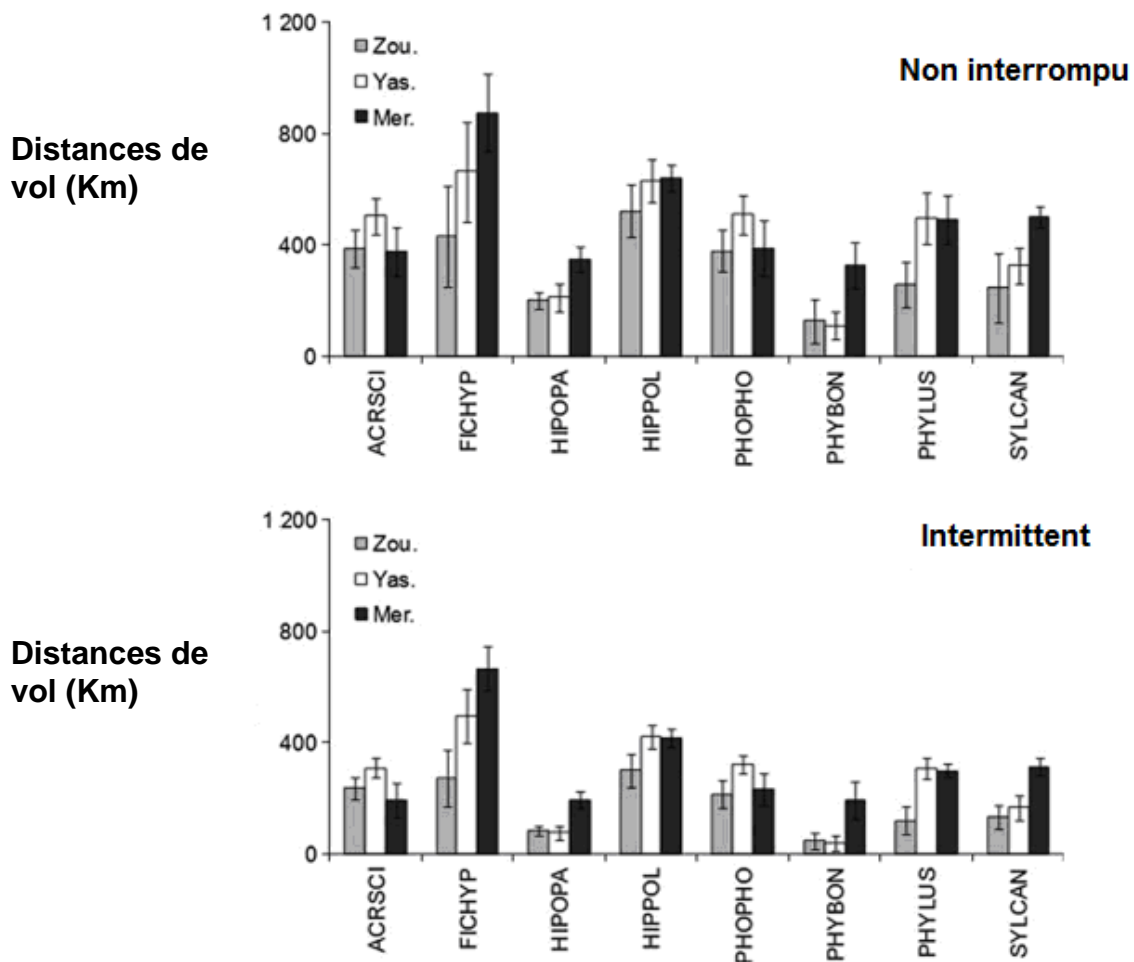


Figure 4. Distances de vol (flight range) suivant les deux stratégies de vol calculées chez les espèces migratrices capturées au niveau des trois oasis d'étude.

3. Discussion

Dans ce chapitre, nous avons étudié comment la structure de la communauté et les réserves énergétiques des passereaux européens afro-tropicaux, capturés en période de migration printanière au niveau d'Afrique du nord, diffèrent à travers des oasis, probablement, de qualité d'habitats différentes. Bien que la qualité d'habitat n'est spécifiquement pas testée (par exemple, la disponibilité des aliments, et les caractéristiques de la végétation, etc.), il existe des éléments clairs qui indiquent des différences de qualité entre nos oasis d'étude. En particulier, les deux oasis situés plus au sud (à proximité du désert) présentent moins de végétation (tamaris épars, avec pratiquement aucune végétation à Yasmina, et des tamaris secs avec une strate herbacée à Merzouga) par rapport à l'oasis situé plus au nord (Zouala). Ce dernier site se compose de luxuriantes palmeraies, ainsi que des arbres fruitiers, des prairies et des vergers. En outre, l'eau est une ressource abondante à Zouala, mais pas dans les oasis du sud qui étaient secs en 2011. Dans ce cas de figure, il est raisonnable de supposer que Zouala est beaucoup plus attractive, au moins en termes de ressources alimentaires.

La structure de la communauté varie entre les oasis, en étant plus homogène à Zouala qu'au niveau de Yasmina et Merzouga. Cette différence est principalement due au nombre proportionnellement plus élevé de capture d'hipolaïs obscure au niveau de Zouala, où les formations de tamaris constituent un habitat très similaire à celui de reproduction de l'espèce (Cramp 1992). Nous n'avons aucune preuve de la reproduction de l'hipolaïs obscure au niveau de Zouala, néanmoins, c'est une possibilité qui ne peut être entièrement écartée.

Même s'il y'avait des individus reproducteurs, le nombre d'oiseaux locaux serait marginal par rapport à celui des individus qui sont en migration vers les aires de reproduction plus au nord.

La fauvette passerinette, espèce méditerranéenne adaptée aux habitats arides (Shirihai *et al.* 2001), est relativement plus abondante au niveau de Merzouga, première oasis au nord de la frontière du Sahara, et l'un des plus secs. En conséquence, nos résultats appuient partiellement l'hypothèse selon laquelle les migrateurs ont tendance à atterrir et à stationner dans des habitats spécifiquement préférés (Bairlein 1986). Ainsi, ils auront un avantage sur les autres espèces qui ne sont pas aussi capables de s'alimenter dans un environnement sec (Jenni-Eiermann *et al.* 2011). Ainsi, un site peut être bon pour une espèce mais pas pour les autres.

Il a été signalé qu'on portant de grandes réserves énergétiques, les migrateurs semblent moins capturés au niveau du désert. En effet, ils restent inactifs toute la journée pour ensuite continuer leur vol la nuit suivante (Jenni-Eiermann *et al.* 2011).

Cinq espèces (gobemouche noir, hipolaïs obscure, pouillot de bonelli, pouillot fitis et fauvette passerinette) présentaient des réserves énergétiques qui diffèrent à travers les oasis d'échantillonnage. Chez toutes ces espèces, les migrateurs capturés à Merzouga avaient des réserves supérieures à celles enregistrées au niveau de Zouala. Ce fait est aussi illustré chez deux espèces à Yasmina (gobemouche noir et pouillot fitis). Pour les espèces adaptées à la végétation mésophile, le site de Zouala peut être considéré comme un site d'halte plus favorable par rapport aux oasis arides de Yasmina et de Merzouga. Si cela est vrai, nos données devaient montrer que pour les oiseaux mésophiles, cet habitat a été principalement utilisé par des migrateurs portant de faibles réserves d'énergie (certainement le gobemouche noir, le pouillot fitis, et probablement aussi la rousserolle effarvate, l'hipolaïs polyglotte et le rougequeue à front blanc, toutefois dans ces derniers cas, les réserves ne différaient pas entre les sites). Ceci est en accord avec l'idée que les oiseaux légers (lean birds), qui ont besoin de se réalimenter, ont tendance à stationner au niveau des habitats spécifiquement appropriés. Les oiseaux ayant des réserves plus élevées n'auront probablement pas besoin de se réapprovisionner, et ont donc plus de chances de stationner à n'importe quel site avec une bonne couverture, puisqu'ils ont seulement besoin de se reposer, d'éviter la chaleur et/ou la prédation, avant de poursuivre leur migration la nuit suivante (Biebach 1990). Cependant, ce raisonnement n'est pas valable pour les espèces adaptées à la végétation xérophile, comme la fauvette passerinette. Cette espèce est connue d'accumuler l'énergie au niveau de l'Afrique du

Nord (Gargallo *et al.* 2011), et présentait des réserves énergétiques plus élevées dans les oasis composée d'habitat plus favorable à l'espèce.

Nos données suggèrent également que les migrateurs qui stationnent dans les sites situés près de la frontière du désert ne sont pas seulement des oiseaux incapables de continuer leur migration (fall-outs). Au contraire, il s'agit aussi de migrateurs qui décident activement d'atterrir sur ces sites, en fonction de leurs réserves, de leurs exigences spécifiques vis-à-vis d'habitat, et des stratégies migratoires (Salewski *et al.* 2010a). Cela contraste avec ce qui a été observé dans les îles de la Méditerranée occidentale, où les oiseaux légers étaient proportionnellement plus nombreux au niveau des sites d'escale de faible qualité (Gargallo *et al.* 2011). Cette différence peut être expliquée par le fait que les migrateurs qui passent à travers l'Afrique du Nord ont, nécessairement, un nombre de sites d'halte à leur disposition, ce qui n'est pas le cas dans la Méditerranée, où les oiseaux en mauvais état n'ont sans doute pas d'autre choix que d'atterrir au premier sites disponibles au cours de la traversée de la mer, indépendamment de la qualité de l'habitat.

De longues distances de vol étaient, majoritairement, enregistrées à Merzouga. Chez certaines espèces, spécialement l'hipolais obscur et le pouillot de bonelli, les réserves n'étaient pas suffisamment élevées pour atteindre les côtes d'Afrique du Nord. Par contre, chez les autres espèces, la quantité des réserves stockées était suffisante pour arriver à la péninsule ibérique, bien qu'un supplément d'énergie soit nécessaire pour arriver directement aux aires de reproduction en Europe du Nord. Ainsi, les migrateurs capturés au sud-est du Maroc ont besoin de se réapprovisionner soit en péninsule Ibérique (Europe du Sud) ou au nord d'Afrique pour arriver à leurs zones de reproduction en Europe du Nord (pour des résultats similaires, voir Maggini & Bairlein 2011). Ce résultat suggère que l'hypothèse annonçant que les migrateurs qui traversent la Méditerranée ne se ravitaillent pas en Afrique du Nord (Pilastro & Spina 1997) ne peut pas être générale. Ainsi, l'Afrique du Nord est susceptible d'être utilisée comme une zone cible de reconstitution de réserves pour de nombreux passereaux, comme a été suggéré par des études récentes (Gargallo *et al.* 2011).

Les réserves énergétiques ont été uniquement calculées pour la première capture réalisée pendant une période de 4 h à partir de l'aube. Cela a été fait dans le but d'estimer les réserves d'énergie des migrateurs à l'arrivée aussi précisément que possible (afin d'éviter son estimation en cas de gain de masse au cours de la journée). Dans cette approche, cependant, il y'a encore quelques biais qui doivent être considérés. En particulier, un oiseau capturé la première fois à un site d'escale est susceptible d'être déjà installé dans ce site pendant quelques jours avant (Schaub *et al.* 2001), alors dans ce cas les réserves ne seraient probablement pas les mêmes que celles d'arrivée (surtout s'il y'avait une accumulation de graisse). Ceci est particulièrement applicable aux grands sites d'haltes où la probabilité de capturer un oiseau, même s'il est présent, est généralement faible (Schaub *et al.* 2001, Arizaga *et al.* 2008). Dans notre cas, cela était particulièrement vrai pour Zouala, et dans une moindre mesure pour Merzouga, mais pas pour Yasmina.

Ainsi, les réserves énergétiques d'arrivée pourraient être surestimées pour Zouala et dans une moindre mesure pour Merzouga, comparativement à Yasmina.

*Chapitre VIII. Identification, phénologie,
biométrie, et stationnement de l’Hypolaïs
obscur *Hippolaïs opaca* et de l’Hypolaïs du
Sahara *Hippolaïs pallida reseiri* au sud-est
du Maroc*



Chapitre VIII. Identification, phénologie, biométrie, et stationnement de l'hipolais obscure *Hippolais opaca* et de l'hipolais du Sahara *Hippolais pallida reseiri* au sud-est du Maroc

Introduction

A cause des problèmes d'identification sur terrain de l'hipolais obscure *Hippolais opaca*, espèce nouvellement séparée, et l'hipolais du Sahara, *Hippolais pallida reseiri*, la phénologie de migration, les routes de passage, et les aires d'hivernages de ses deux espèces restent des sujets d'études insuffisamment traités (Salewski & Herremans 2006). D'après des études antérieures, l'*Hippolais opaca* se reproduit dans la péninsule ibérique et le nord-ouest d'Afrique, du sud-ouest du Maroc à la Tunisie (Cramp 1992, Svensson 2001b, Parkin *et al.* 2004), et migre de mi-juillet à octobre vers leurs aires d'hivernage subsahariennes, qui s'étendent du Sénégal au nord du Cameroun (Urban *et al.* 1997, Svensson 2001b, Thévenot *et al.* 2003), pour ensuite retourner entre fin mars et mai. En revanche, les informations sur la sous espèce nord africaine de l'hipolais du Sahara, *Hippolais pallida reseiri*, sont rares. En effet, et jusqu'à ces dernières années, sa reproduction a seulement été confirmée en Algérie (Isenmann & Moali 2000) mais, à présent un travail de Parkin *et al.* (2004) a indiqué une distribution élargie de l'espèce, du Maroc à la Lybie, avec de récentes observations de reproduction confirmées pour le Maroc (Dally 2003, Bergier & Thévenot 2006) et la Tunisie (Jiguet 2003). Quand à elle, l'extension précise des aires d'hivernage restent peu connues en raison de sa confusion avec les autres sous espèces d'*Hippolais pallida* (Svensson 2001b).

Au Maroc, l'*H. opaca* présente un statut de reproducteur migrateur au nord et migrateur de passage variable au sud (commun ou rare), et sa reproduction semble bien distribuée du Rif, moyen et anti Atlas, Dadés-Draa, jusqu'au Tafilalet où il semble se reproduire entre la vallée de Ziz et Merzouga (Thévenot *et al.* 2003).

L'*H. pallida reseiri* a été aussi reconnue comme reproducteur migrateur à Figuig et probablement aussi dans les zones désertiques plus à l'ouest, mais sa présence au Maroc reste peu documentée (Thévenot *et al.* 2003). Néanmoins, des observations récentes de l'espèce ont été notées dans la zone couvrant Figuig, la vallée de Dadés-Draa près d'Ouarzazate, et spécialement entre Erfoud et Merzouga (Dally 2003, Delapré *et al.* 2005), ce qui suggère que cette espèce ne peut de loin être considérée comme rare dans le désert marocain.

Ainsi, les deux espèces se présentent en sympatrie, au moins temporairement, dans le sud-est marocain (Salewski *et al.* 2009b), ce qui nécessite plus de travaux pour établir les limites de distribution et les chevauchements possibles.

Entre 2009 et 2011, et lors des campagnes de baguages printaniers menées au niveau de l'oasis de Yasmina, ces deux espèces ont été aussi baguées et capturées régulièrement dans le site, avec de bons effectifs.

Le but de ce chapitre est de décrire, pour la première fois au Maroc, les paramètres biométriques, la phénologie, l'état corporel d'arrivée, et la durée de stationnement de ces deux espèces au sud-est du Maroc au cours de la migration pré-nuptiale.

1. Analyses statistiques

1.1. Phénologie

Du fait de la variation interannuelle des périodes de baguage, les calculs ont été faits en se basant sur le nombre des individus capturés en relation avec le total du nombre des jours opérationnels en chaque pentade. Ensuite, le total des captures à chaque pentade (toutes les années combinées) a été divisé par le total des jours de baguage à chaque pentade. Les résultats sont ensuite convertis en pourcentage de capture pour chaque pentade en relation avec le total (Gargallo *et al.* 2011).

1.2. Réserves énergétiques (*fuel load*)

Ce paramètre a été calculé selon l'équation suivante : $f = (m - m_0) / m_0$

Avec, m est la masse corporelle à l'arrivée et m_0 la masse corporelle structurale. Suivant Salewski *et al.* (2009a), nous avons appliqué le concept de masse structurale en se référant aux oiseaux sans réserves énergétiques (c.-à-d. oiseaux avec à la fois des indices de graisse et de muscle nuls). Néanmoins, ces individus faisaient largement défaut dans nos échantillons, ce qui empêchait l'utilisation du modèle linéaire général décrit par Salewski *et al.* (2009a).

Au lieu de cela, nous avons utilisé un modèle de régression linéaire multiple où la masse corporelle a été défini comme variable dépendante et, la longueur de la troisième primaire (pour corriger la taille), l'indice de muscle, et l'indice de graisse et son carré (pour tenir compte de la non linéarité) ont été pris comme variables indépendantes. Le carré de l'indice de muscle n'a pas été utilisé parce qu'une analyse préliminaire a indiquée que le faible nombre de classes disponibles (seulement trois) donne des résultats erronés. Une fonction de régression de la masse corporelle de tous les individus sur la longueur de la troisième primaire a été utilisée pour calculer la masse corporelle structurale spécifique.

1.3. Durée de stationnement

La durée de stationnement a été analysée à partir des données de capture-recapture en utilisant le logiciel Mark 5.1 (White & Burnham 1999), et en adoptant l'approche de Schaub *et al.* (2001). Cette méthode permet l'estimation simultanée de la probabilité de survie ϕ_i et la probabilité de recapture p_i . Le modèle pris en compte est celui avec les deux probabilités constantes dans le temps (voir méthode chapitre 5).

1.4. Gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

Nous avons eu recours, pour le calcul du gain journalier de masse, à l'utilisation de la régression linéaire multiple en prenant comme variable dépendante la différence de masse entre la dernière et la première capture, et comme variables indépendantes la différence en jours et en heures, entre ces deux événements de capture. Le modèle a été créé pour avoir un point d'intersection zéro, puisque la différence de masse corporelle est égal à zéro s'il n'y a pas de différence de temps entre les deux captures (Schaub & Jenni

2000b). Ainsi, Le gain journalier de masse (pente de la variation du poids en fonction de la variation des jours) exprime le pourcentage moyen de changement de la masse corporelle structurelle par jour.

Seule la dernière capture de tous les oiseaux recapturés après au moins un jour de la capture initiale ont été inclus dans cette analyse.

2. Résultats

Au cours des trois printemps d'étude, un total de 221 *H. opaca* et 227 *H. pallida reseiri* ont été capturés et bagués au niveau de l'oasis de Yasmina.

2.1. Identification

L'identification des espèces étudiées dans ce travail repose sur quatre critères basiques décrits par Svensson (2001b) :

- b. **Bec** : la taille et la forme du bec est un important critère d'identification utilisé sur le terrain (Van den Berg 2005). Ainsi, et d'une part, le bec de l'*H. p. reseiri* est nettement plus court et plus mince (longueur de 14.4 à 16.1 mm, et largeur de 3.7 à 4.6 mm) par rapport à celui de l'*H. opaca* qui est beaucoup plus long et plus large avec un aspect fort et « gonflé » (longueur de 16.4 à 18.9 mm, et largeur de 4.6 au 5.5 mm). D'autre part, et vu de dessus, l'extrémité du bec de l'*H. pallida reseiri* a des côtés rectilignes et légèrement concaves, tandis que l'*H. opaca* les a convexes ou rarement rectilignes mais, jamais concaves (Photo 1).

Le bec court et la tête peu arrondit donne à l'*H. p. reseiri* un aspect ressemblant légèrement à celui des Pouillots (Genre : *Phylloscopus*).



Photo 1. Utilisation du bec pour l'identification de l'*H. opaca* (à droite) et l'*H. pallida reseiri* (à gauche)

- c. **Plume** : pour l'*H. p. reseiri*, les tertiaires et les secondaires présentent des bords blanchâtres pâles qui forment une sorte de panneau alaire pâle très visible, par contre, l'*H. opaca* présente des bords plus marron et le panneau alaire est absent ou moins marqué.

En outre, les parties supérieures de l'*H. p. reseiri* sont de couleur plus brun pâle que l'*H. opaca* et le corps présente une teinte ocre plus marquée (Photo 2).



Photo 2. Différence de l'aspect des plumes entre l'*H. opaca* (à droite) et l'*H. pallida reseiri* (à gauche)

- d. **Queue** : La queue du *reseiri* présente une pointe très blanche, en particulier sur la frange externe de la huitième rémige R8. Cependant, pour l'*opaca* le blanc est moins marqué et moins définie, surtout plus limité à la rectrice la plus externe, et la longueur de la queue est proportionnellement un peu plus longue que celle des *H. pallida*, avec des côtés légèrement arrondis.

De plus, et à l'inverse du mouvement répété de la queue observé chez l'*H. p. reseiri*, d'une position horizontale vers le bas et en arrière du bas-haut, la queue chez l'*H. opaca* est toujours maintenue fixe indépendamment du comportement de l'oiseau (Parkin *et al.* 2004, Jiguet 2005, Ottoson *et al.* 2005, et Salewski *et al.* 2009b ; Photo 3).



Photo 3. Différence des motifs de la queue entre l'*H. opaca* (à droite) et l'*H. pallida reseiri* (à gauche)

e. **Chant** : les chants des deux espèces sont nettement différents (Salewski *et al.* 2009b). Ainsi, alors que le chant de l'*opaca* est sous forme d'une séquence prolongée de notes individuelles sans une structure de base claire, le chant du *reseiri* est formé de motifs d'environ deux à trois secondes qui se répètent momentanément. Le *reseiri* change également la fréquence du chant de façon cyclique, tandis que celui de l'*opaca* est beaucoup plus constant. Généralement le chant du *reseiri* comprend aussi une double note « duit-dit » (avec changement clair du ton) qui n'existe pas dans le chant de l'*opaca*.

2.2. Phénologie

En comparant la phénologie des deux espèces d'hipolaïs, on constate que le passage des deux espèces au niveau de l'oasis de Yasmina débute à la même période, à partir de la deuxième moitié du mois de mars, mais en signalant un aspect général plus continu avec une progression des pourcentages des captures pour l'*H. p. reseiri*, et un passage plus réduit dans le temps pour l'*H. opaca* (Fig.1).

Reste à noter qu'en cette période de mars, les pourcentages de capture de l'*H. p. reseiri* dépassent ceux de l'*H. opaca*.

Ainsi, pour les trois années d'étude, les captures de l'*H. opaca* restent réduites et irrégulières jusqu'à la deuxième décade du mois d'avril où elles culminent largement vers la moitié du mois, et chutent après à partir du début du mois de mai. Pour l'*H. p. reseiri*, le passage augmente progressivement dès la deuxième décade du mois de mars pour ensuite atteindre leurs maximums durant tout le mois d'avril, et au contraire de l'*opaca*, le passage des individus du *reseiri* s'étend jusqu'à la fin des saisons de baguage au mois de mai.

Les dates médianes de passage coïncident chez les deux espèces avec la fin de la 22^{ème} pentades, avec une différence de seulement un jour ; le 19 avril chez l'*H. opaca* et le 20 avril chez l'*H. p. reseiri*.

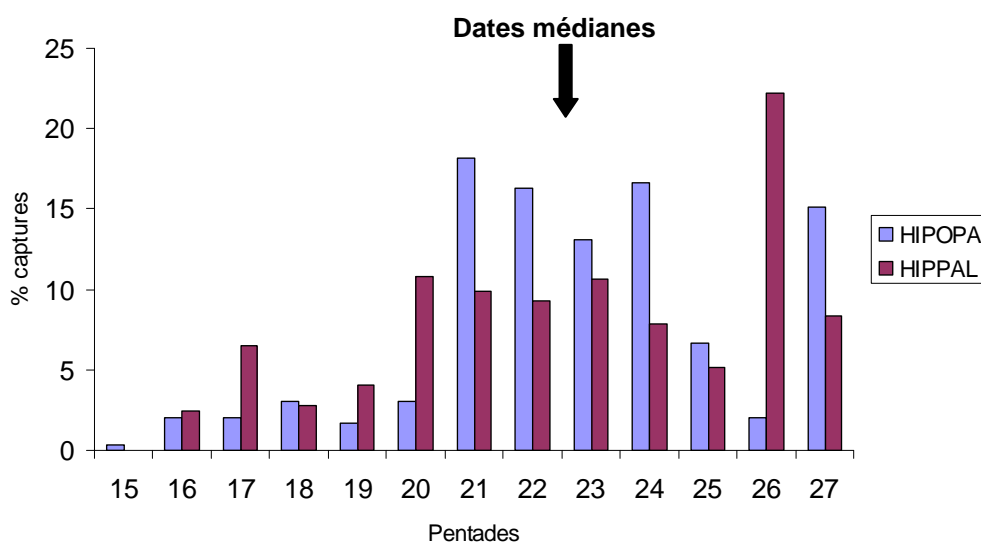


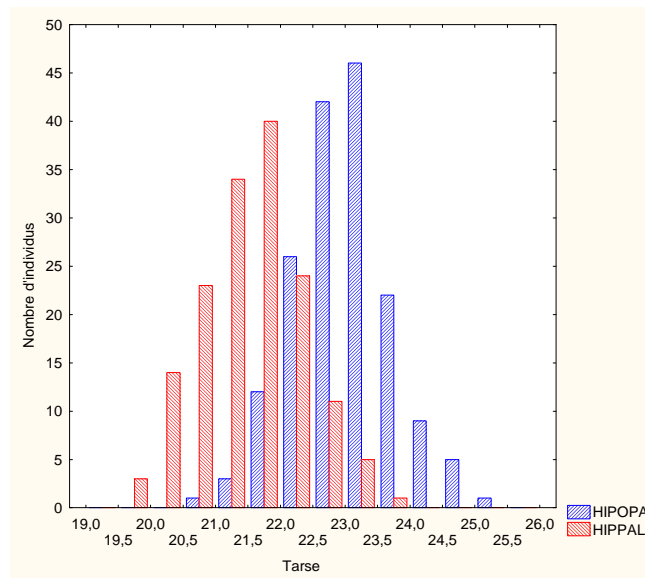
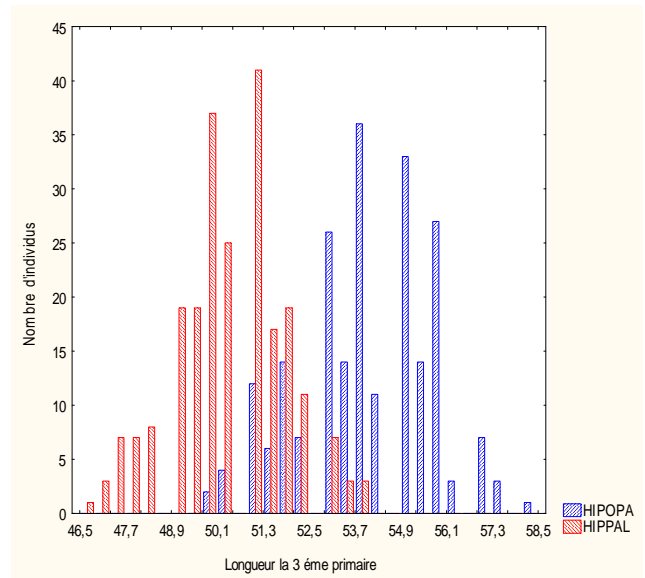
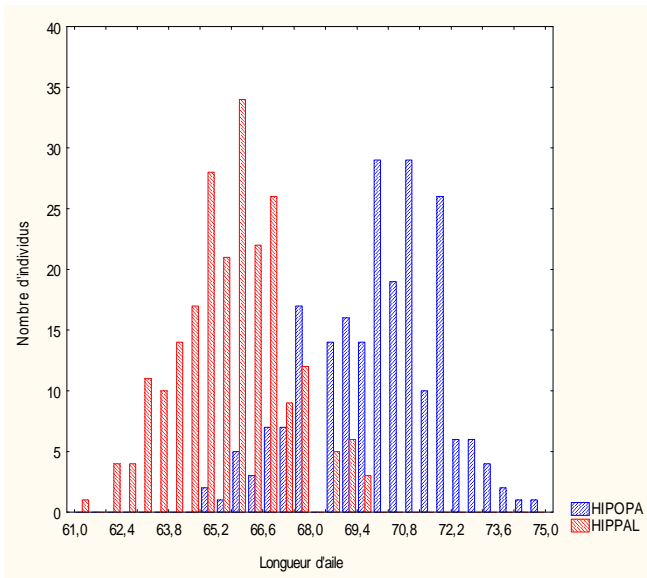
Figure 1. Phénologie de l'hipolais obscure et de l'hipolais du Sahara durant trois printemps (2009-2011) au niveau de l'oasis de Yasmina.

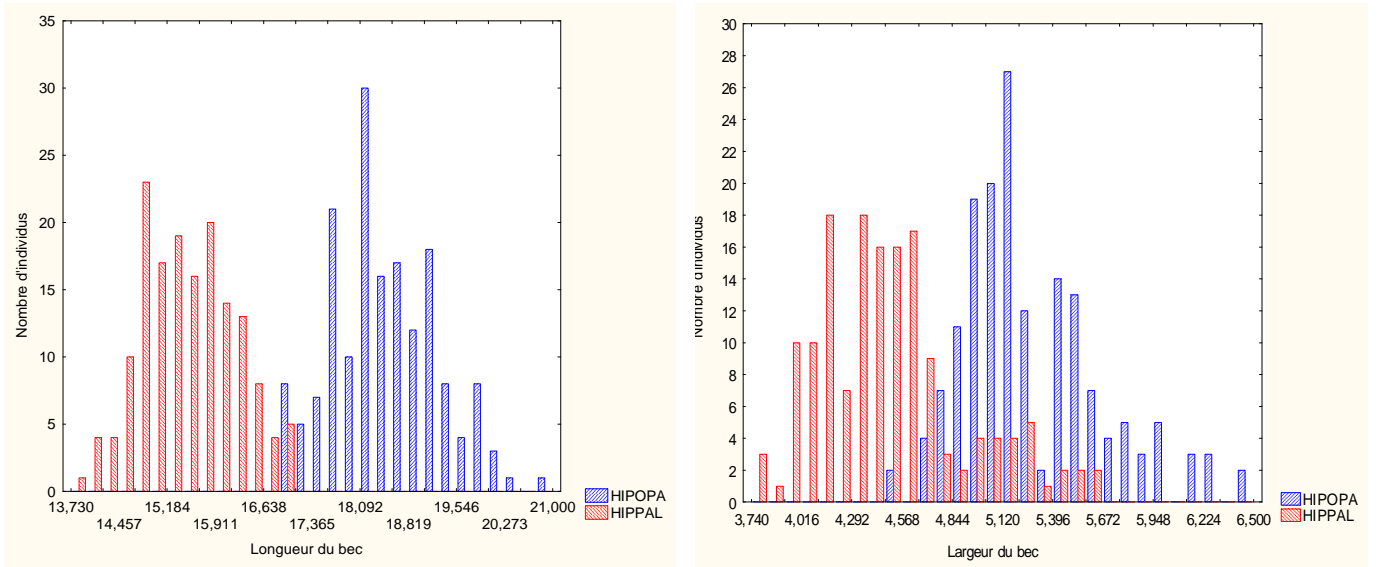
2.3. Biométrie

Les données biométriques (aile, P3, bec, et tarse) sont combinées pour les deux espèces d'étude sous forme d'histogrammes de distribution (Histogramme 1, 2, 3, 4 &5).

La comparaison des paramètres biométriques des deux espèces d'*Hippolais* montre une séparation entre les valeurs enregistrées pour les deux espèces avec des légers chevauchements, sauf pour le tarse. Par ailleurs, ses chevauchements restent minimales en ce qui est des données du bec, ce qui confirme sa considération comme étant le meilleur critère d'identification et de séparation entre les deux espèces.

La comparaison de la variation des valeurs de la longueur et de la largeur du bec (Fig.1) montre que les deux espèces sont mieux identifiées par la longueur du bec que par sa largeur, puisque les nuages des valeurs de ce paramètre sont bien séparés. Ceci est aussi valide en comparant les nuages d'individus pour la longueur du bec et l'aile (Fig. 2)





Histogrammes 1. 2. 3. 4. & 5. Distribution des paramètres biométriques des deux espèces d'hipolais capturés lors des printemps 2009, 2010 et 2011 au niveau de l'oasis de Yasmina.

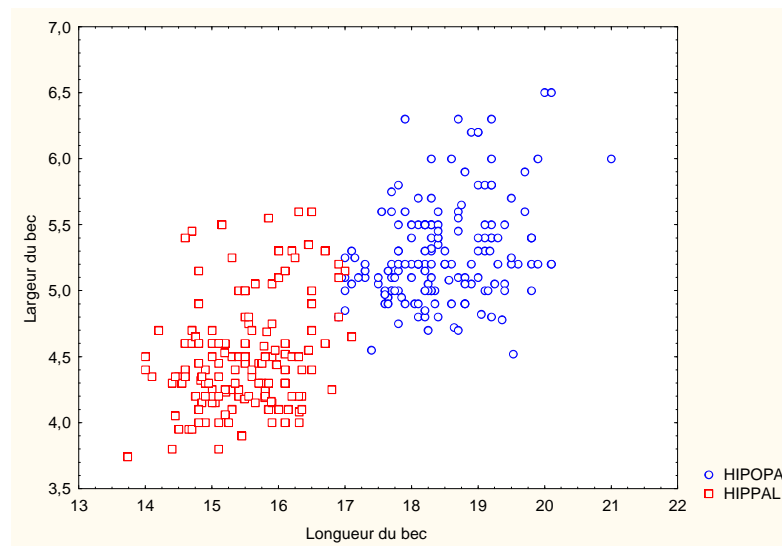


Figure 2. Nuages de dispersion des individus des deux espèces d'hipolais par rapport aux valeurs de longueur et largeur du bec

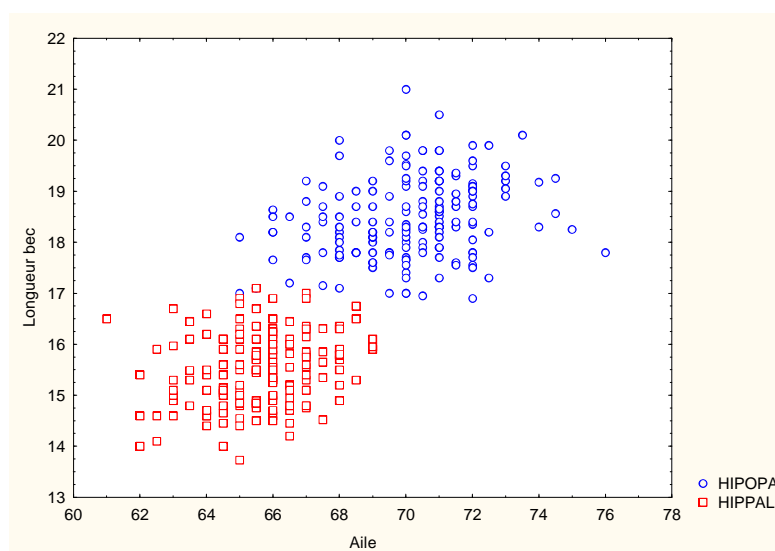


Figure 3. Nuages de dispersion des individus des deux espèces d’hipolais par rapport aux valeurs de longueur du bec et de l’aile.

2.4. Condition corporelle d’arrivée

A leurs arrivées au niveau de l’oasis d’étude, les deux espèces présentent un bon état corporel, avec une condition bien meilleure chez les *H.opaca* par rapport à celle des *H.p. reseiri*, ceci est bien mis en évidence par les résultats d’ANOVA sur la comparaison des valeurs moyennes de masse corporelle, d’indices de graisse et des réserves énergétiques (Tab.1, Fig.4, 5 &6). Ainsi, et à part un léger chevauchement des indices moyens de graisse, de masse et des réserves chez les individus de l’*H.opaca* dépassent largement celles des individus de l’*H. p. reseiri*.

Tableau 1. Comparaison des moyennes, $\pm se$, de la masse corporelle, de l’indice de graisse et des réserves énergétiques chez les deux espèces d’étude.

Espèce	Masse corporelle (g)	Indice de graisse	Réserves énergétiques (%)
HIPOPA	10.9 \pm 0.1	2.5 \pm 0.1	12.5 \pm 0.7
HIPPAL	9.5 \pm 0.1	2.3 \pm 0.1	8.1 \pm 0.6

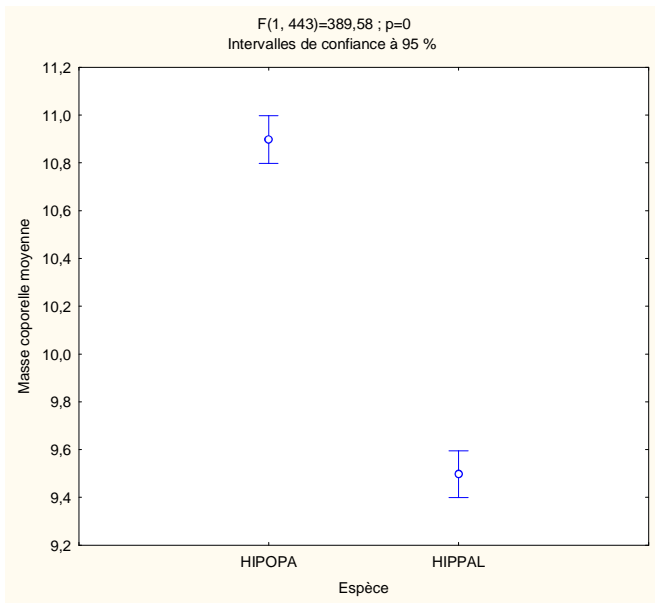


Figure 4. Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) de la masse coporelle moyenne chez l'*H. opaca* et l'*H. p. reseiri*.

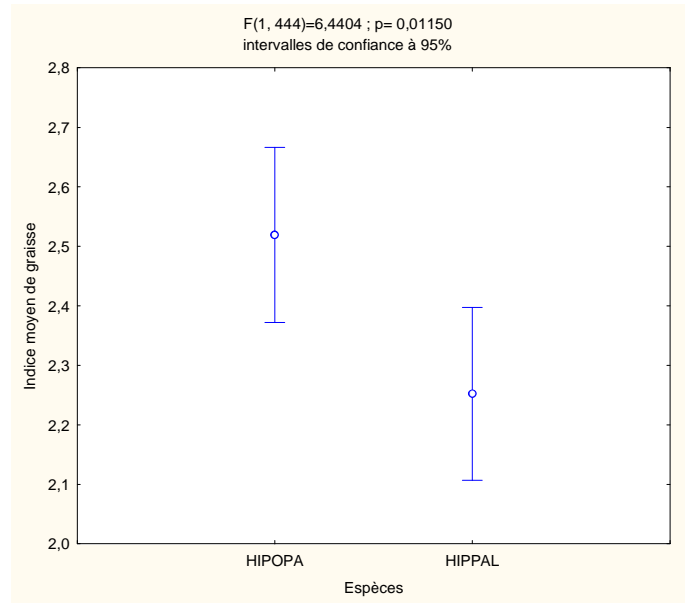


Figure 5. Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) de l'indice moyen de graisse chez l'*H. opaca* et l'*H. p. reseiri*.

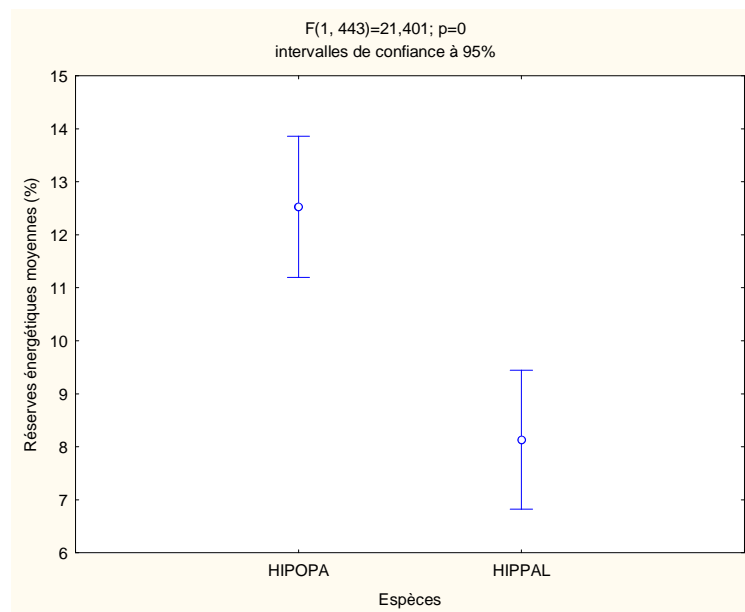


Figure 6. Résultats de l'analyse de variance (ANOVA) des réserves énergétiques moyennes chez l'*H. opaca* et l'*H. p. reseiri*

2.5. Durée de stationnement et gain journalier de masse (*fuel deposition rate*)

De part l'analyse des données de recapture des deux espèces d'hipolais au niveau de l'oasis de Yasmina au cours des trois années d'étude, nous avons pu mettre en évidence une différence interspécifique du comportement de stationnement chez ces deux hipolais.

En effet, d'une part, l'hipolais obscure montre une tendance à rester plus de jours à Yasmina et enregistre une durée moyenne de stationnement évaluée à 3.65 jours, alors que l'hipolais du Sahara séjourne moins au niveau de la station avec une durée moyenne de 2.27 jours. D'autre part, l'*H. opaca* semble bien utiliser les ressources localement disponibles au niveau de l'oasis et ainsi tiré avantage de son stationnement, ceci étant bien prouvé par le gain journalier de masse enregistré chez l'espèce et estimé à 1.52% (erreur standard 0.24, $p < 0.01$) par rapport au taux de 0.79% (erreur standard 0.26, $p < 0.01$) enregistré chez l'*H. pallida reseiri* (Tab.2&3). Cette différence est statistiquement bien significative (t-test $p < 0.05$).

Ainsi, en multipliant ces deux paramètres pour chaque espèce, on trouve qu'au cours d'un stationnement moyen l'*H. opaca* gagne 5.5% de graisse de sa masse, soit plus que le triple du chiffre réalisé par l'*H. p. reseiri*, qui n'accumule que 1.8%.

Tableau 2. Résumé du résultat de l'analyse statistique par régression des données sur le gain journalier de masse lors de trois périodes de migration prénuptiale de l'hipolais obscure au niveau de l'oasis de Yasmina.

R= 0.71780204, R ² = 0.51523977, Adjusted R ² = 0.50434629, F _(2,89) =47.298						
	Beta	Err. Std. de Beta	B	Err. Std. de B	t ₍₈₉₎	p-level
Jours	0.527632	0.083540	1.522933	0.241125	6.315938	0
Différence heures	0.298637	0.083540	0.649712	0.181749	3.574782	0.000569

Tableau 3. Résumé du résultat de l'analyse statistique par régression des données sur le gain journalier de masse lors de trois périodes de migration prénuptiale de l'hipolais du Sahara au niveau de l'oasis de Yasmina.

R= 0.66957248, R ² = 0.4483273, Adjusted R ² = 0.42434153, F _(2,46) =18.691						
	Beta	Er. Std. de Beta	B	Er. Std. de B	t ₍₄₆₎	p-level
Jours	0.363686	0.121119	0.793470	0.264251	3.002710	0.004316
Différence heures	0.427905	0.121119	0.545581	0.154428	3.532921	0.000948

3. Discussion

Nos résultats sur la phénologie de l'*H. opaca* et *pallida reseiri*, décrite pour la première fois au Maroc, confirme bien la présence de ces deux espèces à Tafilalet, spécialement dans la région de Merzouga, laquelle débute dès la moitié de mars pour les deux espèces, avec presque les mêmes dates médianes de passage.

En se référant à Svensson (2001b), les premiers arrivés printaniers de l'*H.opaca* à leurs aires de reproduction nord africains commencent dès fin mars et se poursuivent au début d'avril, et n'arrivent aux sites européens de reproduction qu'en fin d'avril début mai, ce qui explique la diminution des captures observée au niveau de notre oasis au début de mai. Ces résultats suggèrent que l'espèce migre à travers la zone d'étude en vue d'atteindre des aires de reproduction plus au nord (Salewski *et al.* 2009b), ou des oasis plus appropriées. En effet, l'*H. opaca* montre une préférence pour les sites avec une végétation dense (Thévenot *et al.* 2003), ceci a été bien démontré par les observations faites par Salewski *et al.* (2009b) dans la région d'Erfoud-Merzouga, révélant une présence de l'espèce surtout au niveau des oasis avec une végétation dense, principalement de tamarix.

Pour l'*H. p. reseiri*, nos résultats de phénologie coïncident parfaitement avec la période d'arrivée au Maroc énoncée par Cramp (1992). Néanmoins, à l'inverse de l'autre espèce, l'*H. p. reseiri*, de part ses préférences vis-à-vis d'habitat (Thévenot *et al.* 2003), et son adaptation aux oasis, il semble qu'une partie de ses individus utilisent l'oasis de Yasmina comme site de reproduction. En effet, la reproduction de l'*H. p. reseiri* a été prouvée dans les oasis maghrébines (Ottoson *et al.* 2005a).

L'analyse des paramètres biométriques montre certains chevauchements chez quelques individus des deux espèces, ceci ne se produit pas pour la distribution de la longueur du bec ce qui confirme son utilisation par les bagueurs comme le meilleur critère de séparation de ces deux espèces. Le reste des paramètres sont aussi efficaces en les conjointant avec l'aspect et la forme du bec.

Les deux espèces, en mettant à part les différences interspécifiques relevées, arrivent au niveau de l'oasis de Yasmina avec une bonne condition corporelle, et la différence d'attitude vis-à-vis de l'utilisation de l'oasis pourrait bien expliquer les différences interspécifiques soulignées dans nos résultats sur l'état corporel à l'arrivée et les paramètres de stationnement.

En effet, d'un côté, étant reconnue comme reproducteur commun dans le Tafilalet, l'*H. p. reseiri* peut bénéficier de ses réserves énergétiques pour s'en servir durant les premiers jours au niveau de l'aire de reproduction, qui sont généralement critiques pour la recherche et l'occupation d'un territoire. Ce supplément de réserves permet ainsi aux oiseaux de consacrer plus de temps pour développer un comportement territorial que pour l'alimentation. Effectivement, un mâle reproducteur arrivant avec un gramme de graisse de plus aura environ 38 kJ d'énergie, et en sachant que l'énergie journalière dépensée par un oiseau reproducteur de 8.5 g est de l'ordre de 50 kJ/jour (Weathers & Sullivan 1989), un stock de réserve de 38 kJ pourrait permettre à un mâle nouvellement arrivé de réduire de 20% son temps alloué à l'alimentation (Fransson & Jakobsson 1998).

Donc, au total, un passereau migrateur arrivant à son aire de reproduction avec une énergie supplémentaire peut bénéficier d'un certain nombre d'avantages, y compris une performance de reproduction améliorée, détente de la contrainte de temps, et une assurance contre les conditions défavorables (Sandberg & Moore 1996).

D'autre côté, l'*H. opaca*, par rapport à l'*H. p. reseiri*, arrive dans notre site avec une bien meilleure condition physique, avec une assez bonne masse corporelle et d'assez bonnes réserves énergétiques, et stationne et accumule plus que le triple des réserves de l'*H. p. reseiri* au cours d'un séjour moyen à Yasmina. Ces réserves peuvent être considérées comme une assurance pour faire face à d'éventuelles conditions d'alimentation inappropriées pouvant être rencontrées au niveau des sites de stationnement lors de la migration (Fransson & Jakobsson 1998), surtout que l'*H. opaca* est un migrateur de longue distance pour qui, il reste des centaines de kilomètres à parcourir avant d'atteindre sa destination finale au niveau des aires de reproductions situées plus au nord du Maroc et en Espagne.

Des études supplémentaires restent à faire pour savoir si le Tafilalet représente seulement une région de passage pour l'*H. opaca* ou bien confirmer son utilisation par des individus comme site de reproduction.

Conclusions générales



Conclusions générales

Le présent travail s'est axé sur l'un des principaux volets de la migration pré et postnuptiale des passereaux transsahariens, à savoir l'écologie des haltes migratoires, étudiée chez un nombre d'espèces rencontrées au niveau des oasis du Tafilalet.

Au cours de ces deux périodes de migration, nous avons pu révéler l'importante utilisation de l'une de cet ensemble d'oasis, l'oasis de Yasmina située à la frontière nord du désert du Sahara, par une variété d'espèces migratrices. Ainsi, malgré sa petite taille et la pauvreté de son couvert végétal limité à certaines arbres de tamaris, et à côté des espèces typiques des régions désertiques, il s'avère que ce site est largement utilisé comme site d'halte par les passereaux transsahariens au cours de leurs routes vers les aires européennes de reproduction au printemps, ou vers les aires d'hivernage subsahariennes en automne. En s'intéressant à la condition physique de ces oiseaux à leurs arrivées dans le site, nous avons pu ressortir certaines constatations. En effet, au cours de la migration pré-nuptiale, l'évaluation des réserves énergétiques et des distances de vol chez les principales espèces transsahariennes capturées indiquent que pour la majorité des espèces, la plupart des oiseaux arrivent à Yasmina avec des réserves suffisantes pour poursuivre la migration et atteindre de meilleurs sites de stationnement et d'engraissement au nord de l'Atlas. Cependant, un bon nombre d'oiseaux choisissent de séjourner à Yasmina plusieurs jours. En outre, ces oiseaux ainsi que ceux appartenant aux espèces qui traversent rapidement la région ont pu gagner de la masse, avec dans certains cas, des taux assez élevés.

Les espèces qui hivernent principalement dans le Sahel sont celles qui montrent une plus grande tendance à rester à Yasmina, tandis que celles qui sont plus enclins à traverser rapidement sont pour la plupart des espèces hivernantes au sud du Sahel. L'absence d'une relation claire, au niveau interspécifique, entre les réserves énergétiques (ou les gains journaliers de masse) et la tendance à stationner à Yasmina, ainsi que le fait que les espèces plus enclins à rester à Yasmina sont aussi celles qui arrivent relativement tôt au NW d'Afrique, indique que les oiseaux suivent largement un calendrier de migration préprogrammé, spécifique à l'espèce. Nos résultats suggèrent que l'écart entre les possibilités d'approvisionnement rencontré au sud et au nord du Sahara, plutôt que seules les préférences vis-à-vis de l'habitat, pouvant avoir un rôle plus important dans l'élaboration des stratégies de migration transsaharienne chez les passereaux.

En effet, la compilation des données de deux espèces (fauvette passerinette et rossignol philomèle) au niveau de quatre sites de part et d'autre de la méditerranée montre que les espèces comme la fauvette passerinette qui s'engraissent au nord et au sud du Sahara peuvent bénéficier du port de faibles réserves énergétiques pour traverser le Sahara mais, sont plus dépendantes de l'état des sites d'haltes au Maroc. Au contraire, les espèces qui s'approvisionnent largement au sud du Sahara, comme le rossignol philomèle, doivent accumuler plus de réserves (masse plus élevée signifie des coûts plus élevés d'énergie pendant le

vol) mais, sont moins affectés par l'état des aires de repos se trouvant le long du Sahara et en Afrique NW.

Les données récoltées lors de la migration postnuptiale mettent en valeur la présence de différences saisonnières des paramètres de stationnement, avec de meilleures conditions physiques et de longues durées de stationnement en automne. Ce fait est expliquée d'un côté par la pression sélective, de minimiser le temps de migration, auxquelles sont soumis les migrateurs au printemps, et de l'autre côté par les conditions environnementales au Sahel. Sans oublier l'effet des stratégies de migration adoptées par chaque espèce.

La comparaison de la structure de la communauté et des réserves d'arrivée des passereaux transsahariens au niveau de trois oasis du Tafilalet souligne certaines différences en fonction de leurs qualités d'habitat. Ainsi, chez les espèces adaptées à la végétation mésophile, nous avons observé que les oiseaux ayant moins de réserves énergétiques présentent une nette tendance à sélectionner des sites de stationnement avec une végétation luxuriante et des habitats plus humides que les deux oasis situés plus au sud (Yasmina et Merzouga). Par contre, chez la fauvette passerinette, espèce adaptée à la végétation xérophique, les oiseaux portant de grandes réserves se retrouvent dans l'habitat le plus sec, et le plus spécifiquement convenable à cette espèce. Les habitats secs situés juste au nord du désert sont plus rentables pour les espèces adaptées à la végétation xérophique, tandis que les oasis riveraines trouvés plus au nord (comme Zouala) offrent des bonnes possibilités d'engraissement pour les espèces adaptées à la végétation mésophile. Ces différences spécifiques du comportement de stationnement doivent être considérées lors de l'évaluation de la sélection d'un site d'halte, et le rôle des paramètres tels que la taille du site, la qualité de l'habitat, ou la saison doivent aussi être pris en compte.

Enfin, cette étude a pu mettre en évidence la riche avifaune et confirmé le rôle important que peut jouer les oasis du Tafilalet comme site d'halte migratoire pour de nombreuses espèces transsahariennes, ce qui fait appel à l'application de mesures de conservation.

La question de la conservation est un enjeu international et doit être poursuivie dans toute la zone d'intérêt, indépendamment des frontières politiques. En effet, le succès de tout projet de recherche et de conservation ne peut être garanti qu'avec la coopération de tous les organismes locaux. Pour cela, il est fondamental de mettre en œuvre un réseau international de chercheurs marocains et européens sans négligé le rôle de la sensibilisation et de la formation d'un réseau d'acteurs de terrain locaux au niveau d'un ensemble de sites d'études réparties à travers le Maroc pour compléter les efforts menés à travers la méditerranée par le projet bien établi de Piccole Isole. Ainsi, au Maroc, et pour bien appréhender la migration transsaharienne, il est nécessaire d'activer des campagnes de baguage consécutives en veillant sur sa continuité dans un ensemble large de sites marocains bien répartis du sud-est au côtes et ce en adoptant différentes approches méthodologiques afin de compenser les insuffisances des méthodes

simples. Ainsi, les mesures de paramètres physiologiques devraient être accompagnées par des observations comportementales, comme :

- l'analyse des métabolites plasmatiques (triglycérides et β -hydroxy-butyrates) qui sont une bonne indication de l'état d'alimentation des oiseaux, ce qui permettra d'éliminer la nécessité de recapture pour le calcul du gain journalier de masse et de la différence de masse corporelle. De cette façon, il sera possible d'évaluer l'engraissement même chez les oiseaux en halte d'une seule journée.
- La disponibilité alimentaire, à savoir la disponibilité des insectes et de fruits comme ressource alimentaire pour les oiseaux.
- Les conditions météorologiques comme la pression, la température, la direction et la force du vent qui devraient être constamment évalués, avec une position de station météorologique à chaque site d'étude.

Références bibliographiques



- Akesson, S. & Hedenstrom, A. 2000.** Wind selectivity of migratory flight departures in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **47**: 140–144.
- Alatalo, R.V., Lundberg, A. & Ulfstrand, S. 1985.** Habitat selection in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. In Cody, M.L. (ed.) *Habitat Selection in Birds*: 59–83. Orlando, Academic Press.
- Alerstam, T. 1990.** *Bird Migration*. Cambridge University Press, England.
- Alerstam, T. & Christie, D. A. 1993.** *Bird migration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Alerstam, T. & Lindström, A. 1990.** Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. In: *Bird migration: the physiology and ecophysiology* (ed. Gwinner E.): 331-351. Springer-Verlag Heidelberg, Berlin.
- Alerstam, T. & Hedenstrom, A. 1998.** The development of bird migration theory. *Journal of Avian Biology* **29**:343-369.
- Arizaga, J., Barba, E. & Belda, E.J. 2008.** Fuel management and stopover duration of Blackcaps *Sylvia atricapilla* stopping over in northern Spain during autumn migration period. *Bird Study* **55**: 124–134.
- Arizaga, J., Maggini, I., Hama, F., Crespo, A. & Gargallo, G. 2013.** Site and species-specific fuel load of European–Afrotropical passerines on arrival at three oases of southeast Morocco during spring migration. *Bird Study* **60**, 11-21.
- Ash, J. S. 1969.** Spring weights of trans-Saharan migrants in Morocco. *Ibis* **111**(1): 1-10.
- Bairlein, F. 1985.** Body weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in the central Sahara. *Oecologia* **66**: 141-146.
- Bairlein, F. 1987.** The migratory strategy of the Garden Warbler: a survey of field and laboratory data. *Ringling & Migration* **8**: 59-72.
- Bairlein, F. 1988.** How do migratory songbirds cross the Sahara? *Trends Ecol Evol* **3**:191–194
- Bairlein, F. 1989.** Trans Sahara bird migration – a reply. *Trends Ecol. Evol.* **4** :23.
- Bairlein, F. 1991.** Body mass of Garden Warblers (*Sylvia borin*) on migration: a review of field data. *Die Vogelwarte* **36**: 48-61.
- Bairlein, F. 1992.** Recent prospects on Trans Saharan migration songbirds. *Ibis* **134** (suppl.1) : 41-46.
- Bairlein, F. 1995.** *Manual of field methods: European African songbird migration network*. Revised edition. Wilhelmshaven, Germany.
- Bairlein, F. & Gwinner, E. 1994.** Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annual Rev Nutr* **14**: 187-215.
- Bairlein, F., Leisler, B. & Winkler, H. 1986.** Morphologische Aspekte der Habitatwahl von Zugvögeln in einem SW-deutschen Rastgebiet. *Journal of Ornithology* **127**: 463–473.
- Bairlein, F. & Schaub M. 2009.** Ringing and the study of mechanisms of migration. *Ringling & Migration* **24**: 162-168.

- Bairlein F. & Totzke U. 1992.** New aspects on migratory physiology of trans-Saharan passerine migrants. *Ornis Scandinavica* **23**: 244-250.
- Barriocanal, C., Montserrat, D. & Robson, D. 2002.** Influences of wind flow on stopover decisions: the case of the reed warbler in the Western Mediterranean. *International Journal of Biometeorology* **46**: 192-196.
- Barriocanal, C. & Robson, D. 2006.** Late arrivals on islands of some spring migrating passerines in the western mediterranean. *Ardeola* **53(2)**: 333-340.
- Barriocanal, C. & Robson, D. 2007a.** Phenology and body mass dynamics of the Garden Warbler *Sylvia borin* on the island of Cabrera (Balearic Islands) and in the Aiguamolls de l'Empordà (NE Iberian Peninsula) during spring migration. *Revista Catalana d'Ornitologia* **23**:10-17.
- Barriocanal, C. & Robson, D. 2007b.** Spring passage of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* across the western Mediterranean: comparing islands with the mainland. *Ardea*, **95** (1): 91-96.
- Barriocanal, C. & Robson, D. 2008.** Spring migration of Nightingale *Luscinia megarhynchos* through western Mediterranean islands: Illa de l'Aire and Columbrets. *Avocetta* **32**: 31-36.
- Bauchinger, U. & Biebach, H. 2005.** Phenotypic flexibility of skeletal muscles during long-distance migration of garden warblers: muscle changes are differentially related to body mass. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1046**: 271-281.
- Bayly, N. J., Atkinson, P. W. & Rumsey, S. J. R. 2012.** Fuelling for the Sahara crossing: variation in site use and the onset and rate of spring mass gain by 38 Palearctic migrants in the western Sahel. *Journal of Ornithology* **153**: 931-945.
- Bayly, N. J. & Rumsey, S. J. R. 2010.** Garden Warbler *Sylvia borin* migration in sub-Saharan west Africa. *Ringing & Migration* **25**: 59-61.
- Bayly, N. J., Rumsey, S. J. R., Clark, J. A. & Bayly, N. 2011.** Crossing the Sahara desert: migratory strategies of the Grasshopper Warbler *Locustella naevia*. *Journal of Ornithology* **152**: 933-946.
- Bednekoff, P. A., Biebach, H. & Krebs, J. R., 1994,** Great Tit fat reserves under unpredictable temperatures. *Journal of Avian Biology* **25**:156-160.
- Bednekoff, P. A. & Krebs, J. R. 1995.** Great Tit fat reserves: Effects of changing an unpredictable feeding day length. *Functional Ecology* **9**:457-462.
- Berthold, P. 1996.** *Control of Bird Migration*. Chapman and Hall, London.
- Bergier, P., Franchimont, J., Schollaert, V., Thévenot, M. & la commission d'homologation marocaine 1996.** Les oiseaux rares au Maroc - Rapport de la commission d'Homologation marocaine numéro 1. *Porphyrio* **8**: 151-158.
- Bergier, P. & Thévenot, M, 2006.** Liste des oiseaux du Maroc. *Go-South Bull.* **3**: 51-83.
- Berthold, P., Fliege, G., Heine, G., Quemer, U. & Schlenker, R. 1991.** Wegzug, Rastverhalten, Biometrie, und Mauser von Kleinvögeln in Mitteleuropa. *Vogelwarte* **36**: 1-221.

- Berthold, P. & Friedrich, W. 1979.** Die Federlänge : ein neues nützliches Flügelmaß. *Vogelwarte* **30** : 11-21.
- Biebach, H., Friedrich, W. & Heine, G. 1986.** Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-Sahara migrating passerine birds. *Oecologia* **69**:370–379
- Biebach, H. 1990.** Strategies of Trans Sahara migrants. In: Gwinner E (ed) *Bird migration. Physiology and Ecophysiology*, 352-367. Berlin Heidelberg.
- Biebach, H. 1992.** Flight-range estimates for small trans-Saharan migrants. *Ibis* **134** (suppl.):47–54.
- Bierman, W. H. 1959.** Observations ornithologiques au Maroc. *L'Oiseau et la R.F.O.* **29**: 4-39, 99-127, 221-244.
- Blem, C. R. 1990.** *Avian energy storage*. Pages 59–113 in *Current Ornithology*, no. 7 (D. M. Power, Ed.). Plenum Press, New York.
- Boyi, M.G., Ottosson, U. & Ottvall, R. 2007.** Winter ecology of common whithethroat (*Sylvia communis*) in the Amurum Forest, northern Nigeria. *Ostrich* **78**:369.
- Bruderer, B. & Boldt, A. 2001.** Flight characteristics of birds: I. Radar measurements of speeds. *Ibis* **143**: 178–204.
- Bruderer, B. & Liechti, F. 1999.** Bird migration across the Mediterranean. *Proceedings of the International Ornithological Congress* **22**:1983-1999.
- Burnham, K. P. & Anderson, D.R. 1998.** *Model Selection and Inference*. Berlin: Springer-Verlag.
- Carmi, N., Pinshow, B., Porter, W. P. & Jaeger, J. 1992.** Water and energy limitations on flight duration in small migrating birds. *Auk* **109**:268–276
- Catry, P., Lecoq, M., Araújo, A., Conway, G., Felgueiras, M. King, J. M. B., Rumsey, S., Salima, H. & Tenreiro, P. 2005.** Differential migration of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P.ibericus* in Europe and Africa. *Journal of Avian Biology* **36**: 184-190.
- Chernetsov, N. & Titov, N. 2001.** Movement patterns of European Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *A. schoenobaenus* before and during autumn migration. *Ardea* **89**: 509-515.
- Chernetsov, N. 2006.** Habitat selection by nocturnal passerine migrants en route: mechanisms and results. *Journal of Ornithology*, **147**: 185-191.
- Chernetsov, N. S., Skutina, E. A., Bulyuk, V. N. & Tsvey, A. L. 2004.** Optimal stopover decisions of migrating birds under variable stopover quality: model predictions and the field data. *Zhurn Obsch Biol* **65**: 211-217.
- Cherry, J. D. 1982.** Fat deposition and length of stopover of migrant White-crowned Sparrows. *Auk* **99**:725–732.
- Cooch, E. & White, G. 2001:** *Program MARK: analysis of data from marked individuals: A gentle introduction* (2nd ed.).

- Cormack, R. M. 1964.** Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* **51**: 429-438.
- Cramp, S. (Ed.) 1988.** *The Birds of the Western Palearctic. Vol. V: Tyrant Flycatchers to Thrushes.* Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (Ed.) 1992.** *The Birds of the Western Palearctic. Vol. VI: Warblers.* Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (Ed.) 1998.** *The complete birds of the Western Palearctic on CDROM.* Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. & Perrins, C.M. (Eds.) 1993.** *The Birds of the Western Palearctic. Vol. VII: Flycatchers to Shrikes.* Oxford University Press, Oxford.
- Curry-Lindahl, K. 1963.** Molt, body weights, gonadal development and migration in *Motacilla flava*. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* **13**: 960–973.
- Dally, A. 2003.** Saharan Olivaceous Warbler in Morocco. *Birding World* **16**: 475.
- Delapré, J. P., Guilpain, J. M., Isaac, B., Philippe, D. & Troffigué, A. 2005.** Observation d'une Hypolaïs du Sahara le 22 avril 2004 dans les jardins de l'auberge Derkaoua, près d'Erfoud dans l'Est marocain. *Go-South Bull.* **2**: 31-33.
- Delingat, J., Bairlein, F. & Hedenström, A. 2008.** Obligatory barrier crossing and adaptive fuel management in migratory birds: the case of the Atlantic crossing in Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **62**: 1069-1078.
- Delingat, J., Dierschke, V., Schmaljohann, H., Mendel, B. & Bairlein, F. 2006.** Daily stopovers as optimal migration strategy in a long-distance migrating passerine: the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ardea* **94**: 593-605.
- Destre, R. 1984.** Les oiseaux du Tafilalet (sud-est marocain) : étude biogéographique et écologique. Doctorat de 3ème cycle, Université des sciences et techniques du Languedoc. Montpellier, France.
- Dierschke, V., Delingat, J. & Schmaljohann, H. 2003.** Time allocation in migrating Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) during stopover: is refuelling limited by food availability or metabolically? *Journal Fur Ornithologie* **144**: 33-44.
- Dowset, R. J. & Fry, C. H. 1971.** Weight losses of trans-Saharan migrants. *Ibis* **113** (4): 531-533.
- Dunn, E. H. 2002.** A cross-Canada comparison of mass change in birds during migration stopover. *Wilson Bulletin* **114**:368–379.
- Efford, M. G. 2005.** Migrating birds stop over longer than usually thought: comment. *Ecology* **86**: 3415–3418.
- Elkins, N. 1983.** *Weather and bird behaviour.* Poyser, London.
- Farmer, A. H. & Wiens, J. A. 1999.** Models and reality: Time–energy trade-off s in Pectoral Sandpiper (*Calidris melanotos*) migration. *Ecology* **80**: 2566–2580.
- Fenech, N. 1992.** *Fatal flight: the Maltese obsession with killing birds.* Quiller, London.

- Finlayson, J. C. 1981.** Seasonal distribution, weights and fat of passerine migrants at Gibraltar. *Ibis* **123**: 88-95.
- Fransson, T. 1998.** A feeding experiment on migratory fuelling in Whitethroats, *Sylvia communis*. *Animal Behaviour* **55**:153–162.
- Fransson T., Barboutis C., Mellroth R. & Akriotis T. 2008.** When and where to fuel before crossing the Sahara desert - extended stopover and migratory fuelling in first year garden warblers *Sylvia borin*. *Journal of Avian Biology* **39**: 133-138.
- Fransson, T. & Jakobsson, S. 1998.** Fat Storage in Male Willow Warblers in Spring: Do Residents Arrive Lean or Fat? *Auk* **115**: 759-763.
- Fransson, T., Jakobsson, S., Kullberg, C., Mellroth, R. & Pettersson, T. 2006.** Fuelling in front of the Sahara desert in autumn-an overview of Swedish field studies of migratory birds in the eastern Mediterranean. *Ornis Svecia* **16**: 74-83.
- Fransson, T. & Weber, T. P. 1997.** Migratory fuelling in Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) under perceived risk of predation. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **41**:75–80.
- Fry, C. H., Ferguson-Lees, I. J. & Dowsett, R. J. 1972.** Flight muscle hypertrophy and ecophysiological variation of Yellow Wagtail *Motacilla flava* races at Lake Chad. *Journal of Zoology* **167**: 293–306.
- Fry, C. H., Ash, J. S. & Ferguson-Lees, J. 1968.** Some aspects of premigratory weights of Palaearctic migrants in Nigeria. *Ibis* **110**: 413.
- Fry, C. H., Ash, J. S. & Ferguson-Lees, I. J. 1970.** Spring weights of some Palaearctic migrants at Lake Chad. *Ibis* **112**:58-82.
- Gannes, L. Z. 2002.** Mass change of Blackcaps refuelling during spring migration: evidence for physiological limitations to food assimilation. *Condor* **104**: 231–239.
- Gargallo, G., Barriocanal, C., Castany, J., Clarabuch, O., Escandell, R., Lopez-Iborra, G., Rguibi Idrissi, H., Robson, D. & Suarez, M. 2011.** *Spring migration in the western Mediterranean and NW Africa: the results of 16 years of the Piccole Isole project*. Monografies n°6 del Museu de ciencies Naturals. 363p.
- Gargallo, G., Rguibi Idrissi, H., Hama, F., Robson, D. & Barriocanal, C.** The differential between the refuelling opportunities encountered south and north of the Sahara can determine species-specific stopover behaviour of spring passerine migrants in NW Africa. *Unpublished data*.
- Goymann, W., Spina, F., Ferri, A. & Fusani, L. 2010.** Body fat influences departure from stopover sites in migratory birds: evidence from whole-island telemetry. *Biol. Lett.* **6**: 478-481.
- Guglielmo, C., Klaassen, M., McWilliams, S. R. & Barbara, P. 2004.** Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *Journal of Avian Biology* **35**: 377-393.

- Gwinner, E. 1990.** Circannual rhythms in bird migration: control of temporal patterns and interactions with photoperiod. Pages 257–268 in E. Gwinner, editor. *Bird migration: the physiology and ecophysiology*. Springer, Berlin, Germany.
- Hagemeijer, E. J. & Blair, M. J. (Eds.) 1997.** *The EBBC Atlas of European Breeding Birds: Their distribution and abundance*. T. & A. D. Poyser, London.
- Hahn, S., Bauer, S. & Liechti, F. 2009.** The natural link between Europe and Africa-2.1 billion birds on migration. *Oikos* **118**:624–625.
- Hama, F., Gargallo, G., Benhoussa, A., Zerdouk, S. & Rguibi Idrissi, H.** Autumn body condition of Palaearctic passerine trans-Saharan migrants at an oasis in southeast Morocco (Yasmina, Tafilalet). *Ringling & Migration, In Press*.
- Hamidi, S. 2000.** *Contribution à l'étude des oiseaux passeriformes du nord de la région orientale du Maroc : Répartition spatio-temporelle et phénologie de l'avifaune - Ecomorphologie et écophysologie de la migration*. Thèse doctorat, Université Mohammed I, Faculté des Sciences, Oujda.
- Hammada, S., Dakki, M., El Hassani, A. & Rguibi Idrissi, H. 2003.** Fiche descriptive sur les zones humides Ramsar (FDR) : Oasis du Tafilalet.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001.** PAST: *palaeontological statistics software package for education and data analysis*. *Palaentol. Electron.* **4**, http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/past.pdf.
- Hedenström, A. & Ålerstam, T. 1997.** Optimum fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization. *J. Theor. Biol.* **189**: 227-234. Hepburn 1985.
- Heim de Balsac, H. & Mayaud, N. 1962.** *Les oiseaux du nord-ouest de l'Afrique*. Ed. Le chevalier Paris, 487 p.
- Hernandez, A. 2009.** Summer-autumn feeding ecology of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* and spotted flycatchers *Muscicapa striata*: the importance of frugivory in a stopover area in north-west Iberia. *Bird Conserv Int* **19**:224–238
- Herremans, M. 1991.** Trans saharan migration strategies. *Ringling & Migration* **12**: 55.
- Herremans, M. 2003.** The study of bird migration across the Western Sahara; a contribution with sound luring. Unpublished report (www.volgelwartech/sahara/).
- Heuman, A. 2004.** *Habitat Use and Stopover Duration of Palearctic Migrants in the Western Sahara*. MSc thesis, University of Basel.
- Hjort, C., Pettersson, J., Lindström, Å. & King, J. M. 1996.** Fat deposition and potential flight ranges of Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Whitethroats *Sylvia communis* on spring migration in The Gambia. *Ornis Svecica*, **6**: 137-144.
- Hilgerloh, G. & Wiltschko, W. 2000.** Autumn fat load and flight range of passerine long-distance migrants in southwestern Spain and northwestern Morocco. *Ardeola* **47(2)**: 259-263.

- Hoballah, A. 1996.** Potenzialità di sviluppo nel bacino Mediterraneo. In: *La gestione degli ambienti costiered insulari del Mediterraneo*: 395-404 (Montbailliu, X., & Torre, A., Eds.). Medmaravis, Alghero.
- Huntley, B., Green, R. E., Collingham, Y.C. & Willis, S.G. 2007.** *A Climatic atlas of European breeding birds*. Durham University, The RSPB and Lynx Edicions, Barcelona.
- Hussel, D. J. T. & Lambert, A.B. 1980.** New estimates of weight loss in birds during nocturnal migration. *Auk* **97**: 547–558.
- Hutto, R. L. 1985.** Habitat selection by non breeding, migratory land birds. Pp. 455-476 In M. L. Cody (editor). *Habitat selection in birds*. Academic Press, San Diego, CA.
- Hutto, R. L. 1998.** On the importance of stopover sites to migrating birds. *The Auk* **115** (4): 823-825.
- ICO 2011.** Catalan Ornithological Institute, Barcelona. (<http://www.ornitho.cat>).
- ICO 2012.** *SIOC: servidor d'informació ornitològica de Catalunya*. ICO, Barcelona. (<http://www.sioc.cat>).
- Isenmann, P., Gaultier, T., El Hili, A., Azafzaf, H., Dlensi, H. & Smart, M. 2005.** *Oiseaux de Tunisie/Birds of Tunisia*. Société d'études ornithologiques de France, Paris.
- Isenmann, P. & Moali, A. (Eds.) 2000.** *The birds of Algeria – Les oiseaux d'Algérie*. SEOF, Paris.
- Izhaki, I. & Maitav, A. 1998.** Blackcaps *Sylvia atricapilla* stopping over at the desert edge; inter- and intra-sexual differences in spring and autumn migration. *Ibis* **140**: 234–243.
- Jenni, L. & Schaub, M. 2003.** Behavioural and physiological reactions to environmental variation in bird migration: a review. In Berthold, P., Gwinner, E. & Sonnenschein, E. (eds) *Avian Migration*: 155–171. Berlin: Springer-Verlag.
- Jenni, L. & Winkler, R. 1989.** The feather-length of small passerines: a measurement for wing-length in live birds and museum skins. *Bird Study* **36**:1–15.
- Jenni-Eiermann, S., Almasi, B., Maggini, I., Salewski, V., Bruderer, B., Liechti, F. & Jenni, L. 2011.** Numbers, foraging and refuelling of passerine migrants at a stopover site in the Western Sahara: diverse strategies to cross a desert. *Journal of Ornithology* **152** (Suppl 1): 113-128.
- Jiguet, F. 2003.** Saharan Olivaceous Warbler. *Birding World* **16**: 392.
- Jiguet, F. 2005.** More on Saharan Olivaceous Warbler. *Birding World* **18** (6):262-263.
- Jolly, G. M. 1965.** Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration stochastic model. *Biometrika* **52**: 225-247.
- Jones, J., Francis, C. M., Drew, M., Fuller, S. & Ng, M. W. S. 2002.** Age-related differences in body mass and rates of mass gain of passerines during autumn migratory stopover. *Condor* **104**: 49–58.
- Julliard, R., Bargain, B., Dubos, A. & Jiguet, F. 2006.** Identifying autumn migration routes for the globally threatened Aquatic Warbler *Acrocephalus paludicola*. *Ibis* **148**: 735–743.
- Kaiser, A. 1993.** A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *Journal of Field Ornithology* **64**: 246-255.

- Katti, M. & Price, T. 1999.** Annual variation in fat storage by a migrant warbler overwintering in the Indian tropics. *Journal of Animal Ecology* **68**:815–823.
- Kendall, W. L., Pollock, K. H. & Brownie, C. 1995.** A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics* **51**: 293-308.
- King, J. R., Barker, S. & Farner, D. S. 1963.** A comparison of energy reserves during autumnal and vernal migratory periods in the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ecology* **44**:513–521.
- Klaassen, M. 2004.** May dehydration risk may govern long-distance behaviour? *Journal of Avian Biology* **35**:4–6.
- Klaassen, M. & Biebach, H. 1994.** Energetics of fattening and starvation in the long-distance migratory garden warbler (*Sylvia borin*) during the migratory phase. *J Comp Physiol B* **164**: 362–371.
- Klaassen, M. & Lindström, Å. 1996.** Departure fuel loads in time minimizing migrating birds can be explained by the energy costs of being heavy. *Journal of Theoretical Biology* **183**: 29-34.
- Klaassen, M., Lindström, Å. & Zijlstra, R. 1997.** Composition of fuel stores and digestive limitations to FDR in the long distance migratory thrush nightingale, *Luscinia luscinia*. *Physiol Zool* **70**:125–133.
- Koch, W. 2008.** The Annual Cycle of Long-Distance Migratory Birds in Relation to Climate Change. Bachelor thesis. Department of Biology, University of Groningen.
- Kokko, H. 1999.** Competition for early arrival in birds. *Journal of Animal Ecology* **68**: 940–950.
- Kullberg, C., Fransson, T. & Jakobsson, S. 1996.** Impaired predator evasion in fat blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Proc R Soc Lond B* **263**: 1671-1675.
- Kvist, A., Klaassen, M. & Lindström, Å. 1998.** Energy expenditure in relation to flight speed: what is the power of mass loss rate estimates? *Journal of Avian Bioogy* **29**:485–498
- Lavee, D. & Safriel, U. N. 1989.** The dilemma of cross-desert migrants—stopover or skip a small oasis? *J. Arid Environ.* **17**: 69-81
- Lavee, D., Safriel, U. N. & Meilijson, I. 1991.** For how long do Trans Saharan migrants stop over at an oasis? *Ornis Scandinavica* **22**: 33-44.
- Lebreton, J., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. 1992.** Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* **62** (1): 67-118.
- Lehikoinen, E. 1987.** Seasonality of the daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scandinavica* **18**: 216–226.
- Lehikoinen, E. & Hakala J. 1988.** Variation in weight of migratory Dippers (*Cinclus cinclus*) in their Finnish winter quarters. *Bird Study* **35**:101–108.
- Liechti, F. & Bruderer, B. 1998.** The relevance of wind for optimal migration. *J Avian Biol* **29**: 561-568.
- Lima, S. L. 1986.** Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* **67**: 377-385.

- Lind, J., Fransson, T., Jakobsson, S. & Kullberg, C. 1999.** Reduced take-off ability in robins (*Erithacus rubecula*) due to migratory fuel load. *Behav Ecol Sociobiol* **46**:65-70.
- Lindström, Å. & Alerstam, T. 1992.** Optimal fat loads in migrating birds - a test of the time minimization hypothesis. *American Naturalist* **140**: 477-491.
- Lindström, Å., Daan, S. & Visser, G. H. 1994.** The conflict between moult and migratory fat deposition: a photoperiodic experiment with Bluethroats. *Animal Behaviour* **48**: 1173–1181.
- Lindström, Å., Hasselquist, D., Bensch, S. & Grahn, M. 1990.** Asymmetric contests over resources for survival and migration: a field experiment with bluethroats. *Animal Behaviour* **40**: 453-461.
- Lindström, Å. & Piersma, T. 1993.** Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis* **135**: 70-78.
- Lovei, G. L. 1989.** Trans Saharan bird migration. *Trends Ecol. Evol.* **4**:22.
- LPO 2011.** Ligue pour la Protection des Oiseaux, Bègles. (<http://www.faune-aquitaine.org>).
- Maggini, I. & Bairlein, F. 2011.** Body condition and stopover of trans-Saharan spring migrant passerines caught at a site in southern Morocco. *Ringing & Migration*, **26**: 31- 37.
- Magin, C. 2001.** Morocco In Fishpool, L.D.C. & Evans, M.I. (Eds.) *Important Bird Areas in Africa and associated islands: Priority sites for conservation. Birdlife Conservation Series* nb **11**. Newbury and Cambridge, U.K. Nelson, B. (1973). Azraq: desert oasis. London, Allen Lane.
- Magurran, A. E. & McGill, B. J. 2011.** *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, Oxford.
- Maitav, A. & Izhaki, I. 1994.** stopover and fat deposition by blackcaps *sylvia atricapilla* following spring migration over the sahara. *Ostrich* **65**: 160-166.
- Marti, R. & Del Moral, J. C. (Eds.) 2003.** *Atlas de las Aves Reproductoras de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Massa, B. & Visentin, M. 2006.** Remarks on the importance of scattered vegetation in desert areas of Libya for migrating and breeding birds. *Ornitologia* **75 (2)**: 141-158.
- Meijer, T., Möhring, F. J. & Trillmich, F. J. 1994.** Annual and daily variation and body mass of starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology* **25**:98–104.
- Møller, A. P. 1994.** Phenotype-dependent arrival time and its consequences in a migratory bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **35**: 115–122.
- Moore, F. R. 1999.** Cheniers of Louisiana and the stopover ecology of migrant landbirds. In: *A Gathering of Angels: Ecology and Conservation of Migrating Birds*. (K. P. Able, editor). Cornell University Press.
- Moore, F. R. & Aborn, D. A. 2000.** Mechanisms of en route habitat selection: how do migrants make habitat decisions during stopover? *Studies in Avian Biology* **20**:34-42.
- Moore, F. R., Gauthreaux, S. A., Jr., Kerlinger, P. & Swons, T. R. 1995.** Habitat requirements during migration: important link in conservation. Pp. 121-144 In T. E. Martin and D. M. Finch (editors). *Ecology*

- and management of neotropical migratory birds: a synthesis and review of critical issues. Oxford University Press, New York, NY.
- Moore, F. & Kerlinger, P. 1987.** Stopover and fat deposition by North American wood-warblers (parulinae) following spring migration over the Gulf of Mexico. *Oecologia* **74**: 47–54.
- Moore, F. R., Mabey, S. & Woodrey, M. 2003.** Priority access to food in migratory birds: age, sex and motivational asymmetries. In: *Avian migration* (ed. Berthold P., Gwinner E. & Sonnenschein E.): 281–291. Springer Verlag Berlin Heidelberg, Berlin.
- Moreau, R. E. 1961.** Problems of Mediterranean-Saharan migration. *Ibis* **103**:373–421, 580–623
- Moreau, R. E. 1972.** *The Palaearctic–African Bird Migration Systems*. Academic Press, London.
- Morel, G. J. & Morel, M. 1992.** Habitat use by Palaearctic migrant passerine birds in West Africa. *Ibis* **134** (suppl):83–88.
- Morris, S. R., Holmes, D. W., & Richmond, M. E., 1996.** A ten-year study of the stopover patterns of migratory passerines during fall migration on Appledore Island, Maine. *Condor* **98**:395–409.
- Newton, I., 2008.** *The migration ecology of birds*. Academic Press, Elsevier Ltd. London.
- Onrubia, A., Arroyo, J. L., Andrés, T., Gómez, J., Unamuno, J. M. & Zúñiga, F. 2003.** El mosquitero ibérico (*Phylloscopus ibericus*): identificación, biometría y apuntes sobre su migratología. *Revista de Anillamiento* **12**: 18-19.
- Ottoson, U., Bensch, S., Svensson, L. & Waldenström, J. 2005a.** Differentiation and Phylogeny of the Olivaceous Warbler *Hippolais pallida* species complex. *Journal of Ornithology* **146**: 127-136.
- Ottoson, U., Rumsey S. & Hjort, C. 2001.** Migration of four *Sylvia* warblers through northern Senegal. *Ringing & Migration* **20**: 344-351.
- Ottoson, U., Waldenström, J., Hjort, C. & McGregor, R. 2005b.** Garden Warbler *Sylvia borin* migration in sub-Saharan West Africa: phenology and body mass changes. *Ibis* **147**: 750–757.
- Parkin, D. T., Collinson, M., Helbig, A. J., Knox, A. G., Sangster, G. & Svensson, L. 2004.** Species limits in *Acrocephalus* and *Hippolais* Warblers from the Western Palearctic. *British Birds* **97**: 276-299.
- Pearson, D. J. 1990.** Palearctic passerine migrants in Kenya and Uganda: temporal and spatial patterns of their movements. pp. 44–59 In *Bird migration: Physiology and ecophysiology* (ed. E. Gwinner). Berlin, Springer-Verlag.
- Pilastro, A. & Spina, F. 1997.** Ecological and morphological correlates of residual fat reserves in passerine migrants at their spring arrival in southern Europe. *Journal of Avian Biology* **28**:309–318.
- Pineau, J. & Giraud-Audine, M. 1979.** *Les oiseaux de la péninsule tingitane*. Trav. Inst. Sc. Rabat 38, 132 p.
- Pollock, K. H., Nicholls, J. D., Brownie, C. & Hines, J. E. 1990.** Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* **107**.
- Pradel, R., Hines, J., Lebreton, J. D. & Nichols, J. D. 1997.** Capture–recapture survival models taking account of transients. *Biometrics* **53**: 60–72.

- Rguibi Idrissi, H. 2002.** *Analyse comparative de la migration de quelques passereaux au Maroc à partir des données de baguage et reprise et suivi quotidien dans deux zones humides marocaines.* PhD Carl Von Ossietzky Universität, Oldenburg Akademisches Auslandsamt, Allemagne. 157p.
- Rguibi Idrissi, H., Dakki, M. & Bairlein, F. 2007.** Migration et hivernage de quelques passereaux au Maroc : Mise au point à partir des données de baguage reprise. *Ostrich* **78** (2): 343–347.
- Rguibi Idrissi, H., Julliard, R. & Bairlein, F. 2003.** Variation in the stopover duration of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* in Morocco: effects of season, age and site. *Ibis* **145**: 650-656.
- Rguibi Idrissi, H., Lefebvre, G. & Poulin, B. 2004.** Diet of Reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) at two sites in Morocco during autumn migration. *Revue d'Ecologie Terre & Vie* **59**: 491–502.
- Richardson, W. J. 1990.** Timing of bird migration in relation to weather: updated review. Pages 78–101 In E. Gwinner, editor. *Bird migration: the physiology and ecophysiology.* Springer, Berlin, Germany.
- Robson, D. & Barriocanal, C. 2011.** Ecological correlates in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds. *Journal of Animal Ecology* **80**: 320-331.
- Robson, D., Barriocanal, C., Garcia, O. & Villena, O. 2001.** The spring stopover of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* in northeast Spain. *Ringing & Migration* **20**: 233-238.
- Rubolini, D., Gardiazábal, A., Pilastro, A. & Spina, F. 2002.** Ecological barriers shaping fuel stores in barn swallows *Hirundo rustica* following the central and western Mediterranean flyways. *Journal of Avian Biology* **33**:15-22.
- Safriel, U. N. & Lavee, D. 1988.** Weight changes of cross-desert migrants at an oasis—do energetic considerations alone determine the length of stopover? *Oecologia* **76**: 611-619.
- Salewski, V. & Herremans, M. 2006.** Phenology of Western Olivaceous Warbler *Hippolais opaca* and Eastern Olivaceous Warbler *Hippolais pallida reiseri* on stopover sites in Mauritania. *Ringing & Migration* **23**:15- 20.
- Salewski, V., Herremans, M. & Liechti, F. 2010a.** Migrating birds can lose more body mass reversibly than previously thought. *Ringing & Migration* **25**: 22-28.
- Salewski, V., Herremans, M. & Stalling, T. 2005.** Postjuvenile and postbreeding wing moult of Eastern Olivaceous Warbler *Hippolais pallida reiseri* at stopover sites at the southern fringe of the Sahara. *Ringing & Migration* **22**:185-189.
- Salewski, V., Kéry, M., Herremans, M., Liechti, F. & Jenni, L. 2009a.** Estimating fat and protein fuel from fat and muscle scores in passerines. *Ibis* **151**: 640-653.
- Salewski, V. & Schaub, M. 2007.** Stopover duration of Palearctic passerine migrants in the western Sahara-independent of fat stores? *Ibis* **149**:223–236
- Salewski, V., Schmaljohann H. & Liechti, F. 2010b.** Spring passerine migrants stopping over in the Sahara are not fall-outs. *Journal of Ornithology* **151**: 371-378.

- Salewski, V., Stark, H. & Leisler, B. 2009b. Olivaceous warblers in southeast Morocco. *British Birds* **102**: 116-121.
- Salewski, V., Thoma, M. & Schaub, M. 2007. Stopover of migrating birds: simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture–recapture analyses. *Journal of Ornithology* **148**: 29–37
- Sandberg, R. 1996. Fat reserves of migrating passerines at arrival on the breeding grounds in Swedish Lapland. *Ibis* **138**:514–524.
- Sandberg, R. & Moore, F. 1996. Fat stores and arrival on the breeding grounds: Reproductive consequences for passerine migrants. *Oikos* **77**: 577-581.
- Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B. R. & Pradel, R. 2004. Estimating survival and temporary emigration in the multistate capture–recapture framework. *Ecology* **85**: 2107–2113.
- Schaub, M. & Jenni L. 2000a. Body mass of six long distance migrant passerine species along the autumn migration route. *Journal of Ornithology* **141**: 441-460.
- Schaub, M. & Jenni, L. 2000b. Fuel deposition of three passerine bird species along the migration route. *Oecologia* **122**: 306-317.
- Schaub, M. & Jenni, L. 2001. Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerine birds. *Functional Ecology* **15**: 584–594.
- Schaub, M., Pradel, R., Jenni, L. & Lebreton, J. D. 2001. Migrating birds stopover longer than usually thought: an improved capture–recapture analysis. *Ecology* **82**: 852–859.
- Schmaljohann, H., Bruderer, B. & Liechti, F. 2008a. Sustained bird flights occur at temperatures far beyond expected limits of water loss rates. *Animal Behaviour* **76**: 1133–1138.
- Schmaljohann, H., Liechti, F., Bächler, E., Steuri, T. & Bruderer, B. 2008b. Quantification of bird migration by radar - a detection probability problem. *Ibis* **150**: 342-355.
- Schmaljohann, H., Liechti, F. & Bruderer, B. 2007a. Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected! *Proceedings of the Royal Society of London, Section B* **274**:735-739.
- Schmaljohann, H., Liechti, F. & Bruderer, B. 2007b. Daytime passerine migrants over the Sahara—are these diurnal migrants or prolonged flights of nocturnal migrants. *Ostrich* **78**:357–362
- Schmaljohann, H., Liechti, F. & Bruderer, B. 2009. Trans-Sahara migrants select flight altitudes to minimize energy costs rather than water loss. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**: 1609-1619.
- Schwilch, R., Piersma, T., Holmgren, N. M. A., & Jenni, L. 2002. Do migratory birds need a nap after a long non-stop flight? *Ardea* **90**: 149-154.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* **52**: 249-259.
- Selmi, S. 2000. Données nouvelles sur les avifaunes des oasis du Sud tunisien. *Alauda* **68**: 201-212.
- Shirihai, H. 1996. *The birds of Israel*. London, Academic Press.
- Shirihai, H., Gargallo, G. & Helbig, A. J. 2001. *Sylvia Warblers. Identification, Taxonomy and Phylogeny of the Genus Sylvia*. Christopher Helm, London.

- Slagsvold, T. 1985.** Habitat phenology and spring migration schedules. *Acta Congr. Int. Ornithol.* **18**: 638–647.
- Smith, V. W. 1966.** Autumn and spring weights of some Palaearctic migrants in Central Nigeria. *Ibis* **108**: 109-111.
- Smith, K. D. 1968.** Spring migration through southeast Morocco. *Ibis* **110**: 452–492.
- Smith, G. A. 1979.** Spring weights of selected trans-Saharan migrants in North West Morocco. *Ringling & Migration* **2**: 151–155.
- Smith, R. J. & Moore, F. R. 2003.** Arrival fat and reproductive performance in a long-distance passerine migrant. *Oecologia* **134**: 325–331.
- Spina, F. 2011.** Joint ringing efforts to unravel complex migratory patterns cross ecological barriers: the potential of networking. *Journal of Ornithology* **152** (Suppl 1): 41–48.
- Spina, F., Massi, A., Montemaggiori, A. & Baccetti, N. 1993.** Spring migration across central Mediterranean: general results from the “Progetto Piccole Isole”. *Vogelwarte* **37**: 1-94.
- Spina, F. & Pilastro, A., 1999.** Strategy of sea and desert crossing in spring passerine migrants as suggested by the analysis of intra- and inter-specific variation of residual fat levels, p. 1958-1976. In Adams N.J. & Slotow R.H. [eds.], 22 Int. *Ornithol. Congr. BirdLife South Africa*, Johannesburg.
- Stoate, C. & Moreby, S. J. 1995.** Premigratory diet of trans-Saharan migrant passerines in the western Sahel. *Bird study* **42**: 101-106.
- Svensson, L. 1992.** *Identification guide to European passerines*. Fourth, revised and enlarged edition. Stockholm.
- Svensson, L. 1996.** *Guía para la identificación de los paseriformes europeos*. Sociedad Española de Ornitología, Madrid.
- Svensson, L. 2001a.** The correct name of the Iberian chiffchaff *Phylloscopus ibericus* Ticehurst 1937, its identification and new evidence of its winter grounds. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* **121(4)**: 281-296.
- Svensson, L. 2001b.** Identification of Western and Eastern, Booted Warbler and Sykes's Warbler. *Birding World* **14**: 192-219.
- Szulg-Olech, B. 1965.** The resting period of migrant robins on autumn passage. *Bird Study* **12**: 1-7.
- Thévenot, M., Bergier, P. & Beaubrun, P. 1980.** *Compte-rendu d'ornithologie marocaine, année 1979*. Doc. Inst. Sci., Rabat 5. 68 pp.
- Thévenot, M., Vernon, R. & Bergier, P. 2003.** *The birds of Morocco*. British Ornithologist Union Checklist Series: 20. 594 p.
- Thévenot, M., Radi, M., Qninba, A. & Dakki, M. 2004.** First confirmed breeding record of the Black-headed Gull *Larus ridibundus* in Africa. *Alauda* **72**: 57-59.
- Urban, E., Fry, C. H. & Keith, S. (eds) 1997.** *The Birds of Africa*. Vol V. Academic Press, San Diego.

- Van den Berg, A. 2005.** Olivaceous Warblers in the Western Mediterranean and their identification. *Dutch Birding* **27**: 302-307.
- Vernon, J. D. R. 1972.** Migrations printanières au Maroc Occidental. *Alauda* **40** : 307-320.
- Von Haartman, L. 1968.** The evolution of resident versus migratory habit in birds. Some considerations. *Ornis Fennica* **45**: 1-7.
- Waldenström, J., Ottosson, U. & Haas, F. 2004.** Morphometrical data from 30 bird species on spring migration in northern Tunisia. *Ornis Svecica* **14**:129-133.
- Ward, P. 1963.** Lipid levels in birds preparing to cross the Sahara. *Ibis* **105**: 109-111.
- Weathers, W. W. & Sullivan, K. A. 1989.** Juvenile foraging proficiency, parental effort, and avian reproductive success. *Ecological Monographs* **59**: 223-246.
- Weber, T. P. 1999.** Blissful ignorance? Departure rules for migrants in a spatially heterogeneous environment. *J Theor Biol* **199**: 415-424.
- Weber, T. P. & Houston, A. I. 1997.** Flight costs, flight range and the stopover ecology of migrating birds. *Journal of Animal Ecology* **66**:297-306.
- Weber T. P., Ens B. J. & Houston, A. I., 1998.** Optimal avian migration: a dynamic model of fuel stores and site use. *Evolutionary Ecology* **12**:377-401.
- Weber, T. P., Fransson, T. & Houston, A. I. 1999.** Should I stay or should I go? Testing optimality models of stopover decisions in migrating birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **46**: 280-286.
- Weber, T. P. & Houston, A. I. 1997.** A general model for time-minimizing avian migration. *J. Theor. Biol.* **185**: 447-458.
- Weber, T. P., Houston, A. I. & Ens, B. J. 1994.** Optimal departure fat loads and stopover site use in avian migration: an analytical model. *Proc. R. Soc. Lond. B* **258**: 24-39.
- White, G. C. & Burnham, K. P. 1999.** Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46** (Suppl.): 120-139.
- Wiggins, D. A., Pärt, T. & Gustafsson, O. L. 1994.** Seasonal decline in collared flycatcher *Ficedula albicollis* reproductive success: an experimental approach. *Oikos* **70**: 359-364.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. & Conroy, M. J. 2001.** *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, New York.
- Winker, K., 1995.** Autumn stopover on the Isthmus of Tehuantepec by woodland Nearctic-Neotropical migrants. *Auk* **112**:690-700.
- Winker, K., Warner, D. W. & Weisbrod, A. R. 1992a.** The Northern Waterthrush and Swainson's Thrush as transients at a temperate inland stopover site. Pages 384-402 In *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds* (J. M. Hagan III and D. W. Johnston, Eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Winker, K., Warner, D. W. & Weisbrod, A. R. 1992b.** Daily mass gains among woodland migrants at an inland stopover site. *Auk* **109**:853-862.

- Wood, B. 1989.** Comments on Bairlein's hypothesis of trans-Saharan migration by short stages with stopovers. *Ringing & Migration* **10**: 48–52.
- Wood, B. 1992.** Yellow wagtail *Motacilla flava* migration from West Africa to Europe - Pointers towards a conservation strategy for migrants on passage. *Ibis* **134**: 66-76.
- Yohannes, E., Ash, J., Biebach, H., Nikolaus, G. & Pearson, J. D. 2009.** Passerine migration strategies and body mass variation along geographic sectors across Europe, East Africa, the Middle East and Arabia Peninsula. *Journal of Ornithology* **150**, 369-381.
- Yosef, R., Markovets, M., Mitchell, L. & Tryjanowski, P. 2006.** Body condition as a determinant for stopover in bee-eaters (*Merops apiaster*) on spring migration in the Arava Valley, southern Israel. *J. Arid Environ.* **64**: 401–411.
- Zwarts, L., Bijlsma, R. G., Van der Kamp, J. & Wymenga, E. 2009.** *Living on the edge: Wetlands and birds in a changing Sahel*. KNNV Publishing, Zeist.

Annexes

Annexe 1. Liste des passereaux capturés pendant la migration pré et postnuptiale en 2011 au niveau de l'oasis de Yasmina, avec l'effectif total et la date de la première capture données pour chaque espèce.

Espèces	Printemps		Automne	
	n	1ère capture	n	1ère capture
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	2	12 avril	0	
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	2	12 mars	1	03 octobre
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	92	29 mars	65	19 août
<i>Ammomanes cinctura</i>	1	14 avril	0	
<i>Anthus trivialis</i>	9	08 mars	3	14 septembre
<i>Bucanetes githagineus</i>	1	30 mars	1	28 octobre
<i>Calandrella brachydactyla</i>	73	27 février	1	17 septembre
<i>Cercotrichas galactotes</i>	14	29 mars	5	21 août
<i>Cettia cetti</i>	1	12 mars	1	25 septembre
<i>Ficedula albicolis</i>	2	10 avril	0	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	53	05 avril	8	06 septembre
<i>Hippolais opaca</i>	41	17 mars	12	19 août
<i>Hippolais pallida reiseri</i>	64	24 mars	9	20 août
<i>Hippolais polyglotta</i>	58	06 avril	1	26 août
<i>Hirundo rustica</i>	15	25 mars	13	05 septembre
<i>Lanius meridionalis elegans</i>	8	27 février	1	11 septembre
<i>Lanius senator</i>	64	03 mars	0	
<i>Locustella naevia</i>	5	16 avril	0	
<i>Luscinia megarhynchos</i>	105	12 mars	2	19 septembre
<i>Motacilla alba</i>	2	02 mars	0	
<i>Motacilla flava</i>	1	29 mars	0	
<i>Muscicapa striata</i>	29	14 avril	7	19 septembre
<i>Oenanthe deserti</i>	2	03 mars	0	
<i>Oenanthe hispanica</i>	5	22 mars	0	
<i>Oenanthe leucopyga</i>	5	01 mars	3	19 août
<i>Oenanthe oenanthe</i>	5	26 mars	0	
<i>Oriolus oriolus</i>	1	25 avril	0	
<i>Passer simplex</i>	7	27 février	1	05 septembre
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	100	08 mars	22	19 septembre
<i>Phylloscopus bonelli</i>	125	08 mars	11	05 septembre
<i>Phylloscopus collybita</i>	28	27 février	1	22 octobre
<i>Phylloscopus ibericus</i>	13	27 février	2	23 septembre
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	4	11 avril	0	
<i>Phylloscopus trochilus</i>	139	03 mars	18	04 septembre
<i>Saxicola rubetra</i>	9	11 avril	1	09 septembre
<i>Saxicola torquata</i>	0		3	13 octobre
<i>Sylvia atricapilla</i>	4	17 mars	7	08 octobre
<i>Sylvia borin</i>	82	06 avril	7	14 septembre
<i>Sylvia cantillans</i>	368	27 février	200	24 août
<i>Sylvia communis</i>	35	02 mars	1	03 octobre
<i>Sylvia conspicillata</i>	1	07 mars	2	12 septembre
<i>Sylvia deserti</i>	1	01 mars	1	19 août
<i>Sylvia deserticola</i>	6	27 février	0	
<i>Sylvia hortensis</i>	8	11 mars	4	05 septembre
<i>Sylvia melanocephala</i>	16	27 février	19	23 septembre
<i>Turdus merula</i>	1	27 février	0	