

Jean-Louis MARTIN
Hubert MAZUREK

Etude des variations géographiques de la morphologie d'un passereau, *Parus Caeruleus*

RESUME L'analyse cartographique de variations morphologiques chez la Mésange bleue (aile, bec et tarse) sur l'ensemble de son aire de répartition a permis de mettre en évidence une diminution de la taille des individus (estimée par la longueur de l'aile) le long d'un gradient N.-E. à S.-O. Elle s'accompagne d'une modification de la forme du bec (plus long et plus fin dans le S.-O.) et d'une augmentation de la longueur relative du tarse. Ces modifications sont accentuées chez les populations isolées géographiquement et interprétées comme des adaptations aux conditions environnementales locales, adaptations d'autant plus marquées que l'isolement limite les flux géniques.

• MÉSANGE BLEUE • VARIATIONS MORPHOLOGIQUES • ADAPTATION • SPECIATION

ABSTRACT Cartographic analysis of morphological changes over the breeding range of the Blue Tit (wing, bill and tarsus) shows that bird size (estimated by wing length) decreases from the N.-E. to the S.-W.. Bill shape changes from stout to long thin bills along the same geographical gradient and relative tarsus length increases. These changes are interpreted as adaptations to local environmental conditions. The fact that morphological changes are enhanced by geographical isolation may be related to decreased gene flow allowing finer adaptations to local conditions.

• BLUE TIT • MORPHOLOGICAL CHANGES • ADAPTATION • SPECIATION

ZUSAMMENFASSUNG Die kartographische Analyse morphologischer Veränderungen im Brutareal der Blaumeise (Flügel, Schnabel und Tarsus) zeigt dass die Körpergröße vom N.-O. nach S.-W. abnimmt. Die Schnabelform verändert sich von stark im N.-O. bis lang und dünn im Südwesten. Die relative Tarsuslänge nimmt entlang diesem selben geographischen Gradient zu. Diese Veränderungen werden als Anpassung an die verschiedenen Umweltverhältnissen gedeutet. Die Verstärkung morphologischer Differenzierung bei isolierten Populationen kann mit einem vermindertem Genfluss in Verbindung gesetzt werden. Diese Verminderung des Genflusses kann die lokalen Anpassungsvermögen verstärken.

• BLAUMEISE • MORPHOLOGISCHE VERÄNDERUNGEN • ANPASSUNG • SPEZIATION

Introduction

Cette analyse cartographique s'insère dans un projet de recherche sur les variations observées dans la morphologie de *Parus caeruleus*, la Mésange bleue, sur l'ensemble de son aire de reproduction (voir fig. 1). D'un point de vue systématique la Mésange bleue fait partie de ce que Vaurie (1959) a défini comme le « complexe » *Parus caeruleus* qui correspond : 1) à l'existence de deux espèces très proches du point de vue morphologique et phylétique : *P. caeruleus* que l'on rencontre dans tout l'Ouest Paléarctique et *P. cyaneus*, la Mésange azurée, qui a une répartition Est-Paléarctique. Les deux aires de distribution se chevauchent légèrement dans la région de l'Oural ; 2) à l'existence, chez la Mésange bleue elle-même, de deux groupes de populations bien différenciées du point de vue de la coloration du plumage : le groupe nord-africain (incluant les îles Canaries) et le groupe eurasiatique (toutes les autres populations).

La biologie de *P. caeruleus* a déjà fait l'objet de très nombreuses recherches. C'est un oiseau sédentaire de petite taille à nidification cavicole habitant les forêts feuillues qu'il partage avec une à quatre autres espèces du genre *Parus*. Les relations complexes entre ces différentes espèces ainsi que leur attirance pour les nichoirs artificiels en ont fait des modèles d'étude privilégiés. De plus, l'aire de distribution de la Mésange bleue englobe une grande variété de conditions écologiques et elle présente un grand nombre de populations plus ou moins isolées géographiquement. *Parus caeruleus* constitue de ce fait un excellent exemple pour une étude cherchant à mettre en évidence les variations morphologiques existant entre les populations et à les mettre en relation avec l'isolement géographique et/ou des changements écologiques.

Matériel et méthodes

2099 spécimens ont été examinés dans 26 des principaux Musées d'Histoire Naturelle de l'Hémisphère Nord. Sur chacun de ces spécimens 35 caractères morphologiques ont été mesurés dont nous ne retiendrons ici que quatre : la longueur de l'aile (positivement corrélée avec la taille de l'individu), la longueur du bec, la hauteur du bec et la longueur du tarse. Ces trois derniers caractères vont servir à calculer deux ratios : 1) un indice de forme du bec qui est le rapport entre la longueur et la hauteur du bec. Cet indice est lié au régime alimentaire et à la technique d'alimentation ; 2) la longueur relative du tarse qui est le rapport entre la longueur du tarse et la longueur de l'aile d'un individu. Cet indice est corrélé avec la technique d'alimentation.

L'aire de répartition de l'espèce a été subdivisée en 39 « régions » regroupant chacune un certain nombre d'unités correspondant, pour des raisons pratiques, à des unités de géographie humaine (pays en général). Toutefois, les regroupements effectués sur ces unités tiennent compte de critères écologiques tels que le climat, les barrières géographiques, etc...

Pour éviter les biais dus à un léger dimorphisme sexuel les calculs ont été effectués séparément pour les mâles et les femelles.

Rappel de résultats

La ségrégation en un groupe de populations nord-africain et eurasiatique effectuée par Vaurie (1959) sur la base de critères de coloration a été confirmée sur le plan morphologique par une analyse en composante principale (Martin *in prep.*) qui ne prenait en compte que des caractères morphologiques. Cette analyse a également permis de définir

8 groupes de populations (numérotées de 1 à 8 sur la fig. 1). Le groupe 1 peut être défini comme un noyau de populations très homogènes entouré de populations qui en divergent d'autant plus, morphologiquement, qu'elles en sont plus éloignées et/ou plus isolées. Le degré de divergence croît en allant de 1 à 8. Dans le groupe de populations eurasiatiques les populations les plus divergentes sont celles qui habitent les grandes îles les plus isolées de la mer Méditerranée : Corse, Sardaigne et Crète.

Analyse des résultats cartographiques

Les figures 2 à 5 illustrent les variations de la longueur de l'aile (indicateur de taille), de la forme du bec (indicateur de régime alimentaire) et de la longueur du tarse (indicateur de la technique d'alimentation). Toutes ces figures indiquent une forte homogénéité, pour les caractères étudiés, chez les populations d'Europe centrale et d'Europe de l'Est (fig. 1, groupe 1) avec des variations interpopulationnelles inexistantes ou très légèrement clinales. Par contre des différences hautement significatives (test t) sont observées entre les populations d'Europe de l'Ouest et d'Europe méditerranéenne. Ces différences concernent soit des populations continentales au contact les unes des autres (variations clinales) soit des populations insulaires séparées des populations continentales les plus proches par des bras de mer.

La figure 2 nous montre que la longueur de l'aile diminue de façon clinale et significative lorsqu'on va vers le Sud et le Sud-Ouest. De plus une comparaison des chartes de longueur de l'aile entre mâles (fig. 2) et femelles (fig. 3) illustre le léger dimorphisme de taille entre mâles et femelles (les mâles étant légèrement plus grands) mais elle nous montre également que les résultats obtenus pour les femelles sont tout à fait similaires à ceux obtenus pour les mâles. Nous nous bornerons de ce fait à ne présenter par la suite que les résultats concernant les mâles, ceux-ci constituant le groupe le mieux échantillonné.

La longueur du bec décroît du Nord-Est vers le Sud-Ouest en Europe, suivant en cela la variation de taille (voir fig. 6a), mais elle augmente significativement en Afrique du Nord et aux Canaries où la diminution relative de la hauteur du bec s'accompagne d'un fort allongement de ce dernier.

Les figures 6b et 5 montrent des résultats similaires pour la longueur absolue et la longueur relative du tarse.

Discussion

L'analyse cartographique de la variation de certains caractères morphologiques chez *Parus caeruleus* nous montre que la taille des individus, estimée par la longueur de l'aile, varie de façon clinale et semble suivre la loi écologique de Bergmann qui stipule que la taille des individus tend, à l'intérieur d'une même espèce, à diminuer en allant des régions les plus froides de son aire de répartition vers les régions les plus chaudes.

En ce qui concerne les variations dans la forme du bec et la longueur du tarse elles pourraient être reliées à des variations dans l'environnement des oiseaux à l'intérieur de leur aire de distribution. Le climat, par exemple, devient plus doux (Ouest, climat océanique) ou plus chaud (Sud-Ouest, climat méditerranéen) le long d'un gradient Nord-Est à Sud-

Ouest. Une des hypothèses permettant d'expliquer la variation observée dans la longueur relative du bec (becs trapus dans le Nord-Est, becs longs et fins dans le Sud-Ouest) pourrait ainsi être une augmentation de la proportion de nourriture animale (invertébrés), par rapport à la nourriture d'origine végétale, dans le régime alimentaire des oiseaux lorsque l'on va vers le Sud-Ouest.

L'augmentation de la longueur relative du tarse dans le Sud de l'aire de répartition pourrait, quant à elle, être reliée à l'utilisation de plus en plus exclusive par la Mésange bleue, en Europe méditerranéenne et en Afrique du Nord, de forêts feuillues à feuillage persistant. Ce parallélisme entre augmentation de la longueur relative du tarse et l'utilisation de milieux *semper virens* peut être comparé à ce qui s'observe pour les mésanges des conifères. Ces espèces qui se nourrissent tout l'année sur des rameaux feuillés sont en effet caractérisées par des tarse proportionnellement plus longs que ceux des espèces de forêts décidues. Les caractéristiques morphologiques des oiseaux des îles Canaries semblent renforcer cette hypothèse. En effet, les Mésanges bleues de ces îles se distinguent des autres populations par leur utilisation plus ou moins exclusive d'un conifère, *Pinus canariensis*, pour leur recherche de nourriture et ce sont justement ces populations qui présentent les valeurs les plus fortes tant pour la longueur relative du tarse que pour sa longueur absolue. Ceci, ajouté à la forme de leur bec, a amené Grant (1979) à suggérer que la morphologie des Mésanges bleues des îles Canaries convergeait vers celle de la Mésange noire, *Parus ater*, une espèce Paléarctique typique des conifères dans la plus grande partie de son aire de distribution et absente des îles Canaries.

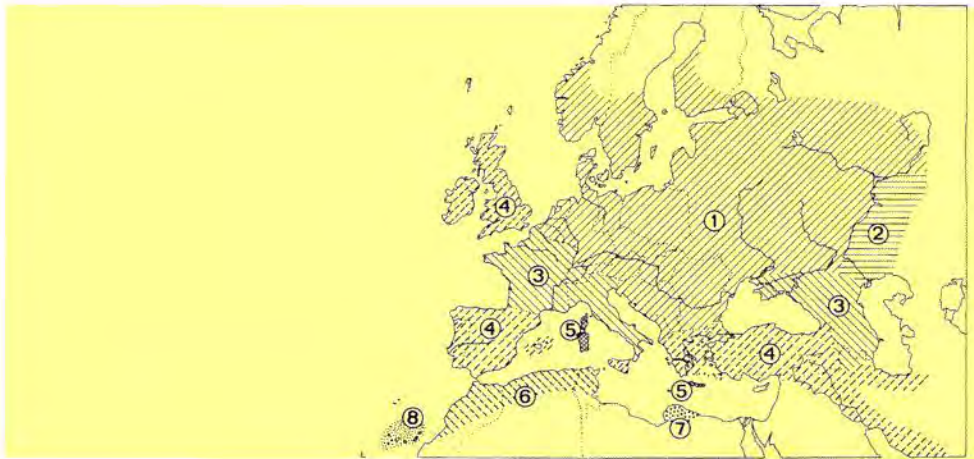
Conclusions

Il semble donc que l'essentiel des variations morphologiques observées chez *Parus caeruleus* soit d'ordre clinal et probablement lié à des modifications progressives de l'environnement en fonction de la latitude. Toutefois, l'accentuation de ces variations dans le cas de populations isolées suggère que l'isolement géographique, en créant des barrières aux flux géniques interpopulationnels, pourrait permettre une expression plus marquée de l'adaptation aux conditions locales.

La structure de population (au sens de Mayr 1963) observée pour la Mésange bleue correspond parfaitement au type de structure de population défini par le même auteur (Mayr, 1942) comme servant de prélude à la spéciation allopatrique en périphérie d'aire, à savoir un noyau central de populations fortement homogène entouré de populations périphériques divergeant d'autant plus des populations centrales qu'elles en sont plus éloignées, plus isolées et/ou soumises à des conditions environnementales différentes.

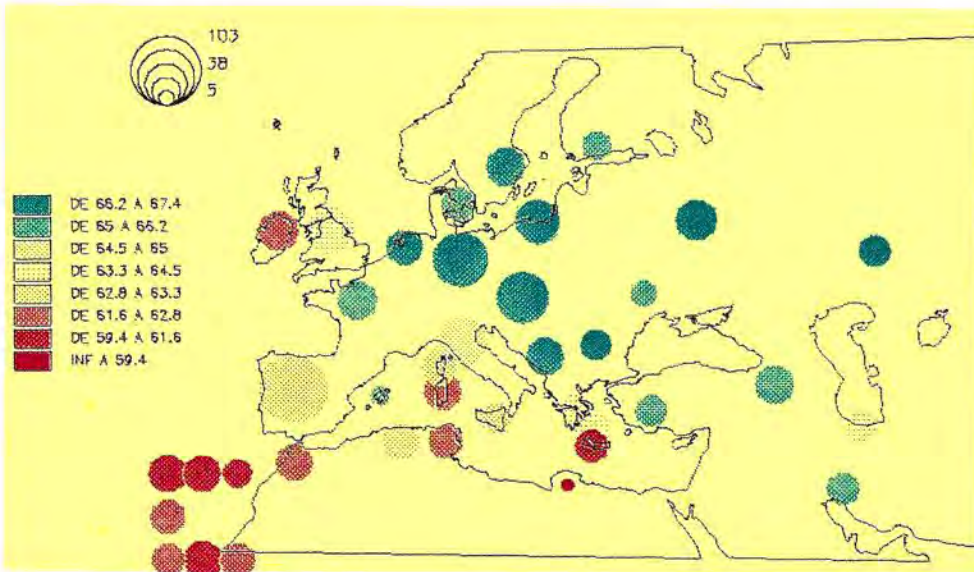
Références bibliographiques

- GRANT P. R., 1979, « Ecological and Morphological variations of Canary island Blue Tits », *Parus caeruleus* (Aves : Paridae).. *Journ. of the Linnean Society*, 103-129.
- MAYR E. 1942, *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.
- MAYR E. 1963, *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- VAURIE C. 1959, « The Birds of the Palearctic Fauna. A Systematic Reference ». I *Passeriformes*. London : Witherby.



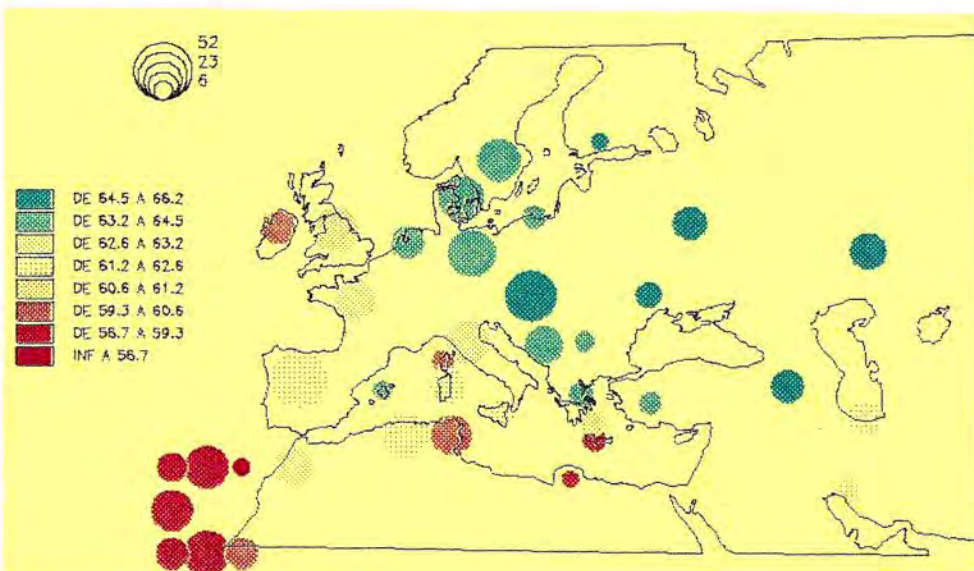
1. Aire de répartition de *Parus caeruleus*

Les huit zones ont été définies par analyse en composante principale sur des critères de mensuration



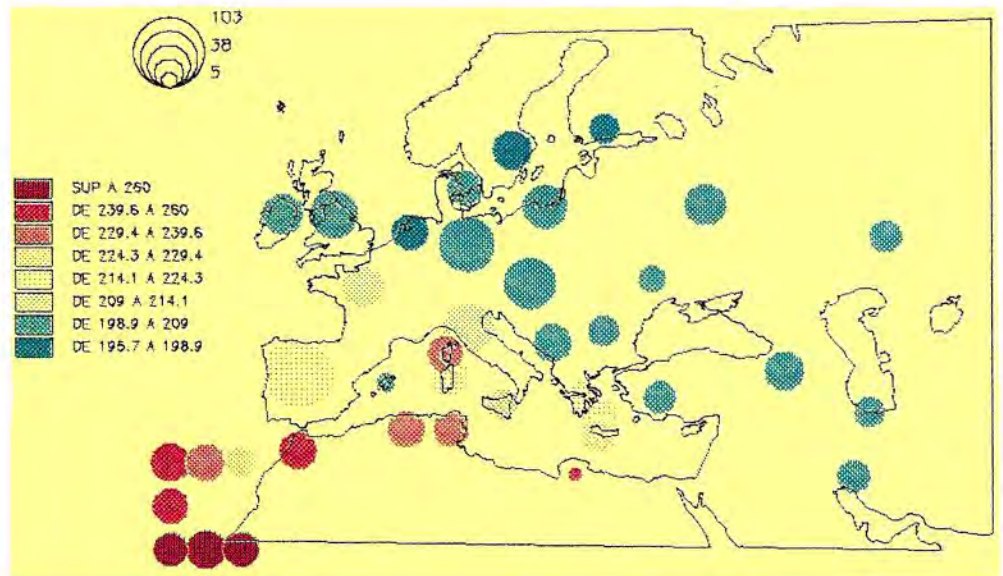
2. Longueur moyenne de l'aile chez les spécimens mâles (échelle en mm)

Les différences entre deux classes de couleur non adjacentes sont statistiquement significatives

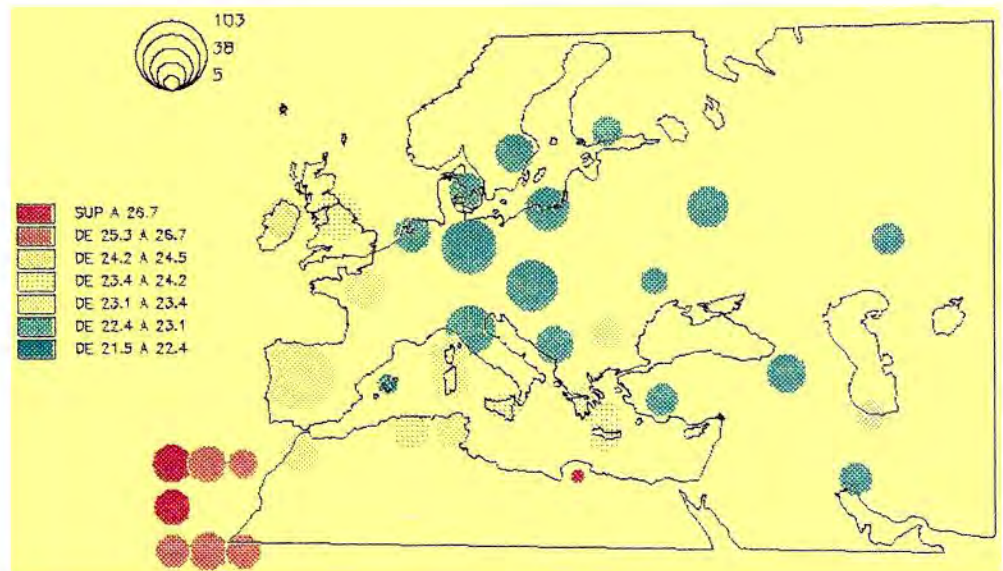


3. Longueur moyenne de l'aile chez les femelles (échelle en mm)

4. Forme du bec chez les mâles :
(longueur/hauteur) x 100



5. Longueur relative du tarse chez les mâles :
(longueur du tarse / longueur de l'aile) x 100



6. Principales variations des longueurs du bec et du tarse dans l'aire de répartition de *Parus caeruleus*

