

UNIVERSITE DE LIEGE
Faculté des Sciences
Service d'Ethologie et Psychologie Animale

**STRATEGIES ADAPTATIVES
DES OISEAUX GRANIVORES
DANS UNE ZONE SEMI-ARIDE**

**Le cas des moineaux domestiques *Passer domesticus* L.
et des moineaux espagnols *Passer hispaniolensis* TEMM.**

Dissertation présentée
pour l'obtention du grade
de Docteur en Sciences Zoologiques
par
Maxime METZMACHER
Licencié en Sciences Zoologiques

Année académique 1984 - 1985

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé à la Station d'Avertissements Agricoles de Misserghin, Algérie, et au laboratoire d'Ethologie de l'Université de Liège, Belgique.

Au directeur B. ARABI, de Misserghin, je désire adresser mes remerciements pour la confiance, la liberté de travail et l'hébergement dans sa station qu'il m'a accordés.

Au professeur J.C. RUWET, de Liège, qui m'a intéressé à la biologie de terrain, qui a mis à ma disposition les facilités matérielles de son laboratoire, et qui m'a fait profiter de ses remarques, je tiens à témoigner ici ma reconnaissance.

Je remercie aussi les professeurs F. BOURLIERE, M. CHARDON, Ch. JEUNIAUX, J. LECLERCQ, J.K. LINDSEY et le docteur R. LIBOIS d'avoir accepté de faire partie de mon jury, et de l'intérêt qu'ils portent à mes travaux.

Ma reconnaissance va aussi à messieurs R. LIBOIS et J.C. PHILIPPART, qui ont accepté de relire ce manuscrit et de me faire part de leurs remarques et de leurs conseils; ainsi qu'à messieurs P. DEVILLERS et N. MAGIS, qui ont fait de même pour sa première partie.

Messieurs P. AUQUIER, G. BELLOTE, M. KERGUELEN m'ont apporté leurs connaissances pour la détermination des végétaux, et monsieur N. MAGIS m'a conseillé pour celle des invertébrés. Je tiens à leur témoigner toute ma gratitude.

La forme de ce travail a aussi retenu l'attention de mesdemoiselles F. GOE, J. LAWALREE, madame B. HOSTE, monsieur J.F. CORNET et surtout de monsieur E. LAFONTAINE, qui a bien voulu l'examiner en entier. Que toutes ces personnes en soient vivement remerciées.

Cette étude n'aurait pu être menée à son terme sans le concours et les conseils de statisticiens et d'informaticiens. Je remercie vivement, pour la statistique, messieurs les professeurs J.K. LINDSEY, F. MONTFORT et G. SANTOS REIS, ainsi que mademoiselle G. MERSCH; pour l'informatique, messieurs D. DUBOIS, G. LAPLANCHE, M. NIHON, R. PALM, ainsi que les techniciens du CECTI.

Ce travail a aussi bénéficié des soins de madame D. HOANG, pour la dactylographie du manuscrit, et de madame V. MAES pour la réalisation des figures. A toutes deux, je dois également un grand merci.

Je n'oublie pas non plus messieurs les directeurs M. HADJADJ et M. MAHRAOUI qui m'ont hébergé dans les locaux du CFATA ou dans ceux de la Station de la Protection des Végétaux (Algérie), ainsi que monsieur le président R. Freire de Andrade pour son hospitalité dans le bâtiment de la Liga para a Protecção da Natureza (Portugal).

De nombreuses personnes m'ont apporté leur concours pour rassembler des données météorologiques; ainsi ai-je le plaisir de remercier messieurs B. ARABI, O. BEN MANSOUR, M. HOEBEKE, A. KINET, A.J. LANTERI, B. OCHANDO-BLEDA, et mademoiselle J. VANDERBORGHT.

Mes remerciements vont aussi au docteur A. DEMARET, président d'AVES, pour les facilités d'horaire qu'il m'a accordées dans mon nouveau travail. Grâce à sa compréhension, la dernière étape de cette entreprise a pu se dérouler normalement.

Ce travail, enfin, a été soutenu par l'Institut National de la Protection des Végétaux, l'Office National de l'Emploi, et par une bourse de voyage du Fonds Léopold III pour l'exploration de la nature en Afrique.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1	
PREMIERE PARTIE		
A. LA REPARTITION DES MOINEAUX EN ALGERIE : OBSERVATIONS		
COMPLEMENTAIRES	4	
Matériel et méthodes	4	
Résultats	5	
Discussion	5	
B. MOINEAUX DOMESTIQUES ET MOINEAUX ESPAGNOLS DANS UNE REGION DE L'OUEST ALGERIEN : ANALYSE COMPARATIVE DE LEUR MORPHOLOGIE EXTERNE		10
Matériel et méthodes	10	
Les moyens de capture	10	
La constitution des échantillons	10	
Les échantillons collectés pour la discrimination des phéno- types	10	
Les échantillons destinés à l'étude morphologique	11	
Les critères d'âge	11	
Les caractères mesurés	11	
Le traitement mathématique des données	12	
Résultats	12	
Variations interspécifiques des mâles	12	
Variations qualitatives	12	
L'indice crânien	12	
La coloration du bec	12	
Variations quantitatives	13	
Analyse biométrique univariée		
Les corrélations		
La variabilité		
L'analyse en composantes principales	13	
Variations interspécifiques des femelles	17	
Variations qualitatives et quantitatives	17	
L'analyse en composantes principales	17	
Variations intraspécifiques	20	

Variations intraspécifiques qualitatives	20
La coloration des plumes du talon des moineaux espagnols mâles	20
Variations intraspécifiques quantitatives	20
Le dimorphisme des classes d'âge du moineau espagnol	20
Le dimorphisme sexuel	20
La mesure multidimensionnelle du dimorphisme de l'âge et du sexe	20
Discussion	22
Variations interspécifiques	22
Variations intraspécifiques : le dimorphisme sexuel	23
C. MOINEAUX DOMESTIQUES ET MOINEAUX ESPAGNOLS DANS L'OUEST ALGERIEN :	
APERCU DES VARIATIONS REGIONALES DE LA MORPHOLOGIE EXTERNE	24
Méthodes	24
Le traitement statistique des données	25
Résultats	26
Variation des dimensions	26
Variation de la couleur du plumage	27
Discussion	27
DEUXIEME PARTIE	
ESTIMATIONS DES DEPREDATIONS AVIAIRES DANS LES CHAMPS DE CEREALES	28
Matériel et méthodes	28
Zone d'étude	28
Méthode d'échantillonnage	28
Descripteurs des parcelles et des stations	30
Méthodes d'analyse	30
Traitements statistiques	31
Variance parcellaire	31
Coefficients de corrélation et de régression multiple	31
Tableaux de contingence	31
Analyse discriminante multivariée	31
Fichiers de données et programmes de calcul	32
Résultats et discussion	32
Variations interparcellaires	32
Analyse de la distribution des pertes parcellaires	32
Variations intraparcellaires	37
Pourcentage de perte stationnel	37
Longueur moyenne des pieds	39

Rendement	39
Variations intra et interparcellaires: résumé	49
Résultats et perspectives d'échantillonnage	50
Conclusions	52

TROISIEME PARTIE

A. LE MENU DES JEUNES MOINEAUX DOMESTIQUES ET ESPAGNOLS	54
Matériel et méthodes	54
Colonies étudiées	54
Collecte et conservation	55
Tri, dénombrement et nature du matériel	55
Invertébrés	55
Végétaux	56
Modes d'expression des résultats	56
Limites méthodologiques	57
Résultats et discussion	57
Caractères du menu	57
Richesse	57
Nombre d'aliments par contenu stomacal	62
Fréquence et constance	62
Cas du moineau espagnol	62
Invertébrés	62
Végétaux	63
Cas du moineau domestique	63
Invertébrés	63
Végétaux	63
Modifications saisonnières	67
Comparaison du menu des deux moineaux	67
Structure du menu	70
Eclectisme et spécialisation des adultes	72
Conclusions	74
B. LE MENU DES MOINEAUX ESPAGNOLS VOLANTS	75
Zones d'étude	75
Matériel et méthodes	75
Résultats	75
Discussion	76

QUATRIEME PARTIE

COMPARAISON DE LA REPRODUCTION DU MOINEAU DOMESTIQUE ET DU MOINEAU ESPAGNOL	79
Zones d'étude, données climatiques et méthodes	80
Zones d'étude	80

Données climatiques	80
Méthodes	80
Les gonades	80
Les colonies étudiées	80
Le traitement mathématique des données	82
Résultats et discussion	82
Conditions climatiques	82
Caractères des populations étudiées	83
Sédentarité et nomadisme	83
Distribution spatiale des classes d'âge du moineau domestique ..	83
Nombre de nicheurs	83
Rapport des sexes	85
Sex-ratio des poussins	85
Sex-ratio des adultes et immatures	85
Variations saisonnières de la taille des gonades	87
Résultats de la nidification	90
Phénologie de la nidification	90
Nombre de pontes	92
Distribution saisonnière des pontes	92
Pontes précoces et pontes tardives	92
Taille de ponte	93
Variations saisonnières et interannuelles de la taille de	
ponte	96
Succès de l'éclosion	96
Oeufs non éclos	101
Succès de l'envol	101
Age et mortalité des poussins	101
Succès de la reproduction du moineau domestique	104
Age et mortalité des poussins	
Productivité annuelle moyenne	105
Causes de mortalité	105
Causes d'échec de la reproduction du moineau espagnol	107
Succès de la reproduction et taille de ponte	107
Conclusions	108

CINQUIEME PARTIE

ETUDE REGIONALE DE LA REPRODUCTION DU MOINEAU ESPAGNOL	111
Matériel et méthodes	111
Localisation géographique des colonies	111

Estimation de l'importance des colonies et relevé de végétation	113
Examen des colonies	113
Cas particulier : colonie arboricole de moineau domestique	113
Traitement des données	114
Résultats	114
Caractères des colonies	114
Caractère de la végétation	114
Essences végétales	114
Physionomie végétale	116
Hauteur de la végétation	116
Préférence pour certains végétaux	116
Emplacement des colonies	116
Cultures	116
Eloignement d'un point d'eau	116
Fermes	117
Altitude	117
Importance des colonies	117
Nombre de nids	117
Surface et importance des colonies	117
Importance des effectifs	118
Variations spatiales des effectifs	119
Structure des colonies	119
Distribution des nids	119
Densité des nids dans différents secteurs d'une colonie	121
Relation entre la taille de ponte et la situation du nid	121
Dynamique de la reproduction	123
Chronologie de la reproduction	123
Succès de la reproduction	126
Taille de ponte	126
Succès à l'éclosion	126
Succès à l'envol	126
Causes d'échecs	127
Colonie arboricole de moineaux domestiques	128
Discussion	128
Caractères des colonies	128
Structure des colonies	129
Reproduction sédentaire et itinérante	129
Succès de la reproduction	130
Taille de ponte	130
Oeufs non éclos	130

Succès à l'envol	130
Colonies arboricoles de moineaux domestiques et colonies de moineaux espagnols	131
Conclusion	132

SIXIEME PARTIE

BUDGETS D'ACTIVITE ET BILANS ENERGETIQUES DANS UNE COLONIE DE MOINEAUX ESPAGNOLS. INFLUENCE DU VENT SUR LE SUCCES DE LA REPRODUCTION	135
Site d'étude	135
Matériel et méthodes	136
Population étudiée	136
Les adultes	136
Les jeunes	136
Données climatiques	138
Caractéristiques de la population étudiée	139
Importance de la population	139
Situation des nids	139
Taille des pontes	139
Succès de la reproduction	139
Prédation	139
Mortalité des adultes	139
Chronologie du cycle de reproduction	140
Analyse des différentes activités	140
Construction	140
Comportements agonistiques	140
Parades et accouplements	143
Repos et incubation	143
Repos	143
Cris	143
Toilette	144
Incubation	144
Couvaison et élevage des jeunes	144
Couvaison	144
Elevage des jeunes	145
Activités diverses	145
Vols	145
Réactions aux prédateurs	146
Estimations des bilans énergétiques des adultes	155
Remarques préliminaires	155
Dépenses énergétiques nocturnes	155
Dépenses énergétiques diurnes	159

Coût de la formation des oeufs	160
Coût de l'incubation et de la couvaison	160
Economie d'énergie due au nid	163
Mortalité des adultes	163
Bilans énergétiques de la population d'adultes	163
Estimations des bilans énergétiques des poussins	164
Eclosions	164
Croissance	164
Besoins énergétiques journaliers	164
Mortalité des poussins	165
Bilans énergétiques de la population de poussins	165
Discussion	171
Budgets d'activité et bilans énergétiques : limites méthodo- logiques	171
Bilans énergétiques	172
Incidence du vent	173
Parades	173
Remarques finales	174
SEPTIEME PARTIE	
DISCUSSION ET CONCLUSIONS GENERALES	175
Discussion générale	175
Chronologie de la reproduction	175
Début de la nidification	175
Fin de la nidification	176
Reproduction coloniale	176
Synchronisme de la reproduction	178
Stratégies reproductives des moineaux	179
Stratégies adaptatives des oiseaux granivores	179
Conclusions générales et résumé	186
BIBLIOGRAPHIE	189
ANNEXES	206

We believe that understanding the relationships of granivorous birds in agricultural ecosystems and framing appropriate management strategies and tactics rely upon discerning the underlying exploitation systems of the birds.

(Wiens et Johnston, 1977)

INTRODUCTION GENERALE

L'opinion de Wiens et Johnston, placée en exergue, sera partagée par de nombreux biologistes. Dans leur esprit, elle ne fait d'ailleurs que répéter celle qu'en 1955 déjà, Morel et Bourlière avaient émise à propos de la lutte contre Quelea q. quelea, à savoir que : celle-ci " n'a de chances de se révéler efficace que si elle s'accompagne d'une étude biologique approfondie de l'espèce (...) ; elle seule peut nous révéler les "points sensibles" du cycle vital et nous permettre, par la connaissance précise des taux de natalité et de mortalité, de suivre d'une année sur l'autre l'action des divers moyens de destruction ".

Cette répétition n'est cependant pas inutile car, dans de nombreux pays, ce conseil de sage n'a pas été suivi (Dyer et Ward, 1977). Au contraire, l'homme, préoccupé par l'aspect économique de la déprédation de ses récoltes, a d'habitude choisi l'action directe contre les responsables - ou supposés tels - des ravages. Lui emboîtant le pas, l'administration qui s'occupe de la protection des végétaux a tenté d'accroître son efficacité en la généralisant à l'échelle d'une région ou d'un pays. L'esprit de routine aidant, cette mesure a ainsi été reconduite d'année en année et ce, la plupart du temps, sans évaluer son rapport "coût-bénéfice" (Dyer et Ward, 1977)..

Dans l'ensemble, ce scénario brièvement esquissé vaut aussi pour l'Algérie (1), avec une nuance importante toutefois : fin 1976, en effet, la Direction de l'Institut National de la Protection des Végétaux décidait l'étude des présumés déprédateurs des céréales, en l'occurrence des moineaux espagnols et des moineaux domestiques.

Dans ce pays, ces granivores nichent à la fois dans la campagne et au voisinage de l'homme. Il s'agit d'habitats bien différents car dans ce dernier cas, l'irrigation amortit les variations saisonnières des ressources. De plus, ils y trouvent aussi des cavités où nicher au printemps et où s'abriter les nuits d'hiver. Dans une même zone climatique, cette différence d'habitat peut avoir engendré différents systèmes d'exploitation des ressources. L'intérêt d'une compréhension approfondie de la structure et de la dynamique de ces systèmes n'est pas seulement utilitaire, c'est-à-dire favorable à une meilleure protection des cultures, il est aussi fondamental, car l'étude des populations apparentées et sympatriques peut constituer un test des hypothèses liées, par exemple, à la théorie des stratégies démographiques (Barbault et Lecordier, 1977).

Ainsi nommés par Pitelka et al. (1974), ces systèmes d'exploitation sont le résultat d'une combinaison de traits démographiques ou biologiques, qui ne peut être appréhendée dans toute sa complexité par des études à court terme. Cela explique que les approches na-

(1) Un aperçu de la lutte menée dans ce pays sera présenté en annexe de l'introduction générale.

turalistes se limitent en général à l'étude de l'une ou l'autre des stratégies qu'ils intègrent. Parmi celle-ci, les stratégies de reproduction ont particulièrement retenu l'attention des chercheurs (voir par exemple, à propos des oiseaux, les travaux de Lack, 1954, 1956, 1968 ; Cody, 1966 ; Seel, 1968a, 1968b, 1969 ; Blondel, 1975 ; Dyer et al., 1977 ; Järvinen, 1983 ; ...).

Dans ce travail, la démarche adoptée est fort semblable à celles des auteurs précédents. Elle est en effet centrée sur une analyse comparée des stratégies reproductives des moineaux domestiques et des moineaux espagnols. Dans cette optique, la fécondité, qui est un caractère particulièrement accessible à l'analyse, sera plus spécialement étudiée. Elle le sera notamment dans le cadre de la théorie de Mac Arthur et Wilson (1967) qui prévoit que l'instabilité de l'habitat favorise l'optimisation du paramètre r . Ainsi permettra-t-elle d'éprouver, sinon la validité de cette théorie, du moins sa portée.

Cette démarche ne peut cependant nous donner qu'une vue limitée de ces stratégies. Pour disposer d'une image plus complète de leur ajustement au milieu, une autre approche est nécessaire. Celle-ci consiste à les analyser sous l'angle des modalités d'allocation de l'énergie et du temps en budgets interdépendants (Blondel, 1979). Cependant, seul le moineau espagnol a pu bénéficier d'une telle approche.

En observant des moineaux et en quantifiant leurs activités au sein de leur colonie, on peut estimer la part d'énergie qu'ils prélèvent dans leur milieu. Mais, faute de pouvoir les suivre, on ignore la dimension des zones qu'ils prospectent et, dans celles-ci, la distribution des ressources utilisées. Ces paramètres sont importants, car ils nous permettent d'apprécier le caractère indésirable de leurs populations. De plus, ils peuvent aussi nous renseigner sur la stratégie de recherche de la nourriture dont dépendent leurs performances reproductives. L'étude de la répartition des pertes en grains dans les champs de céréales permet d'aborder ce problème et, dans la foulée, d'apporter à l'agronome une estimation de l'importance des déprédations aviaires. J'en ai donc aussi entrepris l'analyse. L'examen des contenus stomacaux permettait d'obtenir d'autres renseignements sur les stratégies alimentaires des moineaux. Il a donc également retenu mon attention.

En résumé, l'étude des stratégies reproductives et des stratégies alimentaires constitue le principal objectif de ce travail. Ces deux composantes des systèmes d'exploitation des moineaux sont examinées dans deux habitats différents, pour voir si elles varient de l'un à l'autre et, dans l'affirmative, comment elles le font et en fonction de quels facteurs.

Mais, avant de poursuivre cet objectif, l'identité de nos acteurs devait être précisée. La taxonomie des moineaux a en effet longuement préoccupé les systématiciens et les évolutionnistes. Si Meise (1936) et Johnston (1969a) ont fortement clarifié le problème, il n'en demeurerait pas moins que l'Oranie n'avait guère retenu leur attention. C'est pourquoi, avant d'aborder l'étude des stratégies adaptatives, j'en ai d'abord complété les cartes de répartition des différentes formes de moineaux, et de les situer dans leur contexte algérien. Pour tester les résultats de l'examen de la coloration du plumage, des analyses biométriques de la morphologie ont ensuite été entreprises. Celles-ci l'ont été aussi dans l'espoir de

trouver des moyens complémentaires de détermination des femelles. Enfin, les analyses biométriques offraient l'opportunité de chercher dans la morphologie des moineaux des traces de leur adaptation au milieu. J'ai donc tenté d'exploiter cette occasion au niveau local, ainsi que, brièvement, au niveau régional.

Ce préambule, divisé en trois sections, constitue la première partie de cette thèse.

La deuxième et la troisième sont consacrées à l'étude indirecte des stratégies alimentaires via, dans la deuxième, l'analyse des dégâts d'oiseaux dans les champs de céréales, et, dans la troisième, l'étude du menu des moineaux.

Les autres parties, enfin, traitent de leurs stratégies reproductives.

D'une manière classique, la quatrième partie compare celle du moineau domestique à celle de son congénère. Les deux suivantes sont consacrées à la reproduction du moineau espagnol : la cinquième rend compte de ses variations régionales, tandis que la sixième tente d'évaluer les bilans énergétiques d'une colonie. Elle intègre de ce fait toute une série de données présentées dans les autres parties de ce travail. Quant à la septième, elle concerne la discussion et les conclusions générales.

PREMIERE PARTIE

A. LA REPARTITION DES MOINEAUX, EN ALGERIE OBSERVATIONS COMPLEMENTAIRES

Meise (1936) a donné une première vue d'ensemble sur la répartition des moineaux domestiques, des moineaux espagnols et de leurs hybrides dans le bassin méditerranéen. Ensuite, Johnston (1969a) a poursuivi ce travail. Pour le nord-ouest de l'Afrique, celui-ci s'est également enrichi des apports de Heim de Balsac et Mayaud (1962), et de Summers-Smith et Vernon (1972).

Pour l'Algérie enfin, la compilation la plus récente sur le sujet est celle de Ledant et al. (1982). Ces divers travaux montrent que l'est algérien a bénéficié du maximum d'observations et de collecte d'échantillons, notamment de la part de Meise (1936) et de Johnston (1969a). Pour tenter de réduire ce déséquilibre, j'ai prospecté l'ouest du pays. Différentes personnes m'ont également communiqué leurs données inédites. Toutes ces informations sont ici résumées et intégrées aux données existantes.

MATERIEL ET METHODES

L'étude de l'hybridation concerne 211 mâles collectés dans trois endroits du nord-ouest algérien et dans une oasis du sud-ouest (tableau 1a.1) Misserghin est situé à 15 km au sud-ouest d'Oran, Sidi Bakhti à 35 km à l'ouest-sud-ouest, et Bêchar à 580 km au sud-ouest.

Tableau 1a.1 : localités, périodes et moyens de capture des moineaux mâles étudiés pour l'hybridation

Localité (1)	Période	Nombre	Moyen de capture
Misserghin I	Nov 1976 - fin Avr 1977	33	Trappe
Misserghin II	"	125	Filets droits
Sidi Bahkti	Avr - Mai 1977	45	" "
Bêchar	Fév - Mar 1977	8	Piège à ressort

(1) Misserghin I et II sont distants d'environ 6 kilomètres.

Les oiseaux sacrifiés ont été classés comme adultes ou sub-adultes en fonction du degré de pneumatisation du crâne (Svensson, 1975).

Un indice d'hybridation a été calculé en suivant les indications de Johnston (1969 a et b). Il requiert l'examen de six caractères du plumage, à savoir : les plumes de la calotte, de l'épaule, du dos, du croupion, de la bavette et des flancs. Sa valeur minimale, pour le phénotype domesticus, vaut 0, tandis que sa valeur maximale, pour le phénotype hispaniolensis, vaut 17.

RESULTATS

Les histogrammes de la fig. 1a.1 culminent aux extrémités de l'indice d'hybridation. Ils confirment ainsi l'existence de deux populations bien distinctes dans les moineaux d'Oranie.

Pour l'Algérie, ces données jointes à celles de la littérature (Johnston, 1969a; Ledant et al., 1981), et aux observations de terrain (annexe 1a.1.) complètent les cartes de répartition des moineaux dressées par Summers-Smith et Vernon (1972) (fig. 1a.2 et 1a.3).

Ces figures montrent que des populations phénotypiquement peu hybrides occupent l'ouest algérien. Du centre à l'est, la situation est plus complexe, car une mosaïque de localités à hybrides, liées aux milieux habités, chevauche l'aire de répartition du moineau espagnol, une situation que Short (1969) qualifie de zone d'hybridation et de recouvrement. Sur la limite sud de l'aire de reproduction du moineau espagnol, quelques oasis présentent un double signe, lorsque le phénotype domesticus "pur" s'y trouve seul au printemps (Summers-Smith et Vernon, 1972), et accompagné d'hybrides en hiver (Dupuy, 1969; Jacob, comm. pers.). Un tel contraste pourrait traduire une migration des hybrides.

DISCUSSION

La situation complexe qui vient d'être décrite évolue-t-elle et, dans l'affirmative, dans quel sens ?

Dans l'ouest du Maghreb, apparemment, elle n'a pas fondamentalement changé depuis les observations de Hartert (in Heim de Balsac et Mayaud, 1962), qui datent d'au moins 50 ans. Dans l'est, cela ne semble pas non plus être le cas (Johnston, 1969 a). Toutefois, sur la bordure tunisienne de cette zone, l'influence du phénotype domesticus s'accroît (Bortoli, 1969. Summers-Smith et Vernon, 1972). Enfin, dans certaines oasis du sud algérien, l'importance de l'hybridation des moineaux aurait fortement fluctué au cours de ce siècle (Heim de Balsac et Mayaud, 1962). Johnston (1969a) propose une explication plausible à de tels changements : certains moineaux espagnols, hivernant dans les oasis, pourraient s'y sédentariser et s'y croiser avec le moineau domestique et, par introgression génétique, modifier le phénotype des populations de celles-ci.

Par ailleurs, le moineau domestique semble coloniser les dernières oasis algériennes. Pendant l'hiver 1978 en effet, Jacob (comm. pers.) a noté sa présence à Timimoun, où, en 1971 encore, Summers-Smith et Vernon (1972) signalaient son absence.

En dehors du Maghreb, la stabilité des zones d'hybridation régulière a également été discutée. Ainsi, dans la péninsule italienne et depuis l'étude de Meise (1936), peu de changements phénotypiques ont été observés (Johnston, 1969a). C'est pourquoi, Johnston accorde le statut d'espèce à ces populations de moineaux. Certains résultats du centre et du sud de la péninsule pourraient cependant traduire un changement en faveur du phénotype domesticus. Johnston pense qu'il s'agit là plutôt d'un artefact. A mon avis, la constance temporelle des valeurs de l'indice d'hybridation de deux populations insulaires (Johnston, 1969a, p.133) ne prouve pas ipso facto celle des populations de la péninsule, car il y a là risque de tirer argument de situations différentes. La stabilité des zones hybrides, il est vrai, est un phénomène courant (Bigelow, 1965; Hunt et Selander, 1973; Mayr, 1974), et la formation d'une nouvelle espèce par hybridation est un mode de spéciation plausible (Templeton, 1981). Mais pour se stabiliser, cette nouvelle entité devrait s'isoler reproductivement des deux espèces parentes. Pour le sud italien, cet isolement paraît aisé, mais pour le nord il me semble moins évident.

En conclusion, le problème de l'hybridation des moineaux demande un complément de recherches. Il est souhaitable, notamment, de lier son étude aux facteurs de l'environnement et à la densité des populations. A ce propos, il faut noter que les très grandes colonies de moineaux espagnols sont moins fréquentes en Tunisie et dans l'Algérois qu'au Maroc et dans l'Oranie (Bortoli, 1969; Bellatreche, comm. pers.; obs. pers.).

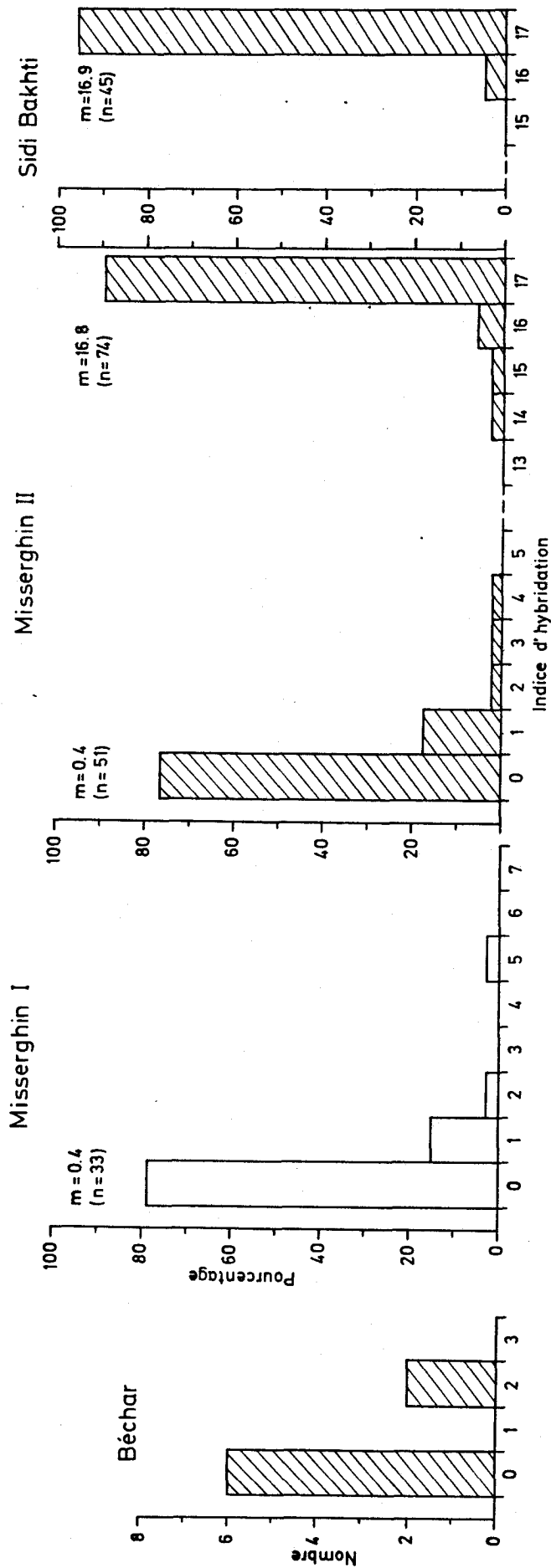


Fig. 1a.1. Fréquence des différentes valeurs de l'indice d'hybridation dans cinq échantillons de moineaux collectés dans quatre zones de captures. Les histogrammes hachurés correspondent aux deux classes d'âge réunies, ceux non hachurés aux adultes uniquement. m : moyenne de l'indice; n : effectif de chaque échantillon.

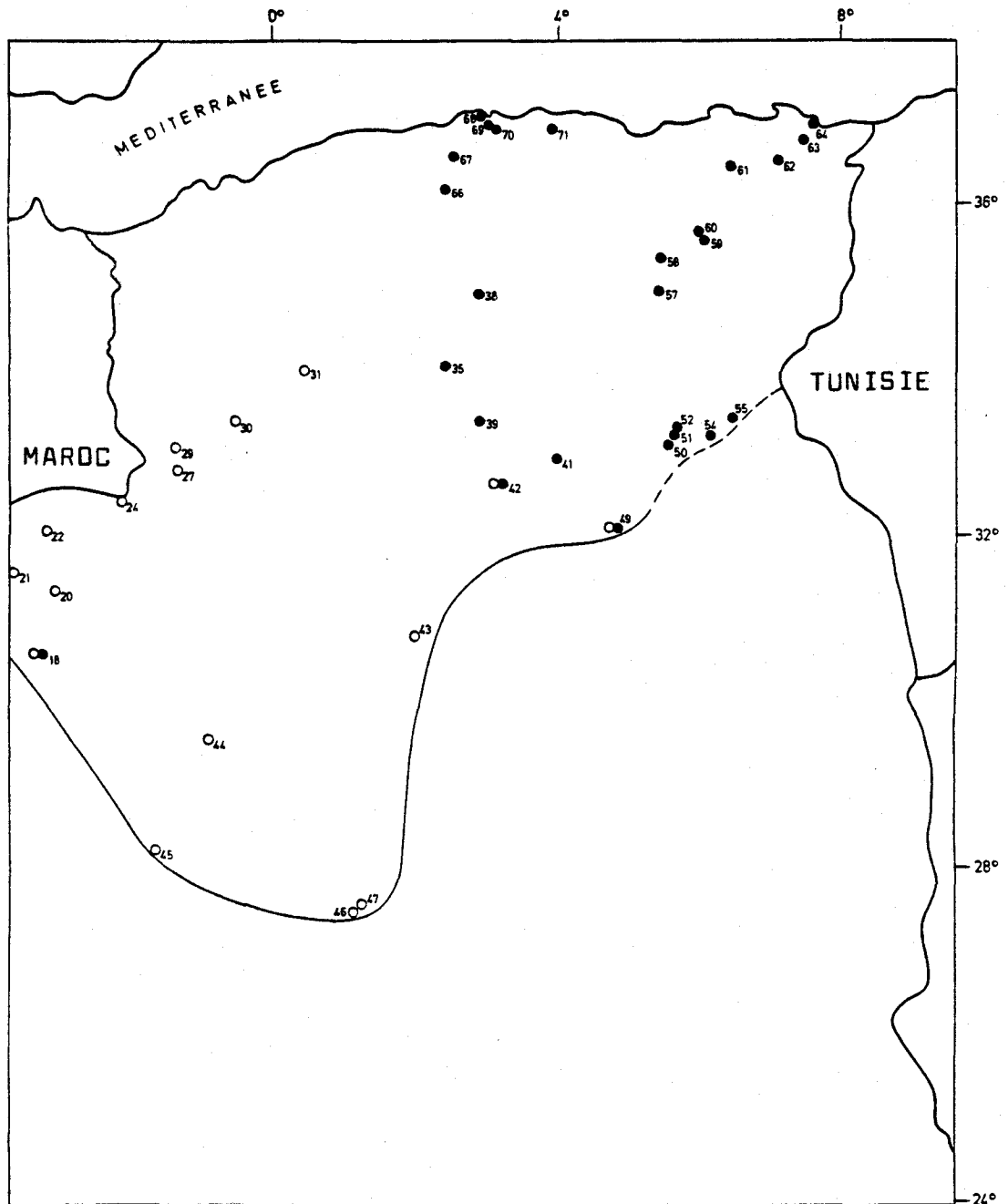


Fig. 1a.2. Répartition de *Passer domesticus* et des hybrides *P. domesticus* x *hispaniolensis* en Algérie.
 ○ *P. domesticus*, ● *P. domesticus* x *hispaniolensis*.
 Pour *P. domesticus*, seules les observations proches de sa limite sud sont indiquées.

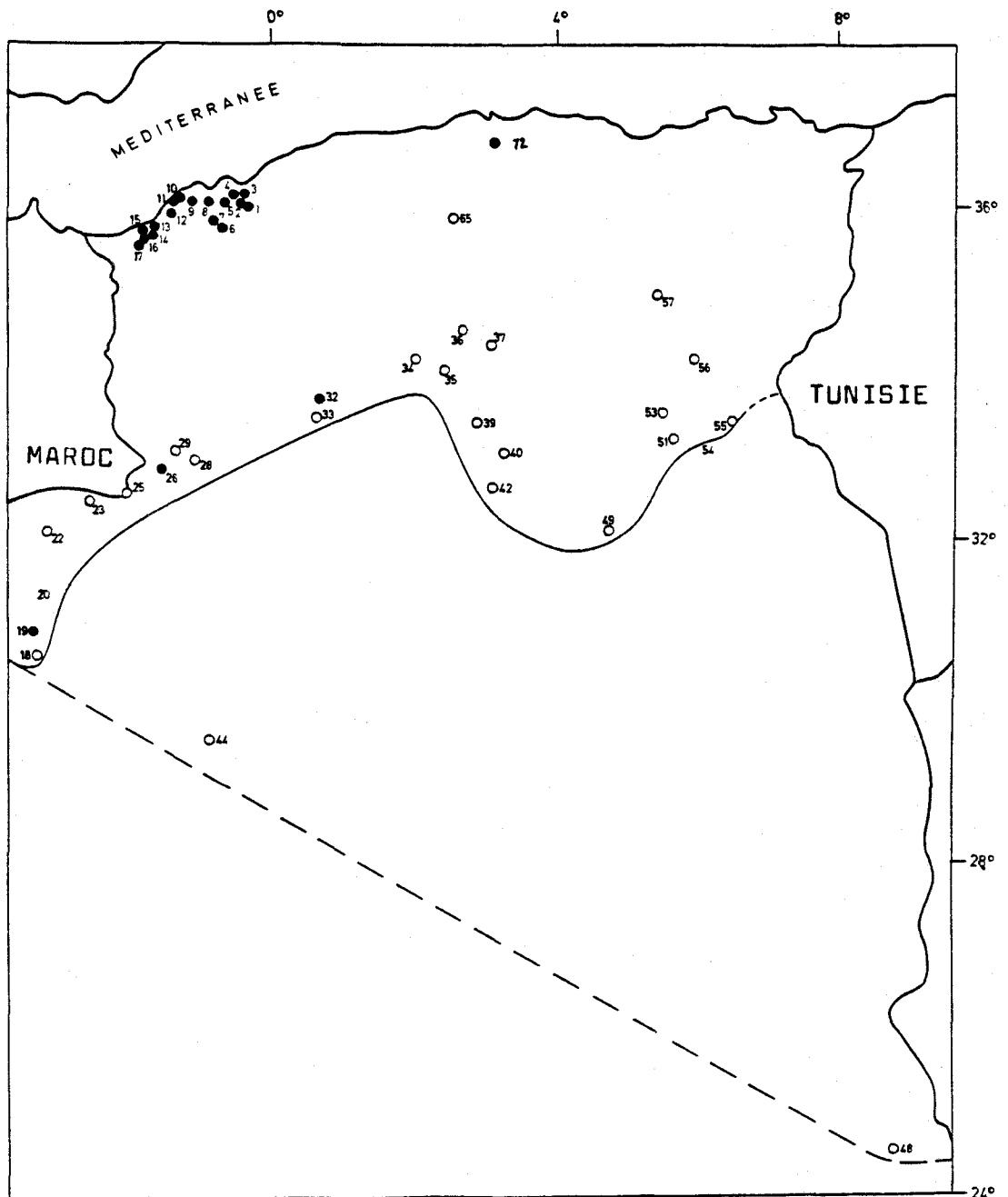


Fig. 1a.3. Répartition de *Passer hispaniolensis* en Algérie.
 ● sites de nidification; ○ autres observations à la limite sud de l'aire de reproduction (—); - - -, limite sud d'apparition.

B. MOINEAUX DOMESTIQUES ET MOINEAUX ESPAGNOLS
DANS UNE REGION DE L'OUEST ALGERIEN :
ANALYSE COMPARATIVE DE LEUR MORPHOLOGIE EXTERNE

Depuis le XIX^{ème} siècle, la morphologie externe des moineaux domestiques, des moineaux espagnols, et de leurs hybrides a été l'objet de multiples recherches principalement axées sur les concepts d'adaptation, d'évolution et de spéciation (voir, par exemple, Meise, 1936; Selander et Johnston, 1967; Johnston 1969a et b). Il semble cependant que, jusqu'à présent, seul Bachkiroff (1953) ait comparé la morphologie de populations sympatriques de ces moineaux. Cet auteur n'a toutefois pas entrepris d'analyse statistique de ses résultats. Mes observations ayant confirmé l'existence de deux populations dans les moineaux d'Oranie (cf. partie 1 a), il m'était dès lors possible de poursuivre le travail de cet auteur et de tenter d'évaluer le caractère adaptatif des différences observées.

Dans un but taxonomique, j'ai également examiné la possibilité d'identifier les deux phénotypes sur la base de caractères biométriques. Ensuite, j'ai analysé les variations dues à l'âge, pour le moineau espagnol, et celles liées au sexe, pour les deux taxa.

MATERIEL ET METHODES

Les moyens de capture

Les oiseaux ont été pris à l'aide de filets droits et d'une trappe. Utilisée à Misserghin I (cf. partie 1 a), celle-ci était copiée sur le modèle de Palmer (1972). Elle contenait comme appelants un mâle et une femelle de moineau domestique.

La constitution des échantillons

Les échantillons collectés pour la discrimination des phénotypes

Dans les populations peu hybridées de l'ouest algérien (cf. partie 1 a), les mâles de Passer domesticus et de P. hispaniolensis sont aisément reconnaissables.

La détermination des femelles, en revanche, est plus délicate. C'est pourquoi, à Sidi Bakhti, durant les saisons de reproduction de 1976 et 1977, 30 femelles ont été capturées près de colonies où les mâles étaient tous des P. hispaniolensis. L'examen de leur plumage a montré qu'elles avaient toutes le dos très contrasté, c'est-à-dire rayé de crème, brun et noir. Les flancs de 27 d'entre elles présentaient aussi des raies grises bien visibles, dont la forme et la disposition rappelaient les raies noires des mâles. Enfin, 26 exemplaires avaient le menton grisâtre. Cet examen confirme donc les caractères distinctifs relevés par Harrison (1961).

Quant aux autres femelles utilisées dans cette étude, l'étiquette d'hispaniolensis leur a été attribuée dans la mesure où elles présentaient deux des trois caractères mentionnés ci-dessus. Celles n'en ayant qu'un furent considérées comme indéterminées; celles enfin qui n'en avaient aucun ont été considérées comme domesticus. L'examen de 33 femelles capturées à Misserghin en avril-mai 1976-77, dans une colonie où tous les mâles étaient des P. domesticus, avait en effet montré que leur dos, comportant davantage de brun marron, était moins contrasté que celui des femelles de Sidi Bakhti et que leurs flancs ne présentaient pas de larges raies grises, même si souvent ils étaient finement striés.

Les échantillons destinés à l'étude morphologique

L'étude biométrique concerne 48 mâles et 63 femelles (voir annexe 1b.1 pour les 108 ex. déterminés) capturés de mi-novembre 1976 à mi-janvier 1977, en cinq séances de plusieurs jours chacune.

Pour l'analyse de l'ossification crânienne, les captures, prolongées jusqu'en mai 77, ont permis d'observer un total de 150 mâles (50 domesticus et 100 hispaniolensis) et de 103 femelles (50 domesticus, 50 hispaniolensis et 3 ex. indéterminés).

Enfin, pour la coloration des plumes du talon des moineaux espagnols mâles, 91 spécimens de l'échantillon précédent ont été examinés.

Pour le moineau domestique, les échantillons proviennent de Misserghin I; pour le moineau espagnol, ils sont issus, en hiver, de cette localité, et en saison de reproduction de Sidi Bakhti (cf. partie 1a).

Les critères d'âge

Pendant une partie de l'année, le degré de pneumatisation du crâne, couramment qualifié d' "ossification", permet de séparer adultes et sub-adultes. Dans ce travail, il a été évalué à l'aide d'un indice crânien comportant cinq stades d'ossification croissante (Svensson, 1975).

Les caractères mesurés

Cinq dimensions linéaires ont été mesurées (Svensson, 1975) : la longueur d'aile maximale, celle de la queue, celle du tarse, celle du bec (du bord antérieur de la narine externe à la pointe du bec), ainsi que la hauteur du bec. Aile et queue ont été mesurées au mm près, et les autres dimensions avec une précision de 0.1 mm.

Le traitement mathématique des données

Pour chacune des cinq dimensions étudiées, l'hypothèse d'égalité des moyennes entre échantillons a été testée. Lorsqu'il n'y avait pas égalité des variances, cette hypothèse a été vérifiée à l'aide des tests non paramétriques de Brown-Forsythe et de Welch (Dixon et Brown, 1977). Dans 29 cas sur 30, elle a été acceptée au seuil de sécurité de 5%, et dans un cas à celui de 3%. Les échantillons des cinq séances de captures seront donc regroupés par catégorie d'oiseaux et par caractère. La liste de ces échantillons regroupés, ainsi que les paramètres statistiques de leurs caractères, sont donnés dans l'annexe 1b.1.

Pour ces nouveaux échantillons, l'étude des variations biométriques a requis des analyses de variance à un ou deux critères de classification. Au niveau multidimensionnel, ces variations ont fait l'objet d'une analyse en composantes principales. Il s'agit d'une technique qui n'introduit à priori aucune subdivision, ni entre variables, ni entre individus (Dagnelie, 1975). Elle est donc appropriée pour déceler la présence de sous-groupes au sein d'un ensemble d'individus. Dans cette étude, les composantes principales ont été extraites d'une matrice de corrélation.

Enfin, la distance généralisée de Mahalanobis, corrigée pour de petits échantillons (Lachenbruch, in Mersch, 1973), a été calculée pour l'estimation multidimensionnelle des dimorphismes existant entre des groupes appariés de moineaux.

Les programmes de calcul employés pour ces différentes analyses proviennent des ouvrages de Dixon et Brown (1977) et de Helwig et Council (1979). De plus, pour effectuer certaines inférences statistiques, j'ai suivi les méthodes préconisées par Dagnelie (1969, 1970 et 1975).

RESULTATS

Variations interspécifiques des mâles

=====

Variations qualitatives

L'indice crânien

Chez les moineaux espagnols sub-adultes, le 15 décembre, le premier mâle atteignait le stade D, qui précède l'ossification complète (fig. 1b.1). Cela suggère une distinction possible des classes d'âge, au moins jusqu'à la fin novembre. Ensuite, ce pouvoir discriminant tend à s'annuler. Cependant, fin mai, quelques individus sont encore à la fin du stade D.

Chez le moineau domestique, par contre, le premier mâle au stade D apparaissait début décembre. Cette différence est peut-être liée à une reproduction plus hâtive. Par ailleurs, la trappe utilisée biaise l'âge-ratio des échantillons en faveur des sub-adultes (Dawson, 1967). Avant le 25 décembre, en effet, tous les individus piégés appartiennent à cette catégorie. Pour ce taxon, et au début d'avril, la proportion d'individus encore au stade D est ainsi surestimée (fig. 1b.1).

La coloration du bec

Chez les deux taxa, le bec, de couleur corne en hiver, devient complètement noir au printemps (fig. 1b.1). La vitesse

d'apparition de cette particularité diffère néanmoins d'un taxon à l'autre. Ainsi, en 1976, le premier moineau espagnol présentant un bec entièrement noir a été noté fin mars. En Tunisie, il en va de même (Bortoli, 1969). Chez le moineau domestique, par contre, le bec noircit plus tôt : à Misserghin, dès la fin janvier en 1976, ou début février en 1977. Ces dates n'ont rien d'exceptionnel car, dans des régions plus froides comme l'Allemagne, cette coloration peut apparaître dès la mi-décembre (Piechocki, 1954), ou dans le courant de janvier (Schnerer, 1976).

Le bec du moineau espagnol commence déjà à s'éclaircir après la seconde ponte, soit, en 1977, la seconde quinzaine de mai.

Variations quantitatives

Analyse biométrique univariée.

Biométriquement, les deux moineaux se singularisent principalement au niveau des dimensions du bec : chez le moineau espagnol, il est significativement plus épais et plus long que chez son congénère (tableau 1b.1, et annexe 1b.1). Les reproductrices les différencient aussi : elles sont significativement les plus longues chez le moineau domestique (tableau 1b.1, annexe 1b.1).

Les corrélations

Les longueurs de l'aile et de la queue sont les variables le plus souvent et le plus fortement corrélées (tableaux 1b.2 et 1b.3). Cependant, elles ne sont que peu liées entre elles chez les moineaux espagnols sub-adultes. A part cela, il n'y a que deux autres corrélations qui soient significatives : longueur du bec - longueur de la queue et longueur du bec - longueur du tarse, respectivement, chez les sub-adultes et les adultes du moineau espagnol.

La variabilité

Le tableau 1b.4 reprend les coefficients de variation des cinq caractères étudiés. D'un groupe à l'autre, ces dimensions ne s'alignent pas toujours dans un même ordre de variabilité croissante. Cependant, l'aile a constamment le coefficient le plus petit, et l'un des deux caractères du bec le plus grand. Au Maroc, la situation est fort comparable (Bachkiroff, 1953). De même, pour le moineau domestique, les coefficients d'Oranie suivent assez bien ceux d'Amérique du Nord et d'Europe de Selander et Johnston (1967). Les données nord-africaines semblent donc appuyer l'hypothèse émise par Johnston et Selander (1972), selon laquelle il y a une homogénéité intercontinentale dans la variation locale des caractères.

L'analyse en composantes principales

La fig. 1b.2 a indique la position de 31 mâles sub-adultes dans l'espace morphologique des 3 premières composantes principales. Ces 3 axes expliquent, respectivement, 41.5%, 21.8% et 15.3% de la variation totale.

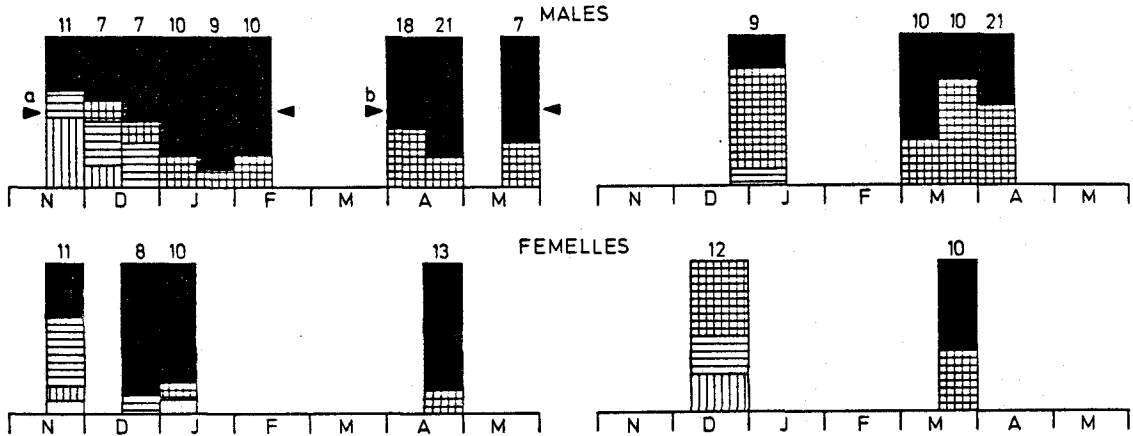
L'axe I sépare presque complètement les moineaux domestiques des moineaux espagnols. Cette séparation résulte d'un contraste, d'une part, entre les dimensions liées à la locomotion et, d'autre part, celles liées à la nutrition. (tableau 1b.5).

La composante II, caractérisée par 5 coefficients positifs (tableau 1b.5), est essentiellement un axe de distribution de taille.

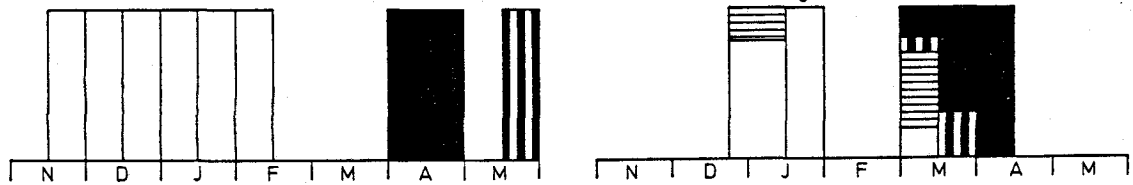
MOINEAU ESPAGNOL

MOINEAU DOMESTIQUE

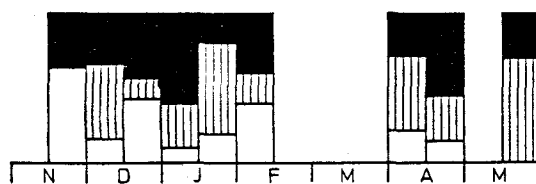
I. "Ossification,, du crâne



II. Coloration du bec (mâles)



III. Coloration des plumes du talon (mâles)



I. "Ossification,, incomplète:
 = stades A, B, C, et D.
 "Ossification,, complète: . Explications voir texte.
 II. Bec clair ou gris clair: ; gris foncé: ;
 partiellement noir: ; entièrement noir: .
 III. Talon gris: ; peu marqué de noir: ;
 noir bien apparent: .
 a. Misserghin 1976-77; b. Sidi Bakhti 1977.

Figure 1b.1. Evolution temporelle de différents caractères qualitatifs chez les moineaux espagnols et les moineaux domestiques. Le nombre d'oiseaux examinés par période se trouve au-dessus du rectangle correspondant. Cette figure ne reprend pas les échantillons de moins de 6 ex.

Tableau 1b.1 : Analyse de la variance de 5 dimensions de moineaux domestiques et de moineaux espagnols sub-adultes (Misserghin) (1)

F -ratio (2)						
Source de variation	Degrés de liberté	Aile	Queue	Tarse	Longueur du bec	Epaisseur du bec
Taxon	1.68	0.39	6.20*	2.80	13.09***	64.58***
Sexe	1.68	35.23***	50.67***	0.36	1.61	0.06
Sexe - Taxon	1.68	3.08	5.47*	0.19	3.37	1.01

(1) Analyse de la variance à deux critères de classification, modèle croisé.
 N total : 72.
 (2) * P < 0.05; *** P < 0.001.

1

2

3

4

5

6

7

Tableau 1b.2 : Coefficients de corrélation entre 5 dimensions de moineaux espagnols (Misserghin) (1)

		Mâles "adultes" (N = 17)				
		Aile	Queue	Tarse	Longueur du bec	Epaisseur du bec
Mâles sub-adultes (N = 12)	Aile		.713**	.394	.064	.097
	Queue	.379		.247	.049	.081
	Tarse	.378	.304		.492*	.456
	Longueur du bec	.170	.644*	-.009		.300
	Epaisseur du bec	.207	.009	.084	.054	
Femelles "adultes" (N = 19)						
Femelles sub-adultes (N = 11)	Aile		.756***	.342	-.210	-.043
	Queue	.311		.176	-.060	-.076
	Tarse	.579	-.049		-.004	.309
	Longueur du bec	-.153	-.155	-.180		.159
	Epaisseur du bec	-.134	.306	.204	.056	

(1) * - $P < 0.05$; ** - $P < 0.01$; *** - $P < 0.001$

Tableau 1b.3 : Coefficients de corrélation entre 5 dimensions de moineaux domestiques (Misserghin) (1)

		Mâles sub-adultes (N = 19)				
		Aile	Queue	Tarse	Longueur du bec	Epaisseur du bec
Femelles sub-adultes (N = 30)	Aile		.503*	-.270	-.410	.131
	Queue	.695***		-.163	-.154	.071
	Tarse	.005	.056		.281	.078
	Longueur du bec	-.068	-.065	-.003		-.143
	Epaisseur du bec	-.046	-.205	-.003	.224	

(1) * - $P < 0.05$; *** - $P < 0.001$.

Tableau 1b.4 : Coefficients de variation (en %) de 5 dimensions de moineaux espagnols de moineaux domestiques (Misserghin).

	Moineau espagnol				Moineau domestique	
	Ma (17)	Fa (19)	Ms (12)	Fs (11)	Ms (19)	Fs (30)
Aîle	1.972	2.399	1.646	1.315	1.965	2.119
Queue	2.540	3.401	2.233	2.817	2.563	2.765
Tarse	2.749	3.513	2.786	3.449	3.468	3.541
Longueur du bec	4.543	3.423	3.544	2.670	3.568	3.391
Epaisseur du bec	3.379	2.515	2.882	1.416	3.365	3.060

Abréviations : Ma, Fa - mâles et femelles adultes.
 Ms, Fs - mâles et femelles sub-adultes.
 (N) - taille de l'échantillon.

La composante III, enfin, est surtout liée à l'épaisseur du bec (tableau 1b.5).

En conclusion, l'existence de deux groupes de mâles, décelée par l'examen du plumage et le calcul d'indices d'hybridation (cf. partie 1 a), est confirmée par l'analyse multidimensionnelle.

Tableau 1b.5 : Analyse des composantes de 5 dimensions de moineaux domestiques et de moineaux espagnols sub-adultes (Misserghin) : coefficients de corrélation des variables initiales avec les variables transformées.

	Composante de la variance					
	I		II		III	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
Aile	-.712	.709	.507	.571	.292	-.052
Queue	-.672	.842	.563	.262	-.242	-.196
Tarse	.544	.013	.496	.323	-.310	.925
Longueur du bec	.667	-.496	.363	.578	-.290	-.334
Hauteur du bec	.613	-.578	.371	.593	.666	-.042

Variations interspécifiques des femelles

=====

Variations qualitatives et quantitatives

Pour les femelles, en ce qui concerne l'indice crânien et l'analyse univariée, les variations interspécifiques sont similaires à celles rapportées pour les mâles (tableaux 1b.1, 2, 3, 4). Nous examinerons donc directement les résultats de l'analyse multivariée.

L'analyse en composantes principales

La fig. 1b.2b montre la situation des 42 femelles sub-adultes dans l'espace morphologique des trois premières composantes principales. Ces trois axes expliquent respectivement 35.8%, 23.7%, et 20.2% de la variance totale.

Dans l'ensemble, les axes I et II peuvent être interprétés comme dans l'analyse des dimensions des mâles. Cependant, chez les femelles, la composante II est davantage liée aux variables du bec et à la longueur de l'aile (tableau 1b.5).

De son côté, la composante III a une forte corrélation avec la longueur du tarse, ce qui n'est pas le cas chez les mâles.

Enfin, les femelles ne forment pas de groupes bien différenciés. Dans l'ensemble, les deux phénotypes femelles sont donc peu contrastés, tant au niveau de la couleur du plumage qu'à celui des caractères biométriques.

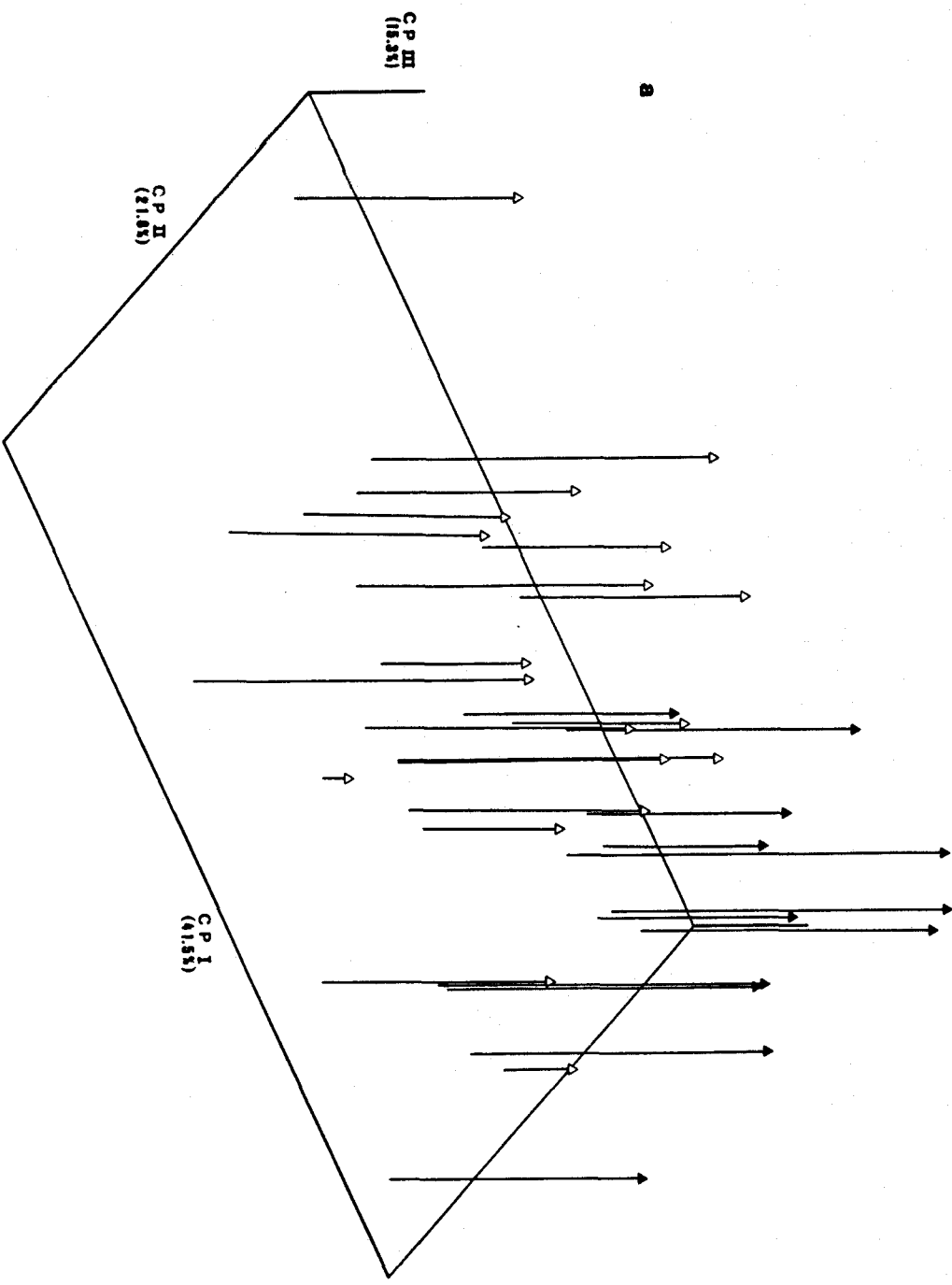
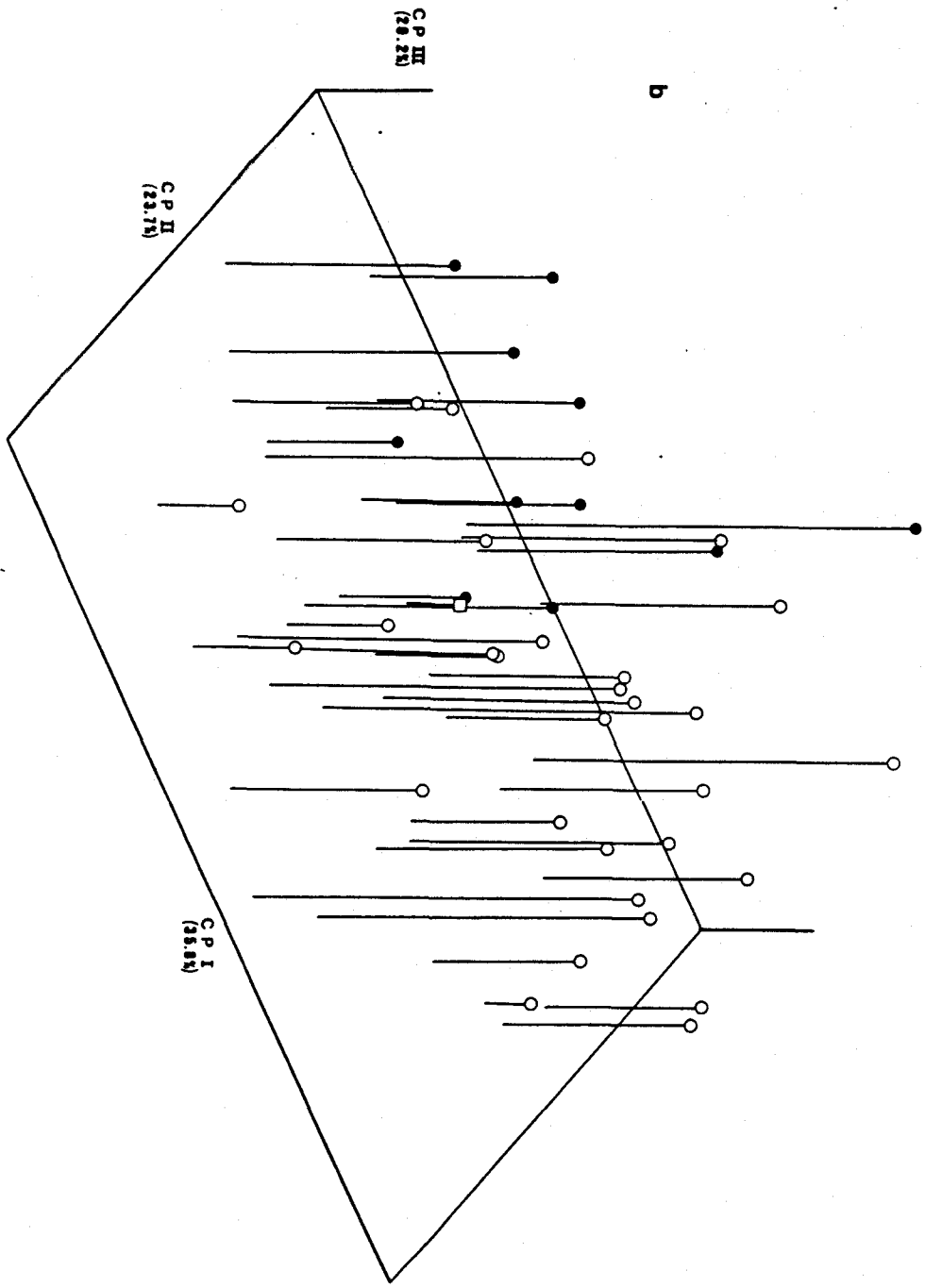


Figure 1b.2. Représentations à trois dimensions des résultats des analyses en composantes principales (CP) de 5 caractères morphologiques de moineaux sub-adultes. a - mâles; b - femelles; symboles noirs - moineaux espagnols; symboles clairs - moineaux domestiques; carré clair - individu indéterminé; entre parenthèses : % de variance expliquée par chaque composante.



Variations intraspécifiques

Variations intraspécifiques qualitatives

La coloration des plumes du talon des moineaux espagnols mâles

D'après Bortoli (1969), les plumes des talons sont noires chez les adultes, tandis qu'elles sont gris sale chez les sub-adultes. Et effectivement, en novembre, les 7 ex. à talons gris appartenaient bien à la seconde catégorie. A cette époque de l'année, les talons noirs ne sont cependant pas le monopole exclusif des adultes, car un sub-adulte du même échantillon présentait déjà ce caractère. La proportion d'individus à talon gris a d'ailleurs tendance à diminuer au fil des mois (fig. 1b.1). Ceci peut s'expliquer par l'usure des plumes qui entraîne progressivement l'apparition de la couleur noire. Cette évolution peut être reliée à celle de l'"ossification" crânienne. Ainsi, le coefficient de corrélation de point entre le nombre d'individus à talons gris et le nombre de ceux qui, dans chaque quinzaine, présentent l'"ossification" la moins complète, vaut pour la période de novembre à janvier $r = 0.89$ ($n = 43$) pour novembre à février $r = 0.79$ ($n = 53$) et pour novembre à mai $r = 0.66$ ($n = 91$) avec $P < 0.001$ dans les trois cas. Le critère d'âge de Bortoli est donc plus fiable en début qu'en fin d'hiver; jusqu'à la fin janvier, il aurait permis de discriminer 13 sub-adultes sur 16. Son emploi est plus délicat pour les adultes, et il risque de surestimer leur nombre dès le mois de novembre.

Variations intraspécifiques quantitatives

Le dimorphisme des classes d'âge du moineau espagnol

Les moineaux espagnols adultes ont, en moyenne, les rectrices plus longues que les sub-adultes (tableau 1b.6). Pour la longueur d'aile, l'âge interagit avec le sexe, car (chez les mâles seulement) les rémiges des adultes sont plus longues que celles des sub-adultes (annexe 1b.1).

Le dimorphisme sexuel

Chez les deux moineaux, il s'exprime nettement dans deux dimensions : celle des primaires et celle des rectrices (tableaux 1b.1, 6, 7; annexe 1b.1) : ces dernières sont plus longues chez les mâles que chez les femelles. En Tunisie, il en va de même chez le moineau espagnol (Bortoli, 1969). En Oranie, le moineau domestique est également dimorphique en ce qui concerne la longueur du bec (tableau 1b.7) : chez les sub-adultes, seule classe d'âge dont nous disposions, elle est la plus grande chez les femelles.

Par ailleurs, chez les femelles des deux taxa, la longueur du tarse présente le coefficient de variation le plus élevé, alors que, chez les mâles, ce sont les dimensions du bec qui ont la plus grande variabilité (tableau 1b.7). Au Maroc, par contre, ce contraste sexuel n'a pas été observé (Bachkiroff, 1953).

La mesure multidimensionnelle du dimorphisme de l'âge et du sexe

La distance généralisée de Mahalanobis, reprise dans le tableau 1b.8, est plus petite entre les groupes d'âges différents de même sexe qu'entre les groupes de sexes différents mais de même âge. De plus, le dimorphisme sexuel semble s'accroître avec l'âge chez le moineau espagnol : pour les sub-adultes $D^2 = 2.19$ (non significatif) et pour les adultes $D^2 = 3.76$ ($P < 0.01$). Une situation analogue est signalée chez le moineau domestique (Bährmann, 1976; Johnston et Klitz, 1977).

Tableau 1b.6 : Analyse de la variance de 5 dimensions de moineaux espagnols (Misserghin) (1)

Source de variation	Degrés de liberté	F -ratio (2)				
		Aîle	Queue	Tarse	Longueur du bec	Epaisseur du bec
Sexe	1,55	42.82***	58.11***	2.52	0.81	1.13
Age	1,55	1.07	8.71*	0.00	3.21	3.31
Age - sexe	1,55	5.70*	3.69	0.07	0.56	0.77

(1) Analyse de la variance à deux critères de classification, modèle croisé, N total : 59 ex.

(2) * - $P < 0.05$; *** - $P < 0.001$.

Tableau 1b.7 : Analyse de la variance de 5 dimensions de moineaux domestiques sub-adultes (Misserghin) (1)

Source de variation	Degrés de liberté	F -ratio (2)				
		Aîle	Queue	Tarse	Longueur du bec	Epaisseur du bec
Sexe	1,47	27.53***	36.30***	0.00	4.79*	0.92

(1) Analyse de la variance à un critère de classification. N total : 49 ex.

(2) * - $P < 0.05$; *** - $P < 0.001$.

Tableau 1b.8 : Distance généralisée de Mahalanobis (\hat{D}^2) pour des groupes de moineaux d'âge et de sexe différent.

Groupes (1)	\hat{D}^2 (2)
MHA(17) - MHS(12)	1.26
FHA(19) - FHS(11)	0.08
FHA(19) - MHA(17)	3.76**
FHS(11) - MHS(12)	2.19
FDS(30) - MDS(19)	2.72***

(1) M - mâle; F - femelle; H - moineau espagnol; D - moineau domestique; A - adulte; S - sub-adulte; (N) - taille de l'échantillon.
 (2) ** - $P < 0.01$; *** - $P < 0.001$.

DISCUSSION

Variations interspécifiques

Les différences morphologiques entre phénotypes proches parents sont habituellement interprétées comme des différences adaptatives, qui résultent de la sélection naturelle. Selon Ward (1965) par exemple, un bec bien développé est une forme d'adaptation à un milieu peu prévisible. Il permet à l'oiseau qui le possède d'accéder à une gamme d'aliments plus diversifiée et, en général, de décortiquer les graines plus rapidement (Willson, 1971). Les résultats qui viennent d'être commentés montrent que le moineau espagnol paraît, à cet égard, mieux adapté aux milieux arides maghrébins que son congénère.

Dans les bandes plurispécifiques de granivores, un bec de bonnes dimensions pourrait aussi constituer un avantage en favorisant l'émergence d'une hiérarchie sociale, capable de freiner les interactions agonistiques. Les oiseaux auraient ainsi plus de temps à consacrer à la recherche et à la prise de nourriture. En période de crise alimentaire, ce gain de temps pourrait donc s'avérer intéressant.

Ces interprétations admettent implicitement que la forme et la taille du bec sont sensibles à la sélection naturelle. Les observations de Boag et Grant (1978) et de Smith et Zach (1979) suggèrent qu'il en est ainsi, chez Geospiza fortis et chez Melospiza melodia.

L'adaptation des moineaux espagnols aux milieux arides, si elle semble liée à leur morphologie, n'y est toutefois pas réductible. Plusieurs comportements leur permettent en effet de faire face aux fluctuations des ressources alimentaires. Citons à titre d'exemple une modification saisonnière de leur distribution : une partie de leurs effectifs va hiverner dans le sud du Maghreb (Bachkiroff, 1953; Blondel, 1962). De plus, une certaine séparation des sexes s'observe également sur les lieux de gagnage, en particulier au Kazakhstan, pendant la nidification (Gavrillov, 1963) et, en Oranie, lorsque les mâles atteignent en premier les sites de nidification.

Variations intraspécifiques : le dimorphisme sexuel

Une intensification du dimorphisme sexuel en fonction du vieillissement peut signifier que la croissance des sub-adultes n'est pas encore achevée, la vitesse de celle-ci variant peut-être même d'un sexe à l'autre (Johnston et Klitz, 1977). Mais la mortalité hivernale peut également accroître ce contraste (Johnston et Fleischer, 1981). Ces deux hypothèses, émises à propos du moineau domestique, ne me paraissent pas incompatibles. Ce point de vue découle de l'examen de divers travaux, principalement ceux de Johnston et de ses associés. Ceux-ci seront donc discutés dans les lignes suivantes, car leurs conclusions sont peut-être également applicables au moineau espagnol.

En Amérique du Nord ainsi qu'en Europe, le dimorphisme sexuel croît avec l'augmentation de la latitude (Johnston et Selander, 1973). Selon Johnston et Fleischer (1981), la mortalité hivernale peut l'accroître, car " les chances de survie des moineaux domestiques de taille intermédiaire (grandes femelles et petits mâles) sont moindres pendant les périodes de stress hivernal ". Cette généralisation est basée sur trois études. La première de Bumpus, réalisée au XIX^{ème} siècle, mais réexaminée par Grant (1972) et par Johnston et al. (1972), porte sur des moineaux rescapés ou victimes d'une forte tempête de pluie et de neige. La deuxième, de Rising (1972), ainsi que la troisième, de Johnston et Fleischer (1981), se basent sur deux échantillons, l'un d'automne et l'autre de printemps. Dans ces deux derniers travaux, les échantillons successifs proviennent en grande partie ou totalement des mêmes colonies. Ce double prélèvement pose un problème car, dans ces colonies, une réduction automnale des effectifs a pu entraîner une immigration de sub-adultes, moins sédentaires que leurs aînés (Summers-Smith, 1963) et, par conséquent, biaiser leur structure d'âge.

La fin de la croissance des sub-adultes pose un autre problème. Pour Rising (1972), ainsi que pour Johnston et Fleischer (1981), cette croissance est probablement terminée à l'arrière-saison. Cependant, le tableau 3 de Johnston et Fleischer indique que, pour cinq caractères du squelette, les adultes sont généralement plus grands que les oiseaux de l'année; seules exceptions, les femelles de trois populations de latitude élevée.

Une mortalité différentielle des classes de taille peut expliquer ces exceptions, mais une croissance des sub-adultes se poursuivant en automne est une interprétation possible des autres cas. Une pneumatisation du crâne inachevée en décembre chez certains moineaux domestiques d'Oranie en est peut-être l'indice. De plus, dans l'échantillon d'automne de Johnston et Fleischer (1981, tableau 1), les moyennes de 13 caractères sur 14 sont plus petites chez les mâles sub-adultes que chez les adultes ($P < 0.001$; test des signes). Pour les femelles sub-adultes, 8 caractères sont en moyenne plus petits, mais la différence entre les deux classes d'âge n'est pas significative. Ce contraste entre sexes traduit-il une durée de croissance plus longue chez les mâles? Cette hypothèse mériterait également d'être examinée. Si tel est bien le cas, les petits mâles de l'échantillon d'automne pourraient, le printemps venu, avoir atteint la taille des adultes. Dès lors, l'accroissement printanier du dimorphisme sexuel ne serait donc pas totalement réductible à une sélection diversifiante.

C. MOINEAUX DOMESTIQUES ET MOINEAUX ESPAGNOLS
DANS L'OUEST ALGERIEN :
APERCU DES VARIATIONS REGIONALES DE LA MORPHOLOGIE EXTERNE

Dans l'ouest algérien, il existe des populations sympatriques et morphologiquement distinctes de moineaux domestiques et de moineaux espagnols (cf. partie 1a et 1b). Dans un tel contexte, une analyse géographique comparative de leurs variations morphologiques s'imposait.

La présente section donne un premier aperçu de ce type de variation.

METHODES

L'analyse biométrique est basée sur 183 mâles capturés dans cinq localités de l'ouest algérien (tableau 1c.1, fig. 1c.1).

A Misserghin, les oiseaux furent récoltés en trois campagnes : une en février et deux en mars pour le moineau espagnol, deux en février et une en mars pour l'autre taxon.

Chez les mâles, trois caractères ont été mesurés (méthodes : (cf. partie 1b) : la longueur des rémiges, celle des rectrices, et la hauteur du bec.

Pour la coloration du plumage, 56 femelles ont également été examinées. Elles ont été prises à Misserghin (19 en 1976 et 30 en 1977) et à Béchar (7 en 1977), aux mêmes époques que les mâles (tableau 1c.1 et cf. partie 1b).

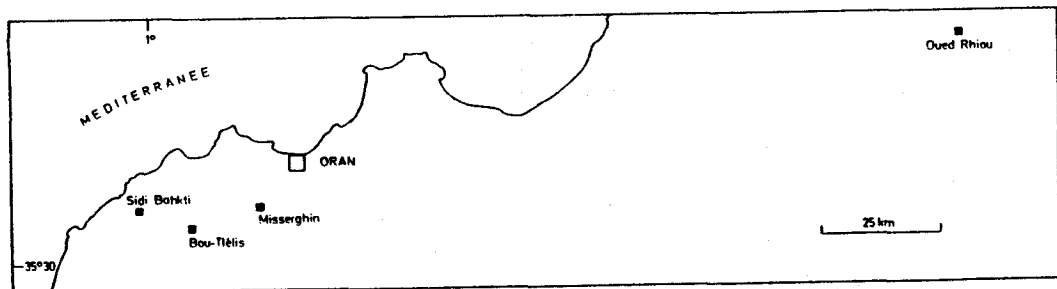


Fig. 1c.1 : Localités d'échantillonnage (carrés noirs) dans le nord-ouest oranais.
L'oasis de Béchar, non figurée, est à 580 km au sud-ouest d'Oran.

Tableau 1c.1 : Localités, dates et moyens de capture des mâles de moineaux domestiques (D) et de moineaux espagnols (E).

Localité	Date	Taxon	Nombre	Moyen de capture
Oued Rhiou	7 fév. 76	E	21	Chloralose (1)
"	"	D	17	"
Misserghin II	8 fév.- 31 Mar. 76	E	67	Filets droits
"	1 fév.- 19 Mar. 76	D	24	"
Bou-Tlélis	15 mar. 76	E	10	Chloralose
"	"	D	11	"
Sidi Bakhti	29 mar.- 7 avr. 76	E	25	"
Béchar	9 fév.-16 mar. 77	D	8	Piège à ressort

(1) Toxique imprégnant les grains utilisés par la Protection des végétaux pour réduire les populations de moineaux.

Le traitement statistique des données

L'analyse de la variation régionale des caractères a nécessité un traitement préliminaire des données, parce que, à Misserghin, en février-mars 1976, chez le moineau espagnol, les trois dimensions étudiées ont varié significativement d'un échantillon à l'autre (tableau 1c.2). Les rémiges se sont cependant comportées différemment des deux autres caractères, car leur taille ne s'est réduite que dans le premier échantillon de mars.

Tableau 1c.2 : Variation de 3 dimensions de moineaux espagnols mâles (Misserghin) (1)

	F -ratio (2)	Partition (3)
Aile	5.09 **	a b c
Queue	4.05 *	a b,c
Epaisseur du bec	5.24 **	a b,c

(1) Abréviations : a - échantillon de février (n = 20); b, c - premier (n = 35), second (n = 12) échantillon de mars.

(2) Analyse de la variance à un critère de classification :
* - $P < 0.05$; ** - $P < 0.01$.

(3) La barre verticale sépare les échantillons dont les moyennes sont significativement différentes au niveau de 5% (explications voir texte).

Pour identifier, parmi les moyennes considérées, celles qui différaient significativement, une comparaison multiple de moyennes a été réalisée. Celle-ci, basée sur une méthode développée par Gabriel et Sokal (1969), a donné la partition reprise dans le tableau 1c.2, c'est-à-dire trois groupes pour la longueur d'aile et deux pour chacune des deux autres dimensions. Ces groupes ont ensuite été comparés aux échantillons des autres localités en fonction des dates de capture.

A Misserghin, les caractères des moineaux domestiques n'ont en revanche pas présenté de variation temporelle significative. Les sous-échantillons ont donc été réunis.

RESULTATS

Variation des dimensions

Chez le moineau domestique mâle, la longueur des rectrices varie géographiquement (tableau 1c.3). Sa valeur minimale est observée dans l'échantillon d'Oued Rhiou (annexe 1c.1). Pour cette dimension, ce dernier se distingue significativement des trois autres ($P < 0.05$, test de Gabriel et Sokal, 1969). La longueur moyenne de l'aile, bien qu'elle ne présente pas de variation régionale significative, est également plus faible dans cette station. Cela s'explique aisément, car ces deux dimensions sont corrélées (cf. partie 1b).

Tableau 1c.3 : Variation géographique de 3 dimensions de moineaux domestiques mâles dans l'ouest algérien.

Source de variation	Aile		Queue		Epaisseur du bec	
	DL	F-ratio (1)	DL	F-ratio	DL	F-ratio
Localité	3,56	2.24	3,53	4.45**	3,44	1.97

(1) Analyse de la variance à un critère de classification. DL - degrés de liberté;

** - $P < 0.01$.

Chez le moineau espagnol mâle, les deux caractères du plumage montrent une variation géographique (tableau 1c.4). Encore une fois, Oued Rhiou se distingue des autres localités par ses valeurs plus basses (annexe 1c.1).

Tableau 1c.4 : Variation géographique de 3 dimensions de moineaux espagnols mâles dans l'ouest algérien (1)

Source de variation	Aile		Queue		Epaisseur du bec	
	DL	F-ratio (2)	DL	F-ratio	DL	F-ratio
Localité	Ma - OR		Ma - OR		Ma - OR	
	1,39	13.09***	1,37	26.60***	1,39	2.00
Localité	Mb - BT		Mb,c - BT - SB		Mb,c - BT - SB	
	1,43	2.90	2,76	2.91	2,79	1.10
Localité	Mc - BT - SB					
	2,44	0.47				

(1) Abréviations : M - Misserghin; a - échantillon de février; b,c - premier, second échantillon de mars; OR - Oued Rhiou; BT - Bou-Tlélis; SB - Sidi Bakhti.

(2) Analyse de la variance à un critère de classification. DL - degrés de liberté; *** - $P < 0.001$.

Pour ces deux caractères, les deux moineaux semblent donc présenter une variation régionale parallèle.

Variation de la couleur du plumage

Les moineaux domestiques de Béchar, présentent un plumage moins terne que ceux des échantillons de Misserghin. Il est teinté d'un ocre qui fait penser à la couleur du sable de cette oasis, et qui, chez les femelles, se voit le mieux au niveau de la poitrine et des flancs. S'il ne s'agit pas de souillures, cela correspond à une variation géographique de la couleur du plumage.

DISCUSSION

Les variations des caractères morphologiques étudiés sont-elles liées à des différences climatiques régionales ? C'est possible car, en Europe comme en Amérique du Nord, et pour de nombreux caractères, les moineaux domestiques présentent de telles corrélations (Johnston, 1969b; Johnston, 1973; Johnston et Selander, 1964, 1971, 1973; Packard, 1967). De plus, en Oranie, le parallélisme que suggère la variation régionale des deux taxa peut traduire un ajustement similaire à des pressions sélectives communes. Cependant, le nomadisme hivernal du moineau espagnol (Bachkiroff, 1953; Bortoli, 1969) peut rendre caduque cette interprétation. Ainsi, le parallélisme observé pourrait n'être que l'effet d'un hasard. Cette objection a toutefois ses limites. Une partie des populations de moineaux espagnols est en effet fidèle à ses lieux d'hivernage. A Misserghin, par exemple, le confirment mes reprises hivernales d'un mâle et de deux femelles bagués un an plus tôt, à cet endroit.

L'utilisation de différentes méthodes de capture complique également l'interprétation des résultats. Les appâts au chloralose, notamment, ne fournissent-ils pas des échantillons dont l'âge-ratio est biaisé ? En d'autres termes, le poison tue-t-il plus facilement les jeunes que les adultes ? Chez le moineau domestique, en hiver et aux U.S.A., les jeunes mâles ne pèsent pas moins que les adultes (Selander et Johnston, 1967). Dans ces conditions, une action différentielle du toxique est difficilement concevable. Par conséquent, et jusqu'à preuve évidente du contraire, il semble difficile d'attribuer les différences observées à un biais méthodologique.

DEUXIEME PARTIE

ESTIMATION DES DEPREDATIONS AVIAIRES DANS LES CHAMPS DE CEREALES

Le problème des dégâts causés par les oiseaux aux céréales du Maghreb, et en particulier ceux dus au moineau espagnol Passer hispaniolensis, a déjà été abordé par Bachkiroff (1953) au Maroc et par Bortoli (1969) en Tunisie. Il restait toutefois à en quantifier l'importance, et ce avec le plus de rigueur possible.

Parallèlement à cet objectif, cette partie analyse aussi la répartition des dommages dans l'ensemble des parcelles échantillonnées. De tels renseignements seront utiles à l'étude des stratégies de recherche de nourriture. Par ailleurs, ils sont aussi nécessaires pour orienter le choix des méthodes de protection des récoltes et en affiner les applications.

Enfin, la réalisation à plus grande échelle des estimations de dégâts exige des méthodes rapides de collecte et d'exploitation des données. Une simplification de la technique d'échantillonnage sera donc recherchée.

MATERIEL ET METHODES

Zone d'étude

Le choix de la vallée et des hauteurs de l'oued Atchane, près de Sidi Bakhti (35° 40' N, 0° 40' W) en Oranie, a été déterminé par la présence de colonies de moineaux espagnols qui faisaient l'objet de visites régulières.

Dans cette région, les surfaces cultivables sont principalement consacrées à la céréaliculture (avoine, blé tendre, blé dur, orge), et en second lieu aux vignobles. Les versants les plus abrupts sont laissés à l'état de friche ou couverts de buissons (lentisques, palmiers nains, etc.). La végétation arborescente est localisée aux abords de l'oued (boisements de tamaris), des pistes (rangées d'oliviers, quelques haies d'acacias), et de quelques fermes isolées (eucalyptus, oliviers, pins).

Méthode d'échantillonnage

Toutes les emblavures d'orge Hordeum vulgare (soit 15) et de blé dur Triticum aestivum (soit 14), situées dans une aire d'environ 7 km de long et 2.5 km de large, furent retenues pour y prélever des échantillons (1). Ces parcelles, de superficie fort variable (tableau 2.1), formaient généralement des groupes de même variété (fig. 2.2).

(1) Pour les deux céréales, il s'agissait de variétés barbuées.

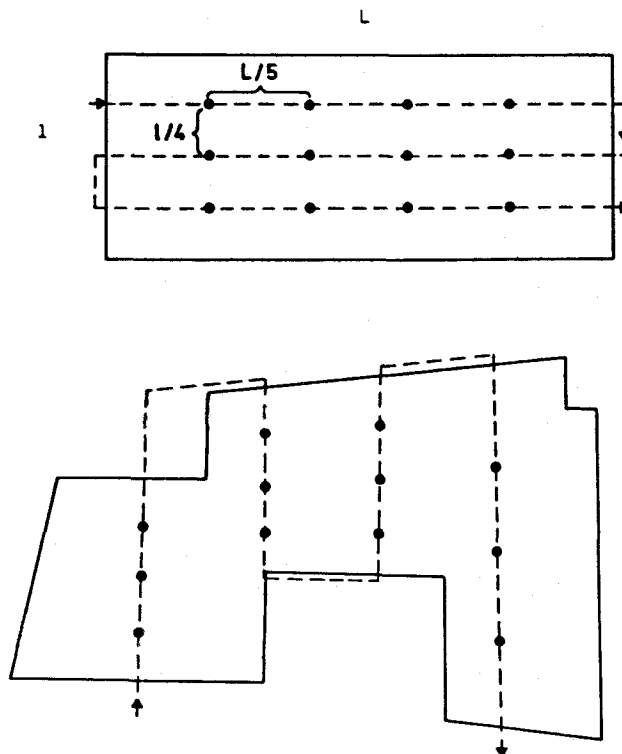


Fig. 2.1. Disposition des stations et cheminement d'échantillonnage dans des parcelles de forme régulière ou irrégulière (explications dans le texte).

Dans chacune d'elles, douze stations d'échantillonnage furent réparties sur trois lignes allongées dans le sens du plus grand axe (fig. 2.1). L'espacement entre les lignes et les stations était obtenu comme suit : on mesurait tout d'abord le périmètre en doubles pas (cela pour pouvoir ultérieurement, et avec l'aide d'une carte au 1/25.000, en calculer la surface). On divisait ensuite la largeur en quatre de manière à disposer d'une ligne centrale et de deux lignes latérales équidistantes. Sur chacune d'elles, les quatre stations d'échantillonnage étaient séparées du bord de la parcelle et les unes des autres d'un cinquième de la longueur du grand axe.

Des repères pris dans le paysage permettaient de maintenir la direction du cheminement ainsi planifié. A chaque station, une baguette métallique était lancée vers le sol et, après mesure de la longueur des plantes, les épis des quatre tiges les plus proches étaient collectés. Les épis complètement attaqués par le charbon Ustilago sp. ou encore enfermés dans leurs feuilles étaient toutefois délaissés.

Ces échantillons, qui comportent 48 éléments par parcelle, furent prélevés, pour l'orge, dans la quinzaine, et pour le blé dans la semaine précédant la récolte. Le biais qui en résulte n'est probablement pas très important, car c'est au stade pâteux que les emblavures reçoivent le plus grand nombre de déprédateurs.

Une autre lacune de la méthode est l'absence de prélèvements sur la frange la plus externe des parcelles. Celle-ci a été évitée parce que les plantes y étaient en général plus clairsemées et parfois écrasées par les véhicules agricoles, ou même consommées par les troupeaux de ruminants.

Descripteurs des parcelles et des stations

Chaque parcelle a été caractérisée par les paramètres suivants, notés sur le terrain, calculés lors de l'analyse des données, ou mesurés sur carte topographique :

- perte moyenne (en %);
- distance parcelle-colonie (en ne tenant compte que des colonies de moineaux espagnols les plus proches);
- indice de rendement moyen parcellaire (égal au quotient du total du nombre de grains originel de l'échantillon collecté par le nombre d'épis qu'il comporte, c'est-à-dire 48);
- surface;
- forme étirée (c'est-à-dire où la longueur est égale ou supérieure à deux fois la largeur) ou non;
- présence ou absence d'habitation dans l'environnement immédiat;
- présence ou absence d'eau à proximité;
- forte abondance de perchoirs (au minimum sur toute une de leurs longueurs, ou deux largeurs), ou abondance faible ou nulle.

En ce qui concerne les stations, les paramètres suivants ont été retenus :

- perte moyenne (en %);
- longueur moyenne de leurs pieds;
- indice de rendement moyen stationnel (égal à la moyenne des grains des épis non échaudés);
- nombre d'épis échaudés;
- présence ou absence de perchoirs à proximité;
- présence ou absence d'habitation à proximité;
- présence ou absence d'un point d'eau à proximité.

De plus, pour certaines analyses, deux indices de position des stations ont été utilisés :

- indice de ligne : latérale ou médiane;
- indice d'éloignement par rapport à la colonie de moineaux espagnols la plus proche (codé de 1 à 4 dans les lignes, ou de 1 à 3 dans le sens perpendiculaire à celles-ci).

Méthodes d'analyse

L'examen des épis consiste à compter les grains qui subsistent et les emplacements des grains consommés, que les bractées encore présentes mettent en évidence. La somme de ces deux nombres permet de calculer le nombre de grains existant avant déprédation. Le rapport entre le nombre de grains perdus et le nombre originel donne le pourcentage de perte par épi. Celui-ci sert de base au calcul des pertes moyennes par station d'échantillonnage, par ligne et par parcelle.

Pour les comptages, on ne prend pas en considération les grains échaudés, mais tous les autres, y compris ceux qui ont subi des attaques partielles (des perforations attribuables aux insectes, par exemple). Quant aux grains perdus, c'est le "volume" laissé vide qui permet de préjuger de leur état premier (grain plein ou échaudé).

En ce qui concerne les tiges dont l'épi a été sectionné près de la base (ce que révèle le diamètre de la tige au niveau de la coupe), le nombre de leurs grains est extrapolé à partir du nombre moyen de grains des autres épis de la parcelle et de même classe de longueur. Si cela ne semble pas être le cas, cette moyenne s'obtient à partir des classes de longueur supérieures à celles des tiges sectionnées.

Traitements statistiques

Variance parcellaire

L'échantillonnage ayant été mené de façon systématique, l'analyse statistique de la variance parcellaire a été réalisée selon la méthode préconisée par Jadot et Oger (1975). Celle-ci tient en effet compte de la variabilité dans les deux dimensions du schéma d'échantillonnage.

Coefficients de corrélation et régression multiple

Le degré de liaison existant entre deux variables a été calculé à l'aide du coefficient de corrélation simple.

Dans les analyses multivariées, le coefficient de corrélation partielle a permis d'évaluer l'intensité de la relation linéaire, tout en écartant l'influence éventuelle des autres variables (Dagnelie, 1977).

La relation entre les pourcentages de perte en grains et leurs variables "explicatives" a été étudiée au moyen d'une méthode de régression multiple : la régression pas à pas. Celle-ci opère par introduction successive des variables tout en éliminant, à chaque étape, celles qui n'apportent pas de contribution significative à la régression (Dagnelie, 1977).

Tableaux de contingence

Les méthodes d'analyse du paragraphe précédent ont été conçues a priori pour traiter des variables quantitatives. Plusieurs descripteurs des parcelles et des stations sont cependant de nature qualitative. Pour analyser les relations entre ces descripteurs et les pourcentages de perte, il était donc souhaitable de recourir à des tests d'indépendance basés sur des tableaux de contingence. Les résultats de cette dernière méthode nous indiqueront ainsi dans quelle mesure les premières peuvent rendre compte de ces relations.

Analyse discriminante multivariée

Dans un espace restreint, la représentation de groupes préalablement définis a été réalisée à l'aide de l'analyse discriminante. Cette méthode a l'avantage de conserver au maximum l'information initiale concernant les différences intergroupes (Gendre, 1976). Le

risque de classement erroné d'un individu dans un de ces groupes est ainsi minimisé. Effectuée pas à pas, cette analyse permet aussi d'évaluer la valeur discriminante des différentes variables et d'éliminer certaines d'entre elles fortement corrélées.

Fichiers de données et programmes de calcul

Pour cette étude, les fichiers de données ont été constitués au Centre de Statistique et d'Informatique de la Faculté agronomique de Gembloux, puis complétés au Centre de Calcul et de Traitement de l'Information de l'Université de Liège.

A l'exception du programme GLIM conçu par la Royal Statistical Society de Londres, les programmes qui ont servi à traiter les variables proviennent du logiciel BMDP. Ils sont décrits et commentés dans le guide d'utilisation de Dixon et Brown (1977).

RESULTATS ET DISCUSSION

Variations interparcellaires

Le tableau 2.1 présente la distribution des dommages dans les échantillons des deux céréales, leurs erreurs standards, et la superficie des parcelles correspondantes. Il faut noter que les mesures des surfaces sont entachées d'erreurs très difficilement estimables; on devra, faute de mieux, supposer qu'elles se compensent.

Pour les deux céréales, la fourchette des variations des pertes moyennes parcellaires est fort étalée : de 3.4 % à 46. % pour l'orge et de 0.2 % à 42.7 % pour le blé dur. Cependant sept parcelles d'orge (soit 47%) et 11 de blé (soit 79%) ont des pertes moyennes inférieures ou égales à 10%.

Quant à l'estimation de la moyenne générale pondérée du pourcentage de perte, on notera qu'elle est environ trois fois plus élevée (15.2%) pour l'orge que pour le blé (5.0%). A cela il y a deux raisons principales : tout d'abord la maturation plus précoce de l'orge (il a atteint son stade pâteux avant l'éclosion des jeunes moineaux espagnols, donc à un moment où les adultes sont surtout granivores), ensuite l'exode d'une partie de la population de moineaux espagnols après un premier cycle de reproduction.

Analyse de la distribution des pertes parcellaires

Première approche

Pour l'orge, les coefficients de corrélation partielle montrent que les dommages ne sont significativement liés qu'à l'indice de rendement et à l'abondance des perchoirs (tableau 2.2a) Ces descripteurs sont aussi les seuls à être introduits dans l'équation de régression pas à pas dont le pourcentage de perte est la variable dépendante.

Les coefficients de corrélation simple surestiment, quant à eux, l'importance de certains liens, par exemple celui qui existe entre le pourcentage de perte et la variable "distance". Cela parce que plusieurs variables sont soumises à des influences communes.

Pour le blé, en revanche, la variable "distance" est la seule qui soit liée d'une manière significative avec le pourcentage de perte, et qui entre dans l'équation de régression pas à pas.

Ces différences, à mon avis, ne sont pas liées à la nature des deux céréales, mais plutôt à l'agencement spatial particulier de leurs emblavures. On remarque en effet que plusieurs parcelles de blé (n° 17, 19, 27, 28, fig. 2.2) se situent au pied des colonies de moineaux espagnols, tandis que celles d'orge en sont plus écartées. Dans le premier cas, c'est la solution de facilité qui s'impose : les oiseaux vont se nourrir au plus près; dans l'autre, des préférences peuvent se manifester. Et certaines (comme la présence d'arbres qui offrent une sécurité accrue vis-à-vis des prédateurs ou qui servent peut-être de fil conducteur entre parcelles) peuvent inciter les bandes d'oiseaux à parcourir des distances plus grandes qu'il n'est nécessaire pour leur alimentation. D'autre part, les occupants de certaines colonies doivent parcourir 2 kilomètres ou plus pour pouvoir se baigner dans l'oued. Cela expliquerait aussi que les pertes, pour l'orge, puissent être moins directement liées à la distance parcelle-colonie : celle-ci est dans l'ensemble inférieure au trajet vers l'oued.

La part de la variance du pourcentage de perte qui est "justifiée" par sa régression en fonction de la (pour le blé) ou des (pour l'orge) variable(s) explicative(s) est aussi fort différente d'une céréale à l'autre. Élevée pour l'orge : $R^2 = 0.798$ (1), elle est faible pour le blé : $R^2 = 0.364$. Cela signifie que pour le blé le pourcentage de perte est loin d'être uniquement lié à la variable prise en considération.

Seconde approche

Les résultats des tests chi-carré indiquent, pour cinq variables sur six des parcelles d'orge et de blé, le rejet de l'hypothèse d'indépendance (tableau 2.2 b). De plus, dans le cas de l'orge, cette hypothèse peut aussi être rejetée pour une combinaison de trois variables (distance parcelle-colonie, "rendement" et "perchoirs"). Le cas du blé est plus complexe car cette hypothèse est encore écartée en prenant comme paramètres la distance parcelle-colonie, son carré, la forme parcellaire et l'interaction entre ces deux variables.

Des modèles d'ajustement linéaire ou curvilinéaire permettent de décrire les liaisons entre la probabilité pour une parcelle d'être pillée et certains de ses caractères. Avant de les présenter, il faut noter que cette probabilité équivaut au rapport entre le pourcentage de perte parcellaire (PC1) et le pourcentage de grains qui subsistent (PC2). Cette "chance", ou plus précisément son logarithme naturel, vaut ainsi pour les parcelles d'orge disposant de nombreux perchoirs :

$$\ln \frac{PC1}{PC2} = - 2.453 - 0.0004654 \text{ DIST} + 0.07146 \text{ REND}$$

(1) R^2 est le coefficient de détermination, c'est-à-dire le carré du coefficient de corrélation multiple.

et pour celles qui en ont moins ou qui n'en ont pas :

$$\ln \frac{PC1}{PC2} = - 3.148 - 0.0004654 \text{ DIST} + 0.07146 \text{ REND}$$

Ces modèles montrent :

- 1° que les pertes parcellaires ont tendance à augmenter avec le rendement (REND) tout en diminuant avec l'éloignement de la colonie (DIST) et
- 2° que, toutes choses étant égales par ailleurs (les droites sont parallèles), les parcelles garnies de nombreux perchoirs peuvent subir des dégâts plus importants.

Dans le cas du blé, on dispose aussi de deux modèles d'ajustement, un premier pour les parcelles de forme massive :

$$\ln \frac{PC1}{PC2} = - 0.03175 - 0.004725 \text{ DIST} - (0.726)(10^{-7}) \text{ DIST}^2$$

et un second pour celles de forme étirée :

$$\ln \frac{PC1}{PC2} = - 2.28175 - 0.000957 \text{ DIST} - (0.726)(10^{-7}) \text{ DIST}^2$$

Ces deux modèles indiquent ainsi que les pertes tendent à diminuer avec l'éloignement de la colonie, mais que cette diminution n'est pas linéaire.

Les contrastes entre ces deux dernières équations traduisent en outre une différence dans la répartition des deux types de parcelles. La figure 2.2 montre en effet que celles de forme massive (par exemple numéros 16, 17 et 19) sont proches des colonies de moineaux tandis que les autres en sont plus éloignées. La première approche, notons-le, n'avait pas permis de mettre ce fait en évidence.

En résumé, la deuxième approche confirme les résultats obtenus par le calcul des coefficients de corrélation et l'analyse de régression multiple. Mais elle s'est montrée plus sensible, car elle a permis de prendre en considération un plus grand nombre de paramètres. Cela ne modifie cependant pas l'interprétation formulée lors de la première approche. Il reste toutefois que, pour mieux comprendre la répartition des pertes parcellaires, il serait souhaitable d'être informé sur d'autres variables susceptibles de l'influencer. Je pense notamment à la densité des épis, à l'abondance des insectes et des adventices, à une "lutte" au moyen de frondes (qui écarte peut-être les oiseaux des petites parcelles pour les envoyer sur les grandes). A propos des adventices, il faut rappeler que pour certains granivores, "les dégâts sont étroitement liés à la disponibilité et au degré d'appétence relatif des graines sauvages et cultivées" (Bortoli, 1974).

Tableau 2.1 : Pourcentages (\bar{x}_i) de perte en grains dans les parcelles d'orge et de blé dur
 (s_{xi} : erreurs standards, s_i : surfaces en ha)

Parcelles	ORGE				BLE			
	\bar{x}_i (%)	s_{xi} (%)	s_i (ha)	Parcelles	\bar{x}_i (%)	s_{xi} (%)	s_i (ha)	
1	26.6	5.6	3.0	16	9.3	4.0	3.3	
2	37.2	11.6	1.9	17	42.7	8.0	1.2	
3	46.2	7.1	0.7	18	4.3	2.3	6.8	
4	46.4	8.7	1.0	19	41.1	5.8	1.3	
5	4.3	1.7	5.7	20	9.5	2.3	8.1	
6	24.9	5.0	8.4	21	1.2	0.6	5.0	
7	8.3	2.7	5.9	22	0.2	0.3	18.1	
8	8.4	2.7	3.2	23	4.0	2.8	5.0	
9	5.1	2.1	0.5	24	1.9	1.8	6.9	
10	11.6	4.2	6.6	25	4.4	6.5	1.5	
11	3.4	2.6	5.4	26	10.7	6.6	1.2	
12	4.9	2.6	1.7	27	6.8	2.2	2.9	
13	20.1	6.2	11.1	28	6.0	3.0	1.0	
14	18.5	5.0	3.6	29	2.3	1.0	6.0	
15	10.0	7.7	8.6					

Estimation de la moyenne générale pondérée du pourcentage de perte et son erreur standard :

$$\bar{x} = 15.2 \%$$

$$s_x = 1.7 \%$$

$$\bar{x} = 5.0 \%$$

$$s_x = 0.6 \%$$

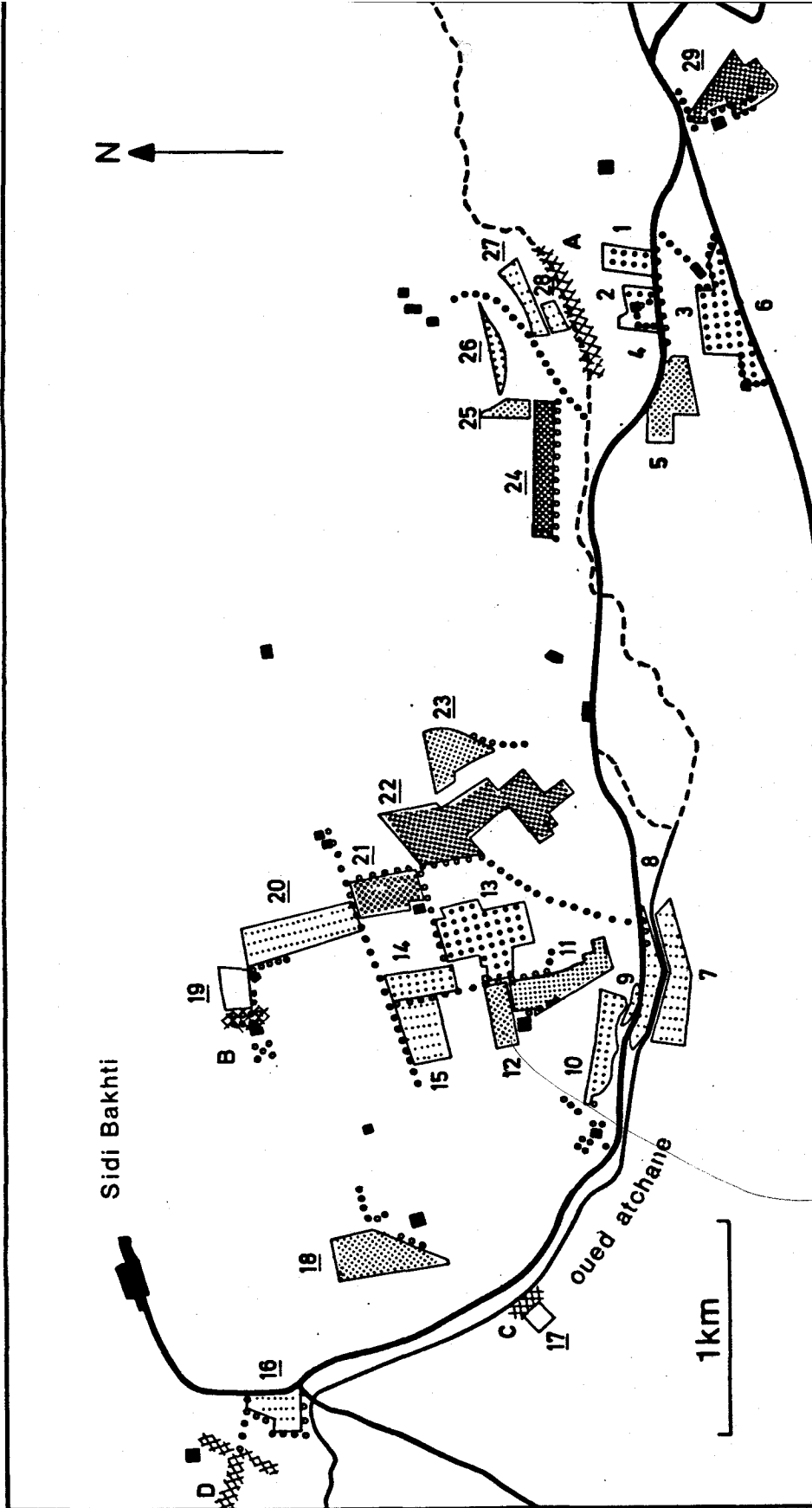


Fig. 2.2. Localisation des parcelles d'orge et de blé en 1977.
 — route; — oued en eau; --- oued à sec;
 ■ habitation; rangée d'arbres proche d'une parcelle; 1 à 15 : parcelles d'orge; 16 à 29 : parcelles de blé dur.

Importance des pertes en grains : 0 à 2.5 % [diagonal lines] ;
 2.6 à 5 % [cross-hatch] ; 5.1 à 10 % [dots] ; 10.1 à 20 % [grid] ;
 20.1 à 40 % [stippled] , 40.1 à 80 % [white]

A,D : grandes colonies de moineaux espagnols actives en avril-mai.

B : petite colonie de moineaux espagnols active en avril-mai.

C : petite colonie de moineaux espagnols active en mai-juin.

212 proportions non respectées!

Tableau 2.2a: Coefficients de corrélation simple (r) et de corrélation partielle (rp) entre le pourcentage de perte parcellaire et différentes variables caractéristiques des parcelles et de leur environnement physique (explications dans le texte).

ORGE							
	Distance Parc.- Col.	Indice Rend.	Surface	Forme	Perchoirs	Habitat.	Point d'eau
r	- 0.73**	0.79***	- 0.32	- 0.07	0.64**	0.50	-0.27
rp	- 0.25	0.81***	- 0.41	0.26	0.69**	0.27	0.12
BLE							
r	- 0.60*	0.38	- 0.45	- 0.53	0.33	0.07	0.48
rp	- 0.60*	0.22	- 0.05	- 0.45	0.04	0.17	0.36

* P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001.

n = 15 pour l'orge, n = 14 pour le blé.

Variations intraparcellaires

Après des oiseaux granivores, certains champs ont plus de succès que d'autres. Nous venons de le voir et d'identifier certains facteurs susceptibles de favoriser ce pouvoir attractif. L'examen des variations intraparcellaires des pertes en grains nous permettra peut-être d'en découvrir d'autres.

Pour cela, il m'a paru intéressant de lier cette investigation à l'intensité des pertes parcellaires. Les stations de chaque céréale ont ainsi été réparties en trois groupes : le groupe I concerne les stations des parcelles les plus endommagées (plus de 30 % de pertes pour l'orge et de 15 % pour le blé); le groupe II, celles des champs moyennement atteints (15 à 30 % de pertes pour l'orge et 5 à 15 % pour le blé); le groupe III, celles des emblavures peu attaquées (moins de 15 % de pertes pour l'orge et de 5 % pour le blé).

Cette subdivision est justifiée car, dans le cas de chaque céréale, le pourcentage de perte stationnel et plusieurs de ses descripteurs ont, dans ces trois groupes, des distributions significativement différentes. Pour l'orge, ces différences concernent toutes les variables à l'exception du nombre d'épis échaudés. Pour le blé, celles-ci se rapportent aux variables "perte stationnelle", "longueur des pieds", "rendement" et "nombre d'épis échaudés".

Certaines de ces différences méritent de retenir plus particulièrement notre attention.

Pourcentage de perte stationnel

Les histogrammes des figures 2.3.a (pour l'orge) et 2.4.a (pour le blé) montrent, dans le groupe I, une dispersion des valeurs particulièrement étendue. Dans ce groupe, l'existence de stations encore non endommagées traduit bien la surabondance de la nourriture disponible.

Tableau 2.2b : Influence de différentes variables sur le pourcentage de perte parcellaire : résultats des tests d'indépendance (Chi - carré avec 1 degré de liberté) (1)

O R G E												
	Dist.	Rend.	Surf.	Forme	Perch.	Habit.	Eau	Dist. + Rend.	Dist. + Rend. + Perch.	Dist. + Forme	Dist. +2+ Forme	Dist. +2+ Forme + (Dist.) (Forme)
χ^2	58.68 ^{***}	59.59 ^{***}	10.81 ^{***}	0.53	40.41 ^{***}	25.51 ^{***}	8.74 ^{**}	10.82 ^{***}	8.48 ^{**}			
B L É												
χ^2	60.38 ^{***}	19.73 ^{***}	42.35 ^{***}	34.03 ^{***}	15.47 ^{***}	0.74	23.46 ^{***}			16.57 ^{***}	5.98 [*]	9.19 ^{**}

(1) Abréviations : voir tableau 2.2a.

* P < 0.05; ** P < 0.01; *** P < 0.001.

n = 15 pour l'orge, n = 14 pour le blé.

Remarque : lorsque l'on considère simultanément plusieurs variables, la valeur du χ^2 indique l'augmentation de l'adéquation du modèle, consécutive à l'introduction de la dernière variable mentionnée.

Longueur moyenne des pieds

Pour chaque céréale, la moyenne de cette dimension diminue du groupe I au groupe III (fig. 2.3.b et 2.4.b). Par contre, son coefficient de variation augmente de I à III : il passe ainsi de 19 à 32 %, pour l'orge, et de 20 à 32 % pour le blé.

Rendement

Les commentaires de la variable précédente valent également pour celle-ci (fig. 2.3.c et 2.4.c) : du groupe I au groupe III, le coefficient de variation s'échelonne en effet de 23 à 53 %, pour l'orge, et de 35 à 61 % pour le blé.

En résumé, la distribution de ces deux dernières variables révèle, dans les parcelles les plus attaquées, les populations de céréales morphologiquement les plus uniformes. Ce fait est peut-être important pour les déprédateurs des récoltes. En effet, une homogénéité dans ce domaine devrait favoriser le comportement grégaire car, dans de telles céréales, une bande d'oiseaux peut s'abattre au hasard, chaque individu trouvant à peu près la même portion de nourriture. Le pouvoir attractif du rendement en grains de certaines parcelles aurait ainsi deux composantes, une liée à sa valeur moyenne et l'autre à sa distribution spatiale.

Les résultats qui viennent d'être commentés suggèrent aussi une relation entre longueur des pieds et rendement. Pour l'orge, le tableau 2.3 la confirme dans les groupes II et III. Pour le blé, ce lien existe dans les trois groupes ($n = 24$, $r = 0.58$, $P < 0.05$ dans I; $n = 60$, $r = 0.70$, $P < 0.05$ dans II; $n = 84$, $r = 0.76$, $P < 0.001$ dans III).

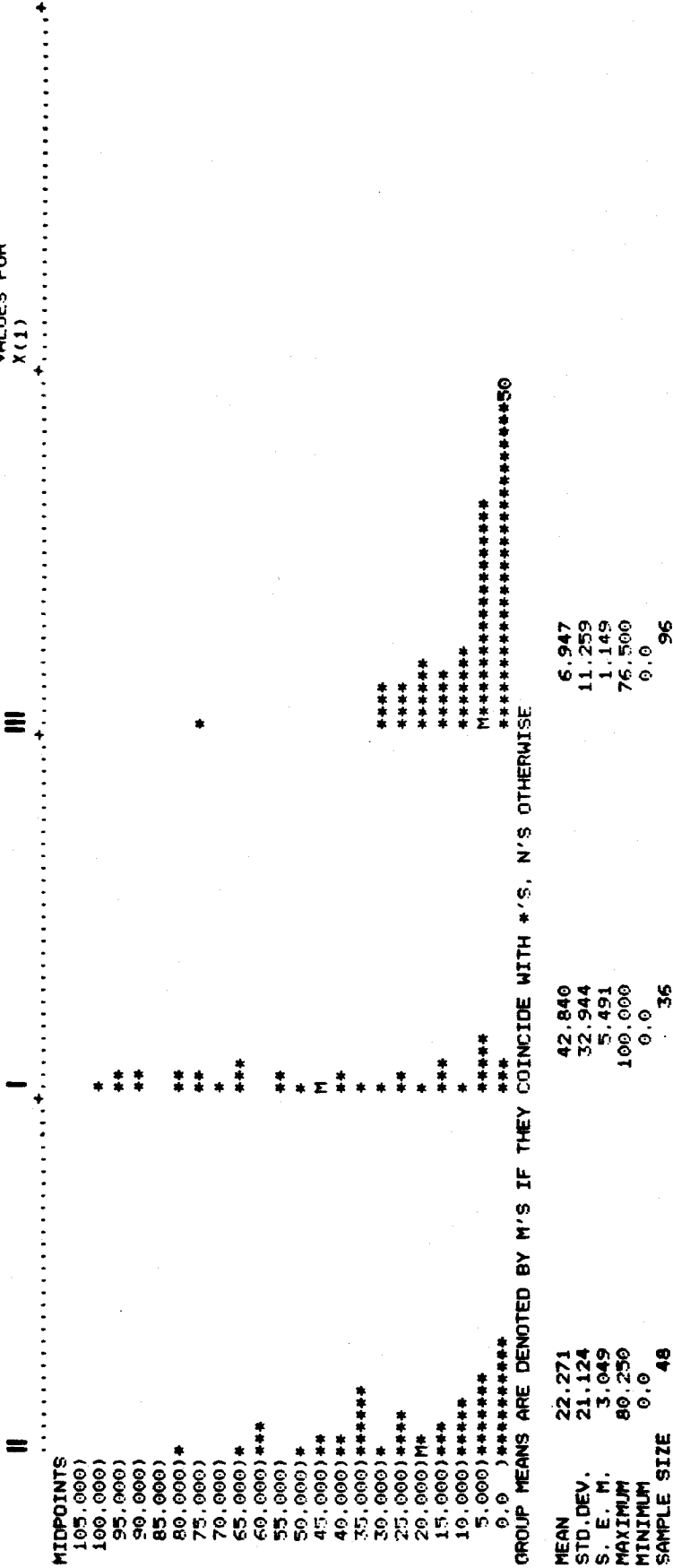
Bien qu'ils présentent des différences de moyennes, nos trois groupes de stations ne constituent cependant pas des entités bien définies : ils se chevauchent partiellement. Les quelques histogrammes commentés l'indiquaient. L'analyse discriminante le confirme dans un espace à plusieurs dimensions. Les fonctions discriminantes définies par celle-ci ne classent en effet correctement que 66.7 % des stations d'orge dans le groupe I, 41.6 % dans le groupe II et 77.1 % dans le groupe III. De plus, cette analyse nous indique que, parmi les variables étudiées, quatre ont été retenues par l'ordinateur pour assurer la meilleure discrimination des stations dans l'espace des deux premières variables canoniques (fig. 2.5). Dans l'ordre décroissant de leur valeur discriminante, il s'agit de la longueur moyenne des pieds, du pourcentage de perte stationnel, de la proximité d'un perchoir, de la proximité de l'eau (leur apport respectif dans la structure des fonctions discriminantes est repris dans l'annexe 2.1). Concernant le blé, le chevauchement est encore plus marqué : 50.0 % des stations correctement classées dans le groupe I, 26.7 % dans le groupe II et 71.4 % dans le groupe III. Dans ce cas, les variables retenues sont le pourcentage de perte stationnel et la longueur moyenne des pieds.

L'intérêt de cette analyse est donc de hiérarchiser les variables et d'écartier celles qui sont corrélées à d'autres.

Ceci dit, il reste à expliquer la forte variabilité du pourcentage de perte stationnel. Celle-ci est-elle par exemple liée aux descripteurs étudiés ?

HISTOGRAM OF * % PERTE * (VARIABLE * (VARIABLE * X(1) * (VARIABLE 1)

CASES WITH
 UNUSED
 VALUES FOR
 X(1)



ALL GROUPS COMBINED (EXCEPT CASES WITH UNUSED VALUES FOR X(1))		ANALYSIS OF VARIANCE TABLE *****					
MEAN	22.271	SOURCE	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F VALUE	TAIL PROBABILITY
STD.DEV.	21.124	BETWEEN GROUPS	34808.6406	2	17404.3203	43.39	0.0000
S. E. M.	3.049	WITHIN GROUPS	71000.8750	177	401.1348		
MAXIMUM	80.250	TOTAL	105809.5000	179			
MINIMUM	0.0	LEVENE'S TEST FOR EQUAL VARIANCES		2, 177		53.44	0.0000
SAMPLE SIZE	48	*****					
		ONE-WAY ANALYSIS OF VARIANCE					
		TEST STATISTICS FOR WITHIN-GROUP					
		VARIANCES NOT ASSUMED TO BE EQUAL					
		WELCH		2, 62		29.19	0.0000
		BROWN-FORSYTHE		2, 66		27.74	0.0000

Fig. 2.3.a. Orge : distribution du pourcentage de perte stationnel. I, II, III-parcelles fortement, moyennement, faiblement attaquées.

 HISTOGRAM OF * LONGUEUR * (VARIABLE * X(1)) * (VARIABLE 1)

CASES WITH
 UNUSED
 VALUES FOR
 X(1)

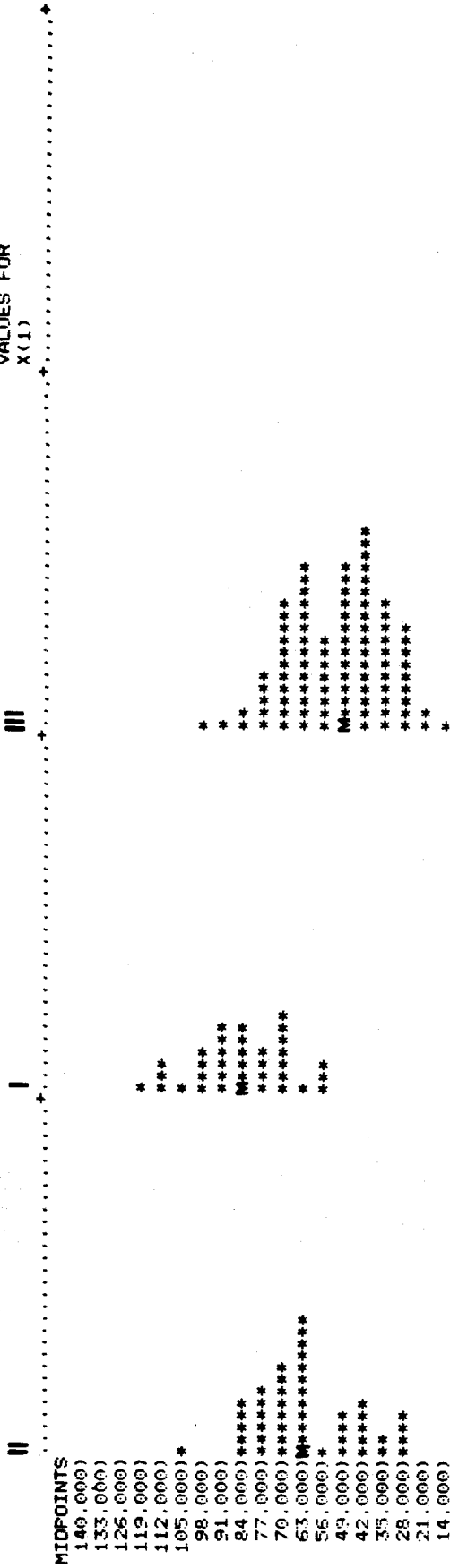
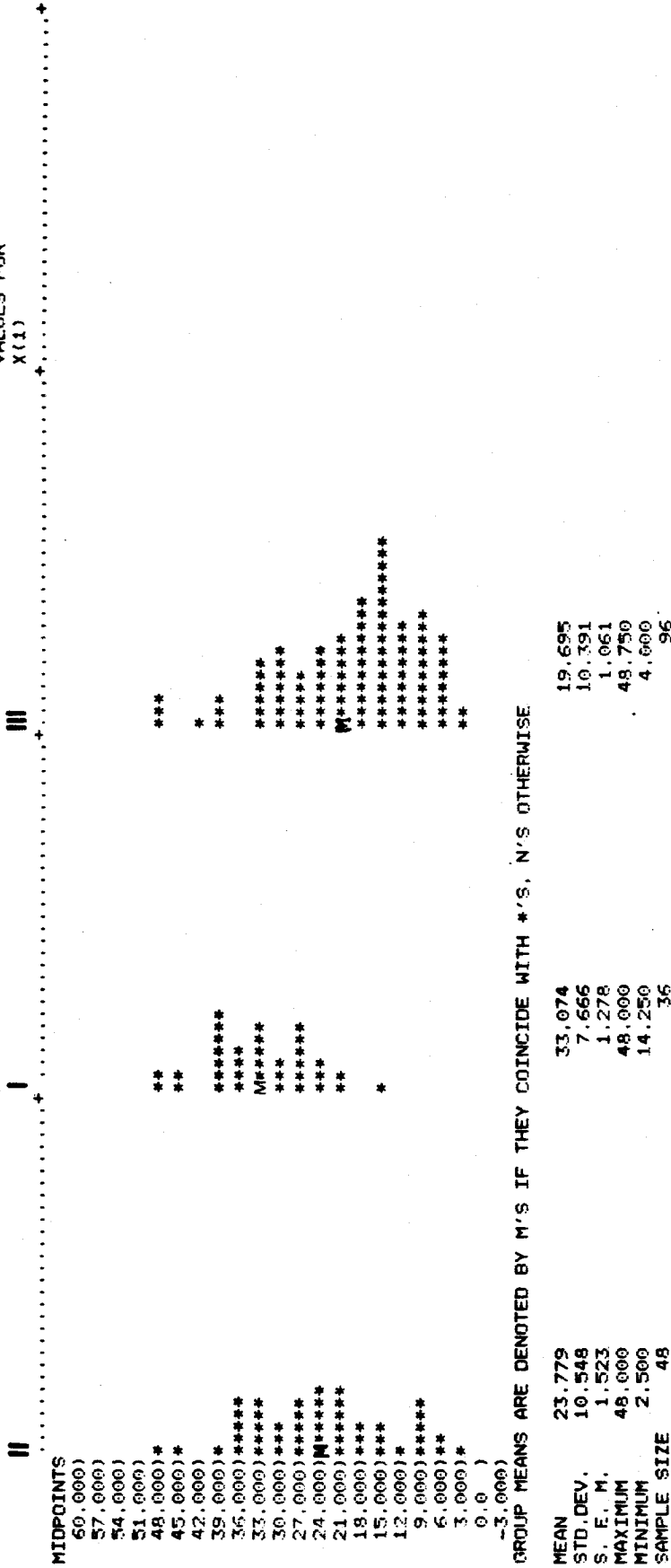


Fig. 2.3.b. Orge : distribution de la longueur moyenne des pieds. I, II, III - voir fig. 2.3.a.

HISTOGRAM OF * RENDEMENT * (VARIABLE 2). CASES DIVIDED INTO GROUPS BASED ON VALUES OF * X(1) * (VARIABLE 1)

CASES WITH
 UNUSED
 VALUES FOR
 X(1)



GROUP MEANS ARE DENOTED BY M'S IF THEY COINCIDE WITH *'S, N'S OTHERWISE

MEAN	23.779	33.074	19.695
STD.DEV.	10.548	7.666	10.391
S. E. M.	1.523	1.278	1.061
MAXIMUM	48.000	48.000	48.750
MINIMUM	2.500	14.250	4.000
SAMPLE SIZE	48	36	96

ALL GROUPS COMBINED
 (EXCEPT CASES WITH UNUSED VALUES
 FOR X(1))

MEAN	23.460
STD.DEV.	11.146
S. E. M.	0.831
MAXIMUM	48.750
MINIMUM	2.500
SAMPLE SIZE	180

***** ANALYSIS OF VARIANCE TABLE *****

SOURCE	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F VALUE	TAIL PROBABILITY
BETWEEN GROUPS	4693.0547	2	2346.5273	23.67	0.0000
WITHIN GROUPS	17544.6914	177	99.1225		
TOTAL	22237.7461	179			

***** LEVENE'S TEST FOR EQUAL VARIANCES *****

SOURCE	TEST STATISTIC	DF	PROBABILITY
LEVENE'S TEST FOR EQUAL VARIANCES	2.177	2, 177	0.1155

***** ONE-WAY ANALYSIS OF VARIANCE *****

TEST STATISTICS FOR WITHIN-GROUP VARIANCES NOT ASSUMED TO BE EQUAL

WELCH	STATISTIC	DF	PROBABILITY
WELCH	32.54	2, 91	0.0000
BROWN-FORSYTHE	26.22	2, 138	0.0000

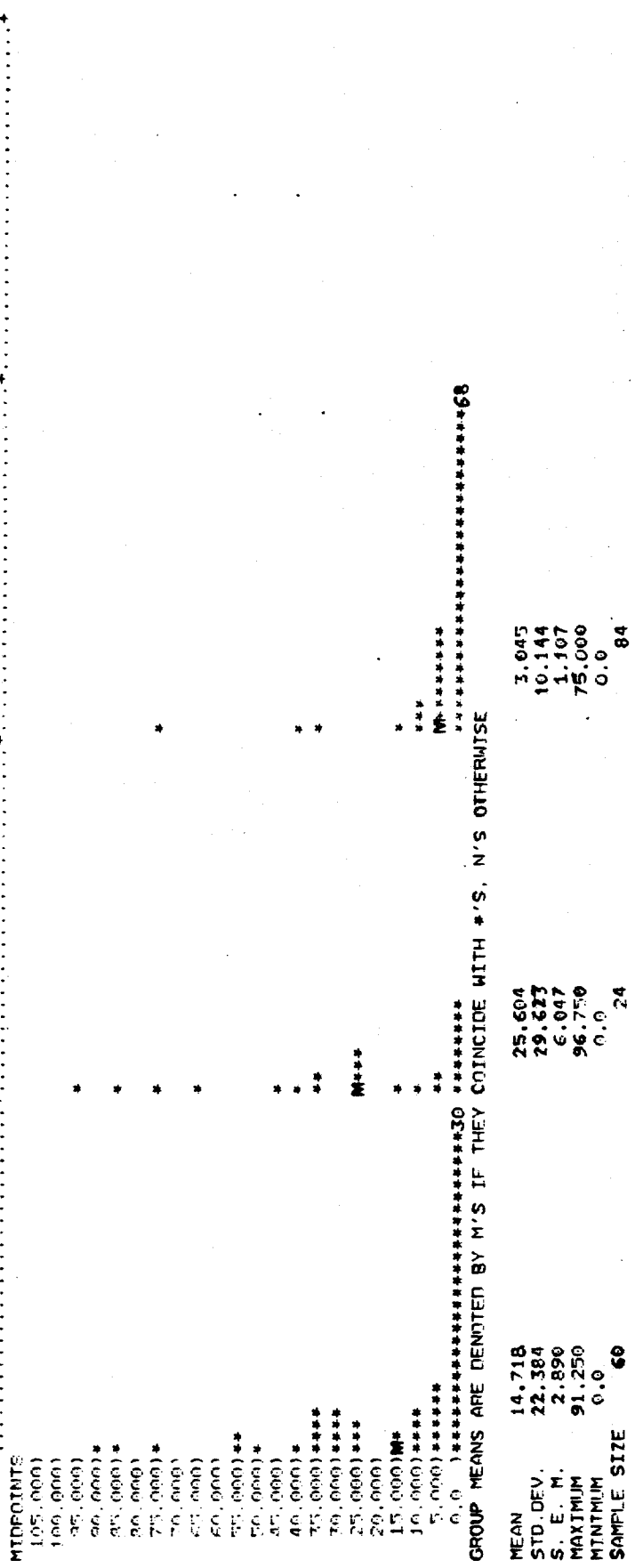
Fig. 2.3.c. Orge : distribution de l'indice de rendement stationnel. I, II, III - voir fig. 2.3.a.

 HISTOGRAM OF * % PERTE * (VARIABLE 7). CASES DIVIDED INTO GROUPS BASED ON VALUES OF * X(1) * (VARIABLE 1)

CASES WITH
 UNUSED
 VALUES FOR
 X(1)

|||

||



GROUP MEANS ARE DENOTED BY M'S IF THEY COINCIDE WITH *'S, N'S OTHERWISE

MEAN	14.718	25.604	3.045
STD. DEV.	22.384	29.623	10.144
S. E. M.	2.890	6.047	1.107
MAXIMUM	91.250	96.750	75.000
MINIMUM	0.0	0.0	0.0
SAMPLE SIZE	60	24	84

ALL GROUPS COMBINED
 (EXCEPT CASES WITH UNUSED VALUES
 FOR X(1))

MEAN	10.436
STD. DEV.	20.400
S. E. M.	1.574
MAXIMUM	96.750
MINIMUM	0.0
SAMPLE SIZE	168

***** ANALYSTS OF VARIANCE TABLE *****

SOURCE	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F VALUE	TAIL PROBABILITY
BETWEEN GROUPS	11210.8750	2	5605.4375	15.87	0.0000
WITHIN GROUPS	58285.3594	165	353.2444		
TOTAL	69496.1875	167			
LEVENE'S TEST FOR EQUAL VARIANCES		2, 165		28.76	0.0000

***** ONE-WAY ANALYSTS OF VARIANCE *****
 TEST STATISTICS FOR WITHIN-GROUP
 VARIANCES NOT ASSUMED TO BE EQUAL
 WELCH
 BROWN-FORSYTHE

	2, 49	12.84	0.0000
	2, 48	9.96	0.0002

Fig. 2.4.a. Blé : distribution du pourcentage de perte stationnel.
 I, II, III - voir fig. 2.3.a.

HISTOGRAM OF *LONGUEUR* * (VARIABLE * (VARIABLE * X(1) * (VARIABLE * X(1) * (VARIABLE * X(1) *

CASES WITH
 UNUSED
 VALUES FOR
 X(1)

III

MIDPOINTS

140.000)
 133.000)
 126.000)
 119.000)*****
 112.000)**
 105.000)*
 98.000)**
 91.000)***
 84.000)****
 77.000)*****
 70.000)M*****
 63.000)*****
 56.000)*****
 49.000)*****
 42.000)*****
 35.000)
 28.000)
 21.000)
 14.000)
 7.000)
 0.0)
 -7.000)

GROUP MEANS ARE DENOTED BY M'S IF THEY COINCIDE WITH *'S, N'S OTHERWISE

MEAN 71.479
 STD. DEV. 23.423
 S. E. M. 3.024
 MAXIMUM 120.000
 MINIMUM 41.250
 SAMPLE SIZE 60

70.000
 13.973
 2.852
 93.750
 41.250
 24

50.074
 13.428
 2.011
 93.750
 12.000
 84

ALL GROUPS COMBINED
 (EXCEPT CASES WITH UNUSED VALUES
 FOR X(1))

MEAN 64.565
 STD. DEV. 20.788
 S. E. M. 1.604
 MAXIMUM 120.000
 MINIMUM 41.250
 SAMPLE SIZE 168

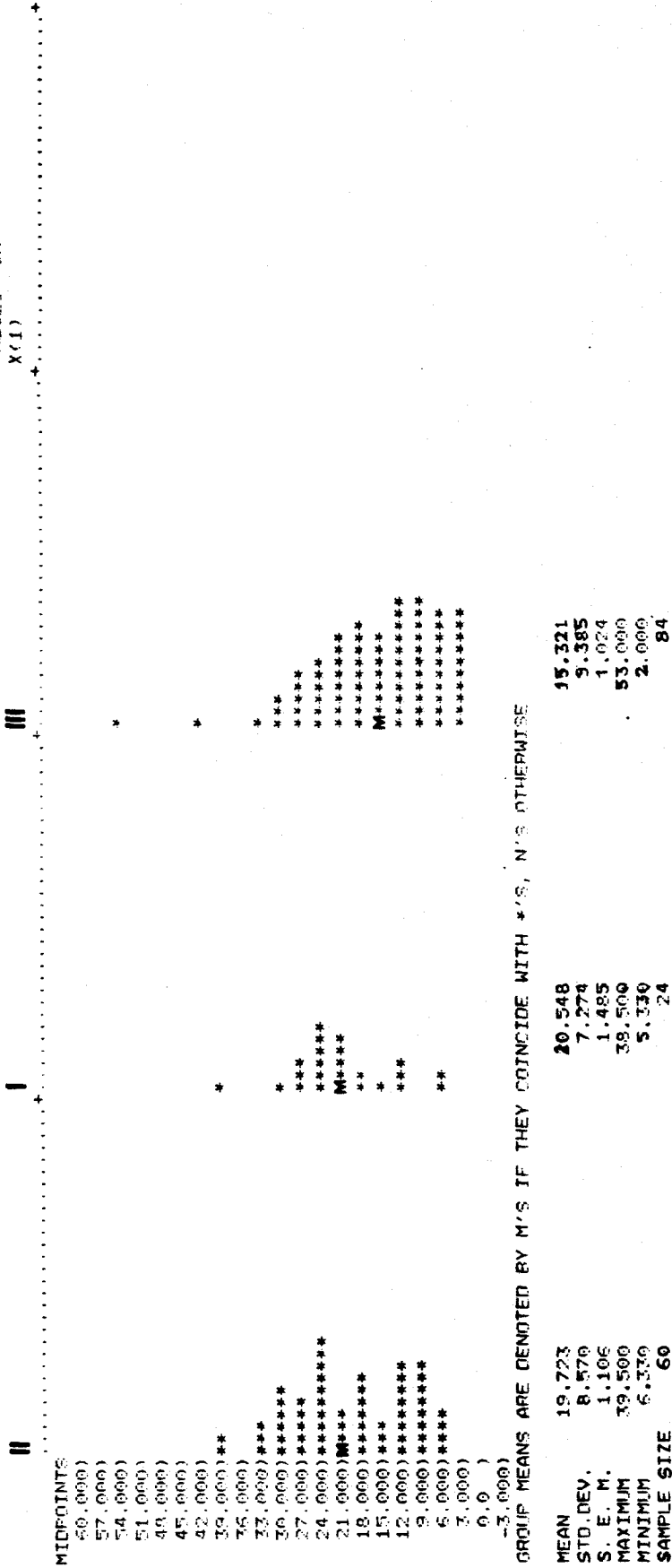
***** ANALYSIS OF VARIANCE TABLE *****
 * SOURCE SUM OF SQUARES DF MEAN SQUARE F VALUE TAIL PROBABILITY *
 * BETWEEN GROUPS 7116.0977 2 3558.0488 9.03 0.0002 *
 * WITHIN GROUPS 65048.1914 165 394.2314 *
 * TOTAL 72164.2500 167 *
 * LEVENE'S TEST FOR EQUAL VARIANCES 2, 165 4.11 0.0182 *****
 * ONE-WAY ANALYSIS OF VARIANCE *****
 * TEST STATISTICS FOR WITHIN-GROUP *****
 * VARIANCES NOT ASSUMED TO BE EQUAL *****
 * WELCH *****
 * BROWN-FORSYTHE *****

2, 72 9.52 0.0002
 2, 130 10.32 0.0001

Fig. 2.4.b. Blé : distribution de la longueur moyenne des pieds.
 I, II, III - voir fig. 2.3.a.

HISTOGRAM OF *RENDEMENT* (VARIABLE 4). CASES DIVIDED INTO GROUPS BASED ON VALUES OF *Y(1) (VARIABLE 1)

CASES WITH UNUSED VALUES FOR X(1)



ANALYSIS OF VARIANCE TABLE

SOURCE	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F VALUE	TAIL PROBABILITY
BETWEEN GROUPS	915.0750	2	457.5374	5.87	0.0034
WITHIN GROUPS	12860.5586	165	77.9428		
TOTAL	13775.6328	167			

LEVENE'S TEST FOR EQUAL VARIANCES

SOURCE	SUM OF SQUARES	DF	MEAN SQUARE	F VALUE	TAIL PROBABILITY
BETWEEN GROUPS	13775.6328	2	6887.8164	1.54	0.2182
WITHIN GROUPS	12860.5586	165	77.9428		
TOTAL	26636.1914	167			

ONE-WAY ANALYSIS OF VARIANCE
TEST STATISTICS FOR WITHIN-GROUP VARIANCES NOT ASSUMED TO BE EQUAL

WELCH	MEAN	STD. DEV.	S. E. M.	MINIMUM	MAXIMUM	SAMPLE SIZE
BROWN-FORSYTHE	19.723	8.570	1.105	6.330	39.500	60
BROWN-FORSYTHE	17.640	9.082	0.701	2.000	53.000	168
BROWN-FORSYTHE	15.321	9.385	1.024	2.000	53.000	84

Fig. 2.4.c. Blé : distribution de l'indice de rendement stationnel. I, II, III, - voir fig. 2.3.a.

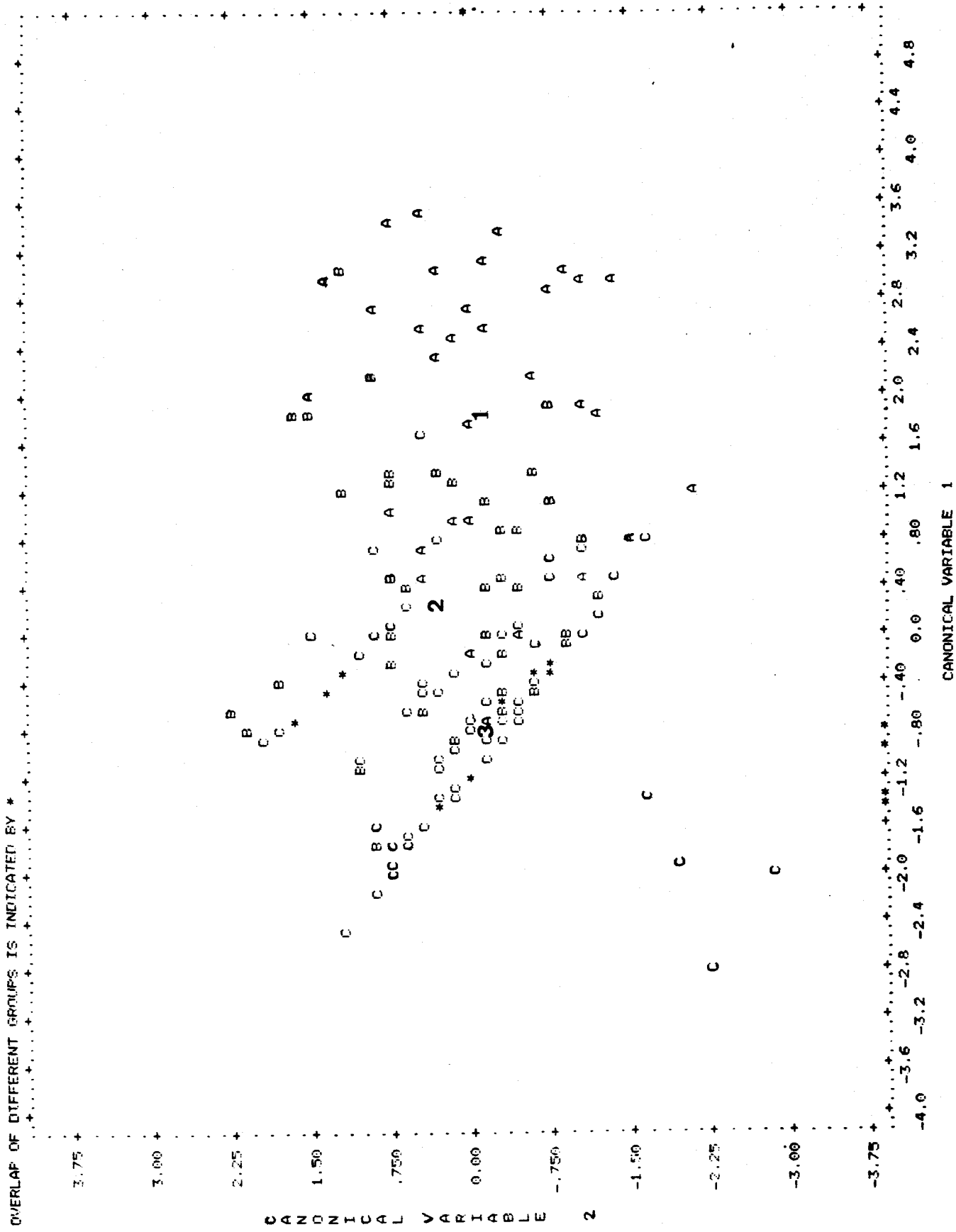


Fig. 2.5 : Représentation des 180 stations d'orge dans l'espace des deux premières variables canoniques. A, B, C : stations du groupe des parcelles fortement, moyennement, faiblement attaquées. 1, 2, 3 : centroïdes respectifs de ces groupes.

bien situées, car ils permettent aux oiseaux gregaires de garder plus facilement un contact visuel avec leurs congénères, de repérer plus rapidement un prédateur aérien, et d'être aussi plus éloignés des prédateurs terrestres (serpents).

Tableau 2.3: Coefficients de corrélation simple (en bas et à gauche) et coefficients de corrélation partielle (en haut et à droite) entre le pourcentage de perte stationnel, l'indice de rendement stationnel, la longueur moyenne des pieds, dans trois groupes de parcelles d'orge (explications dans le texte).

ORGE				
Groupe (n)	Variable	% Perte	Indice de rendement	Longueur
I (36)	% Perte		0.32	0.23
II (48)			0.25	0.19
III (96)			0.17	-0.03
I, II, III (180)			0.19*	0.19*
I	Indice de rendement	0.36		0.23
II		0.28		0.71***
III		0.21*		0.72***
I, II, III		0.44***		0.68***
I	Longueur	0.22	0.29	
II		0.15	0.71***	
III		0.13	0.72***	
I, II, III		0.44***	0.74***	

* $P < 0.05$; *** $P < 0.001$.

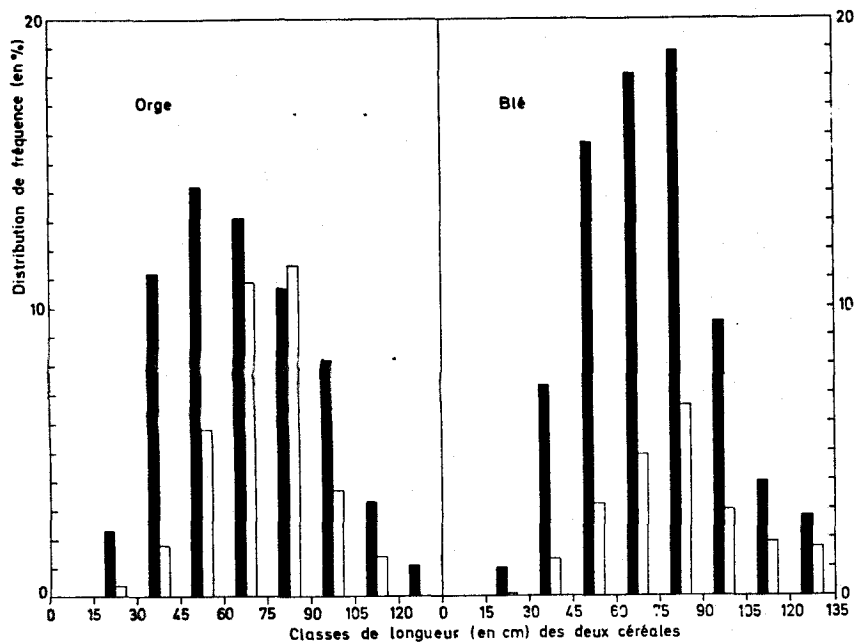


Fig. 2.6: Distribution de fréquence des pieds intacts et endommagés d'orge et de blé. Pieds intacts en noir. Pieds endommagés en blanc.

Concernant la prédation, les observations de Barnard (1980) chez le moineau domestique vont dans le sens de ces conclusions. La vigilance de cette espèce est en effet plus grande loin du couvert, où le risque de prédation augmente lui aussi.

Une question reste toutefois en suspens : les épis portés par les pieds les plus longs sont-ils vraiment choisis pour leur rendement, ou bien le sont-ils simplement parce qu'ils se présentent en premier lors de l'atterrissage?

Variations intra-et interparcelles: résumé

Pour résumer toutes ces variations, nous poserons d'abord que le comportement de déprédation ne varie pas d'une céréale à l'autre; nous postulerons ensuite que le moineau espagnol est leur principal déprédateur. Dans ces conditions, on peut conclure que cet oiseau choisit en priorité les champs de céréales les plus proches de sa colonie et dont les épis sont au stade laiteux ou pâteux. De plus, dans ceux-ci, il préfère les zones au voisinage direct de la colonie. Lorsqu'à proximité des nids il n'y a pas de céréales à un stade attractif, ce granivore oriente ses déplacements vers les emblavures au rendement élevé et de préférence bordées d'arbres. Enfin, dans toutes les parcelles, les épis les plus longs (dans l'ensemble les plus productifs) ainsi que les épis proches de perchoirs, auront plus de "chances" de recevoir sa visite.

Si elle traduit bien un choix, l'attaque préférentielle d'épis plus longs et non matures (plus verts)(1) suggère l'adoption chez ce moineau d'une "image de recherche" (Tinbergen, 1960). Elle peut aussi s'interpréter en termes de rentabilité. Des grains peu matures, donc riches en eau, peuvent en effet réduire le nombre de trajets vers l'abreuvoir, ou même dispenser les oiseaux de s'y rendre. Au moment de la construction des nids et de l'élevage des jeunes, une telle économie d'énergie est certainement intéressante. Une économie analogue semble exister notamment chez l'étourneau : quand la demande des jeunes s'accroît, la femelle choisirait pour elle-même les proies les plus accessibles; épargnant ainsi son énergie, elle pourrait maintenir la richesse du menu de ses jeunes (Tinbergen, 1981).

Le lien observé entre rendement et perte parcellaire plaide aussi en faveur de l'hypothèse de Royama (1970), selon laquelle le choix d'un site d'alimentation est fonction de sa rentabilité en énergie.

Dans ce cas, comme dans celui de l'étourneau, le concept de rentabilité de Royama compléterait celui de l'image de recherche de Tinbergen.

Chez le moineau espagnol, comme chez l'étourneau, la stratégie de recherche de nourriture pourrait donc intégrer plusieurs décisions successives. Lié à l'image de recherche, il y aurait tout d'abord un choix de la nature de l'aliment à rechercher. Ensuite, surviendrait le choix de son site optimal d'exploitation.

La figure 2.7 schématise cette hiérarchie de décisions. Sa présentation est inspirée de celle de Tinbergen (1981 : 58).

RESULTATS ET PERSPECTIVES D'ECHANTILLONNAGE

Après avoir estimé l'importance des déprédations aviaires et analysé leur répartition, j'ai tenté, pour faciliter les travaux futurs, de simplifier la méthode d'échantillonnage utilisée. Pour cela, j'ai tiré parti de la relation existant entre le pourcentage d'épis attaqués (p_1) et le pourcentage de dégâts moyens par échantillon (p_2). Pour la linéariser, on a transformé ces deux variables en : $X = \log(1-p_1)$ et $Y = \log(1-p_2)$. Pour chaque échantillon, p_1 représente le rapport du nombre d'épis endommagés au nombre d'épis non échaudés, tandis que p_2 correspond au nombre de grains consommés divisé par le nombre de grains originels. On obtient ainsi l'équation $Y = 0.453 X$.

Comme le coefficient de régression était identique pour les deux céréales, on a regroupé leurs données sur un seul schéma (fig. 2.8). Ce résultat laisse supposer que les granivores ont le même comportement dans les deux types d'emblavures.

Des simplifications analogues ont déjà été proposées par Hayne (1946), Dyer (1966), Manikowski et Da Camara-Smeets (1979). Mais si elles facilitent l'exploitation des données, c'est aux dépens de la précision. Pour des études minutieuses, il faudra donc encore passer par l'examen détaillé et fastidieux des épis.

(1) La préférence pour les grains au stade laiteux ou pâteux est un résultat de la troisième partie de ce travail.

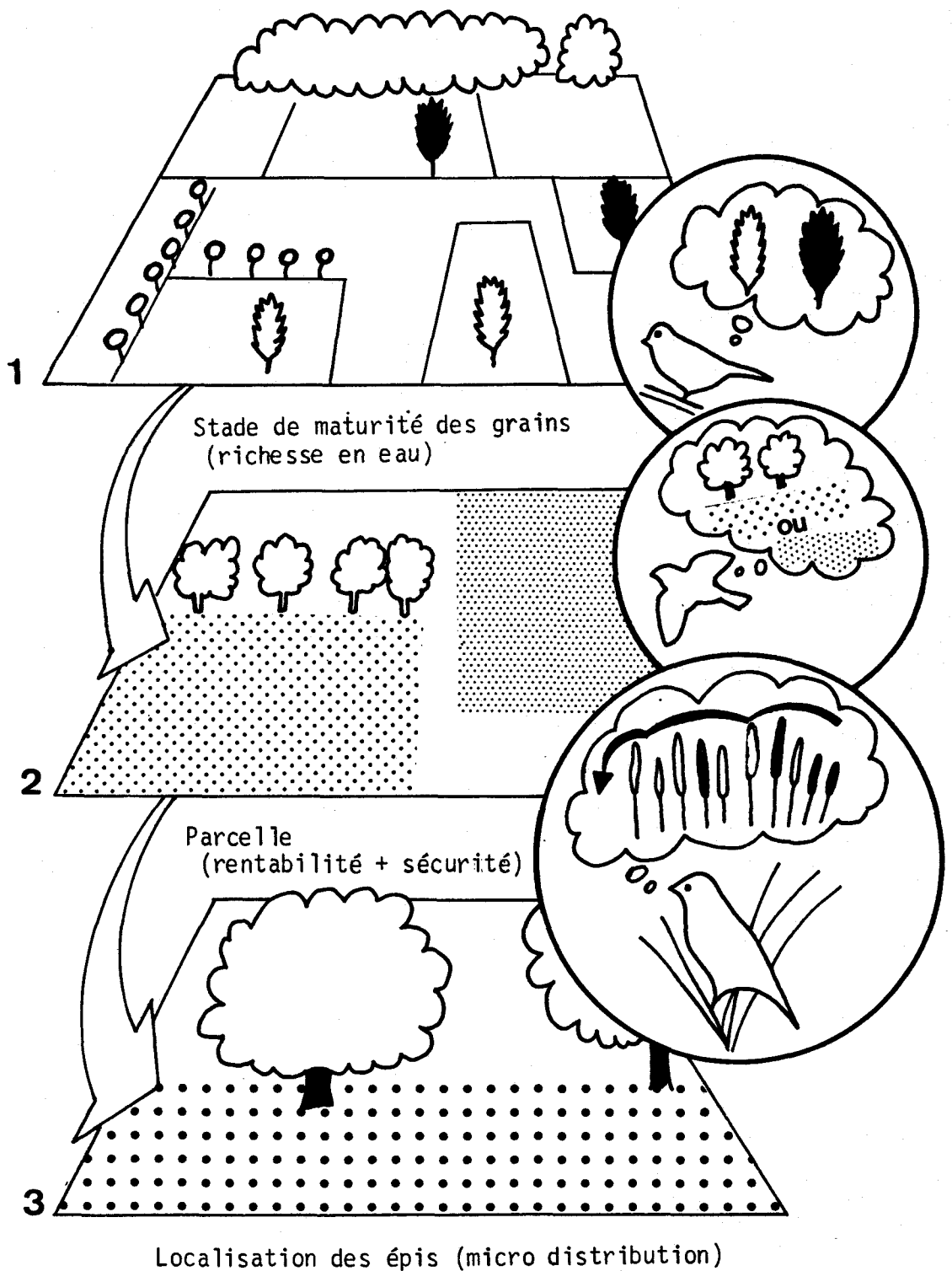


Fig. 2.7 : Schéma des décisions successives que pourrait prendre un moineau espagnol en quête de nourriture. L'oiseau perché dans sa colonie (haie à l'arrière-plan de la carte 1) doit tout d'abord choisir le stade de maturité des grains, et de ce fait le type de parcelle puisqu'elles ne sont pas toutes au même stade. Ce choix est sans doute déterminé par la richesse en eau des grains. Dans ce schéma, l'oiseau choisit l'épi au stade pâteux (à gauche). Dans un deuxième temps, il doit choisir la parcelle où il va se poser. C'est à ce niveau que pourrait intervenir l'information acquise sur la rentabilité et la sécurité (perchoirs) de la zone. Dans un troisième temps, il doit décider de l'endroit précis d'atterrissage. En ne considérant pas l'aspect grégaire de l'alimentation, ce schéma simplifie évidemment la réalité.

Par contre, en ce qui concerne l'intensité d'échantillonnage, il doit être possible de mieux adapter la méthode utilisée aux différentes intensités de dégâts. Pour cela, on peut préconiser une étude plus intensive de leurs répartitions en simulant sur ordinateur différents schémas d'échantillonnage (cf. Granett et al., 1974).

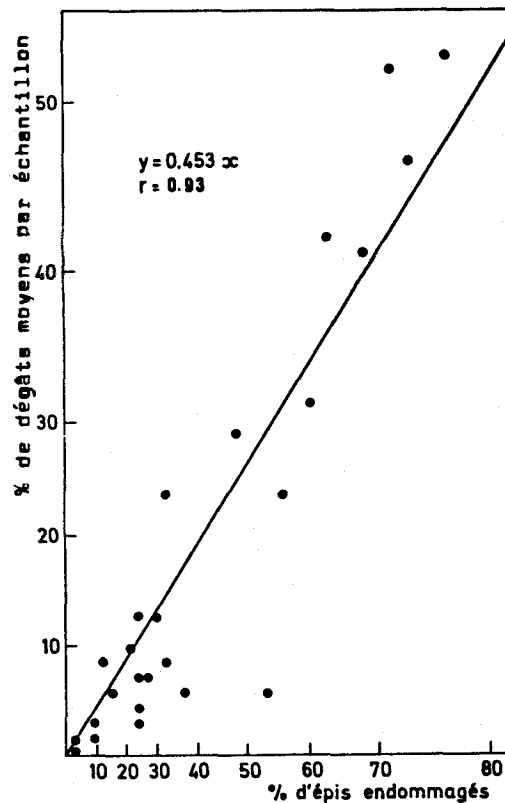


Fig. 2.8: Equation de régression entre le pourcentage d'épis endommagés et le pourcentage de dégâts moyens par échantillon; orge et blé combinés.

CONCLUSIONS

Il convient tout d'abord de noter le caractère local des estimations obtenues. La densité des colonies de moineaux espagnols est en effet fort variable d'une région à l'autre. De plus, 1977 a été une année fort sèche; il serait dès lors souhaitable de répéter ces estimations de dégâts dans des conditions climatiques plus normales.

Ceci dit, il reste encore plusieurs questions en suspens. Observe-t-on par exemple une croissance compensatoire au niveau des épis attaqués? Dawson (1970), qui a étudié ce problème, n'a pas constaté d'effets significatifs. Mais Dyer (1975) a montré qu'elle pouvait parfois compenser les pertes chez le maïs.

Par ailleurs, peut-on attribuer tous les dommages aux seuls oiseaux granivores? Selon Dawson (1970), la présence de bractées entières aux endroits endommagés des épis est un critère qui permet de séparer les dégâts d'oiseaux de ceux dus aux insectes. Ces derniers doivent les couper pour consommer les grains, alors que les premiers les laisseraient intacts. En volière, on peut cependant constater

que les moineaux domestiques les sectionnent ou les arrachent quelquefois. Ce critère de discrimination n'est donc pas totalement fiable. Mais comme la majorité des bractées subsistait dans nos échantillons, accuser les oiseaux de toutes les pertes de grains entiers n'est peut-être pas une erreur.

Quant à la perte complète d'épis par rupture ou coupure de la tige (3.3 % des épis des échantillons d'orge et 2.4 % de ceux du blé), c'est un type de dégât plus difficile à attribuer. Si la pliure d'une tige sous le poids d'un oiseau, et sa rupture ultérieure sous l'effet du vent, ne sont pas à exclure, l'action directe de petits mammifères n'est pas non plus à écarter.

De plus, quelles sont, parmi les oiseaux, les espèces qui ont pris part aux déprédations ? Les moineaux espagnols, s'ils sont sans conteste les granivores les plus nombreux dans cette région et plus particulièrement dans leurs emblavures, n'y sont toutefois pas seuls. On citera également la présence de la caille des blés Coturnix coturnix, de la perdrix gabra Alectoris barbara, de la tourterelle des bois Streptopelia turtur, de l'alouette des champs Alauda arvensis, descochevis Galerida sp., du bruant proyer Emberiza calandra, du verdier Chloris chloris, du chardonneret Carduelis carduelis, de la linotte mélodieuse Carduelis cannabina, du pinson des arbres Fringilla coelebs et du moineau domestique Passer domesticus. Certaines de ces espèces cependant, telles la caille, la perdrix et la tourterelle, ne sont pas capables de se percher sur les céréales, et ne peuvent par conséquent les endommager à tous les stades de leur croissance (sauf dans les parties versées des emblavures).

Enfin, les pertes parcellaires les plus fortes ont été estimées à moins de 50 % dans les parcelles d'orge comme dans celles de blé. Cela signifie-t-il qu'un champ de céréales soit abandonné à partir d'un certain seuil de déprédation et/ou de maturation ? Une réponse à cette question nous permettrait sans doute de mieux comprendre comment les oiseaux recherchent leur nourriture.

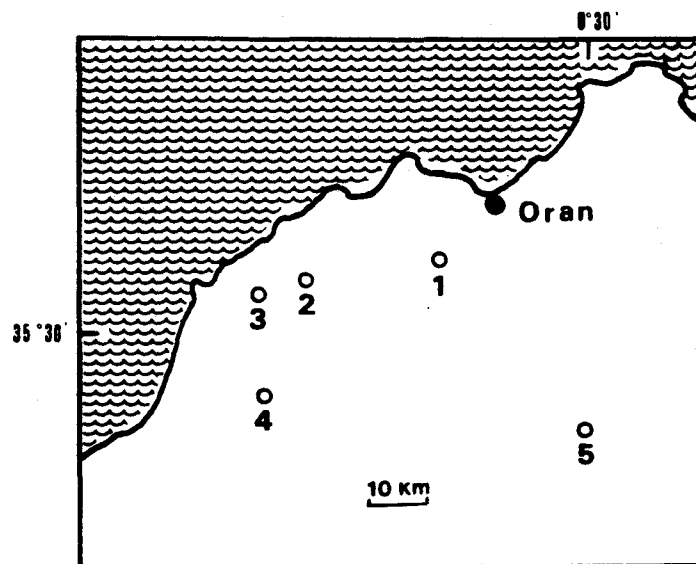


Fig.3.1. Localisation des sites de capture.
Moineau domestique : Misserghin (1).
Moineau espagnol : vallées des oueds Atchane (2), Médiouni (3)
 et Melah (4) ; Aïn el Berd (5).

TROISIEME PARTIE

A. LE MENU DES JEUNES MOINEAUX DOMESTIQUES ET ESPAGNOLS

En Algérie, comme dans d'autres pays d'Afrique du Nord, les fellahs se plaignent régulièrement des moineaux, qu'ils accusent de piller systématiquement leurs récoltes. Pour évaluer l'impact de ces oiseaux sur les cultures, il faut non seulement quantifier l'ampleur des déprédations aviaires que subissent celles-ci, mais encore calculer la part de responsabilité dans ces dégâts des différents granivores qui les visitent. Ceci implique de cerner et l'importance, et la dynamique de leurs populations, et de bien connaître leur stratégie alimentaire.

Pour clarifier ce dernier problème, j'ai donc tenté d'inventorier le menu des jeunes moineaux domestiques et espagnols, d'en analyser la structure et, parallèlement, d'en extraire certaines informations sur les stratégies des adultes en quête de nourriture. Pour l'Algérie, ils comblent partiellement une lacune, car, à ma connaissance, cette question n'y avait pas encore été étudiée. Pour l'Afrique du Nord, enfin, cette recherche prolonge, grâce à l'analyse de plus nombreux paramètres, les travaux de Bachkiroff (1953) au Maroc, et de Bortoli (1969) en Tunisie.

MATERIEL ET METHODES

Colonies étudiées

Les jeunes moineaux furent collectés au nid dans cinq colonies : quatre de moineaux espagnols et une de moineaux domestiques. Toutes se situaient dans l'ouest oranais (fig.3.1).

Les colonies de moineaux espagnols comportaient plusieurs centaines ou plusieurs milliers de couples, tandis que celle de moineaux domestiques n'en hébergeait que quelques dizaines. Celles de moineaux espagnols, installées dans la campagne sur des acacias, des eucalyptus, des lentisques, des pins, des oliviers ou des tamaris, étaient proches ou bordaient des champs de céréales et des vignobles. Les moineaux domestiques, par contre, étaient établis dans un village. Les bâtiments où ils nichaient - de vastes poulaillers -, étaient entourés d'un verger irrigué et planté d'agrumes.

Les deux moineaux se différencient également au niveau de leurs cycles de reproduction annuels. Ceux-ci sont beaucoup plus synchronisés chez le moineau espagnol que chez le moineau domestique. De plus, dans bon nombre de colonies du premier, on ne note qu'une seule ponte, alors que dans celles du second, on en observe habituellement plusieurs par saison de reproduction.

Collecte et conservation

Dans chaque colonie de moineaux espagnols, les jeunes furent récoltés en des points régulièrement espacés, lorsque l'accès des nids le permettait. Pour le moineau domestique, le nombre limité de nichées a exigé une prospection systématique des différents nids. Presque tous ces échantillons furent prélevés en matinée.

Les jeunes, immédiatement tués au chloroforme, furent disséqués dans les heures suivant leur capture, ou plus tardivement après congélation. Le contenu de la partie antérieure du tube digestif (oesophage, ventricule succenturié, gésier) fut conservé dans une solution de formol à 5 %.

Tri, dénombrement et nature du matériel

Comme la plupart des jeunes avaient l'oesophage vide, l'étude de leur menu fut basée sur le contenu des ensembles ventricule succenturié - gésier (= "contenu stomacal" ou encore "relevé" dans la suite du texte). 234 de ces contenus, pour le moineau espagnol, et 68, pour le moineau domestique, purent ainsi être triés dans un couvercle de boîte de Pétri et sous une loupe binoculaire. L'identification et l'inventaire des aliments furent réalisés sur ce matériel humide.

Invertébrés. Leur nombre était généralement obtenu à partir des débris les plus nombreux et les plus représentatifs des divers groupes taxinomiques, plus rarement à partir d'individus complets. Les capsules céphaliques, par exemple, furent utilisées pour le comptage des arachnides, des dictyoptères, des orthoptères, des caraboïdes, des curculionidés, des coccinélidés, des planipennes, des lépidoptères, des diptères, des différents groupes d'hyménoptères, des hétéroptères et des homoptères ; les pronota furent utilisés pour les curculionidés, les coccinélidés et les hétéroptères ; les élytres pour les caraboïdes, les chrysomélidés, les curculionidés, les scarabéidés et les coccinélidés ; les mandibules pour les orthoptères et les formicoïdes ; les génitalia pour les orthoptères, les cerques pour les dermoptères, les fémurs pour les curculionidés, les chélicères pour les araignées, et les

coquilles, enfin, pour les gastéropodes.

Lorsque certaines pièces se présentaient par paires, leur nombre était évidemment divisé par deux pour obtenir celui des proies.

Végétaux. Les grains furent comptés individuellement, lorsqu'ils étaient de grande taille, comme ceux des céréales cultivées par exemple. Pour les petites graines d'habitude peu nombreuses, ainsi que pour les grains de maïs et les graines fragmentées, un indice d'abondance fut utilisé.

Modes d'expression des résultats

Pour chaque espèce de moineau, les résultats sont présentés en fonction de deux classes d'âge. La première va de l'éclosion à l'apparition des rémiges hors de leur fourreau, vers 6 à 8 jours, et la seconde de cette étape à la sortie du nid. Chez le moineau espagnol, l'envol a lieu d'habitude entre le 13^e et le 15^e jour, et chez le domestique entre le 14^e et le 16^e jour.

D'autre part, les résultats sont exprimés au moyen des paramètres suivants :

- la richesse : elle représente le nombre de catégories taxinomiques de l'échantillon. Celles-ci sont relativement larges, bien que dans certains cas favorables les déterminations aient pu être menées jusqu'au genre. La richesse moyenne, quant à elle, est le nombre moyen de catégories taxinomiques par contenu stomacal.
- le nombre d'aliments par contenu stomacal ;
- la fréquence : elle correspond au rapport du nombre d'individus d'une catégorie taxinomique donnée au nombre total d'individus de l'échantillon ;
- la constance : elle équivaut au rapport du nombre de relevés où une catégorie taxinomique est présente au nombre total de relevés non vides de l'échantillon. Elle n'est calculée que pour des échantillons de plus de 10 relevés.

Ces définitions sont inspirées des travaux de Blondel (1975) et Henry (1977).

De plus, la représentation graphique du lien entre la richesse (S) et la taille d'un échantillon est basée sur la technique de calcul qu'utilisent Blondel (1975) et Bournaud et Corbillé (1979) pour l'étude de la richesse des peuplements d'oiseaux. La pente de la courbe de la richesse cumulée ainsi obtenue a été calculée, entre le dernier (S_n) et l'avant dernier relevé (S_n - 1) de l'échantillon, grâce à l'équation de Ferry (*in* Blondel, 1975) :

$$S_n - 1 = S_n - a/n$$

où n est le nombre de relevés et a le nombre de catégories taxinomiques qui ne sont rencontrées que dans un seul de ces n relevés. Cette pente "est nulle quand a est nul ou quand n tend vers l'infini" (Blondel,

1975).

Par ailleurs, l'indice de Shannon (H') (voir Henry, 1977 et 1978 b) a permis d'évaluer la diversité des proies à partir des fréquences des différentes catégories taxinomiques. Et finalement, la spécialisation du menu a été mesurée par la valeur du rapport de cet indice à la diversité maximale possible, soit $J' = H'/H' \text{ max}$. Ce J' , indice d'équirépartition, peut varier de 0 (spécialisation maximale : une seule catégorie de proies consommées) à 1 (spécialisation minimale : toutes les catégories sont également représentées).

Limites méthodologiques

Les aliments peuvent cheminer au travers de l'oesophage à des vitesses différentes (Gartshore et al., 1979). Ils peuvent donc commencer à être digérés à des moments différents. De plus, la vitesse de la digestion peut varier d'un aliment consommé à l'autre. Les observations de Coleman (1974, de Custer et Pitelka (1975) indiquent que les graines et les grains subsistent beaucoup plus longtemps que les invertébrés dans les estomacs des espèces qu'ils ont étudiées. Cela reste à démontrer pour les moineaux, mais la présence d'une chitinase gastrique chez le moineau domestique (Jeuniaux, 1962) laisse présager une situation analogue, au moins pour les parties non sclérifiées des insectes.

Enfin, la digestion peut encore se poursuivre après la mort des oiseaux (Dillery, 1965). Les pourcentages présentés dans cette note sont par conséquent plus ou moins biaisés. En attendant de pouvoir disposer de facteurs correctifs, comme il en existe pour d'autres espèces (Coleman, 1974, Custer et Pitelka, 1975), il faut surtout les considérer comme des ordres de grandeur.

RESULTATS ET DISCUSSION

Caractères du menu

=====

Richesse

Chez le moineau espagnol, la richesse des proies par échantillon est en moyenne de 11 (tableau 3.1), alors qu'elle est en moyenne de 14 chez son congénère (tableau 3.2). La figure 3.2 montre qu'elle dépend partiellement de la taille des échantillons.

L'allure des courbes de la richesse cumulée nous montre aussi dans quelle mesure celle-ci s'approche de la richesse totale (fig. 3.2). Parmi ces courbes, il n'y en a que deux qui atteignent pratiquement un palier. Dans ce cas, la richesse cumulée, qui se chiffre à 12 ou 15, est par conséquent proche de la richesse totale des populations de proies dont proviennent ces échantillons. Il a donc suffi, respectivement, de 40 et 33 relevés pour répondre à cet objectif.

De plus, grâce au rapport a/n de l'équation de Ferry, l'effort d'échantillonnage requis pour élever encore d'une unité la richesse cumulée peut être quantifié. Pour nos échantillons de proies, ce rapport vaut respectivement : 0.22 (Aïn el Berd, 31 mai, stade B),

0.07 (Oued Médiouni, 29 mai, stade A), 0.05 (Oued Atchane, 4 mai, stade B), 0.03 (Aïn el Berd, 22 mai, stade A) chez le moineau espagnol et 0.38 (Misserghin, 5 juin, stade A) chez son congénère. En théorie, il aurait donc fallu 5, 15, 20, 33 et 2.5 relevés de plus pour gagner une catégorie de proies. Cependant, pour obtenir un bon aperçu du menu des moineaux, il n'est pas indispensable de connaître exactement la richesse totale en proies. Les catégories taxinomiques "rares" ne sont en effet souvent représentées que par un très petit nombre d'individus.

Par ailleurs, on aura remarqué que, d'une courbe à l'autre, la montée peut être fort variable. Ceci est la conséquence d'une plus ou moins grande spécialisation du régime, problème qu'on abordera plus tard. Quant au maximum atteint, il est détenu par le moineau domestique : $S = 16$. Cette dernière particularité peut être liée à la situation de sa colonie, si l'entomofaune de son verger est plus variée que celle des emblavures de céréales où se nourrissent les moineaux espagnols. Un spectre plus large de proies peut aussi, selon Schoener (1971), résulter d'une plus faible abondance absolue de nourriture. Ces deux hypothèses ne sont pas incompatibles.

La richesse moyenne permet de poursuivre l'analyse de certains résultats. Ainsi, pour les relevés des proies du 5 juin dans la colonie de Misserghin, la richesse moyenne du stade A ($m = 5.2$) est supérieure, et significativement différente ($P < 0.05$), de celle de B ($m = 3.5$). Les poussins les plus jeunes ne peuvent accepter que des proies de petite taille ; ceci oblige sans doute leurs parents à prospector un plus grand nombre de catégories taxinomiques pour satisfaire cette condition.

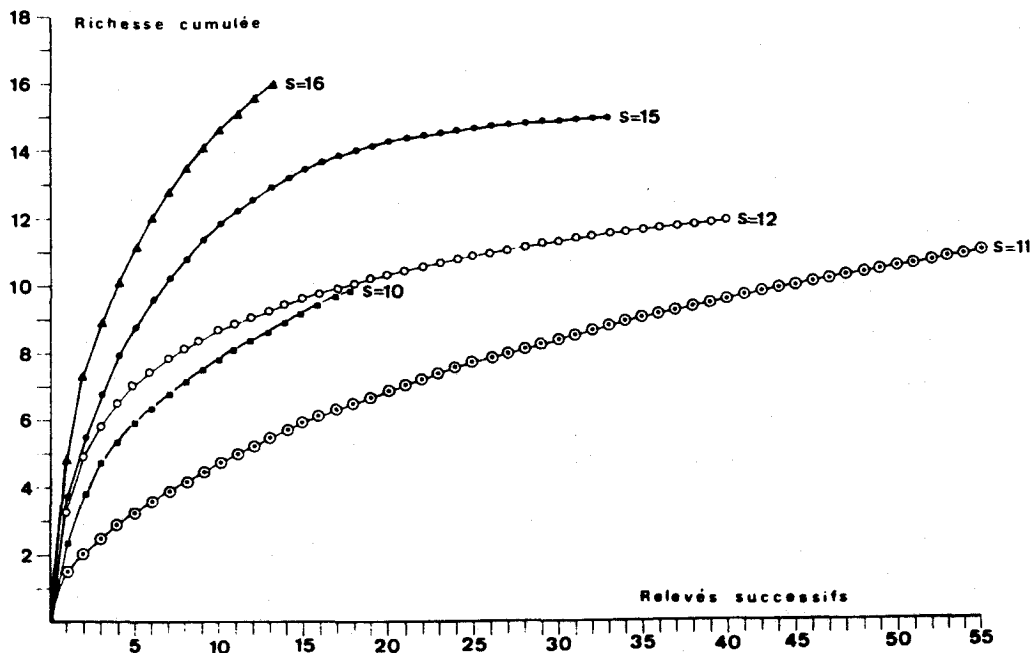


Fig.3.2. Courbes de la richesse cumulée des proies (S) dans cinq échantillons de contenus stomacaux.
 Moineau espagnol, stade A : ◌-◌ (O. Médiouni, 29 mai), ●-● (Aïn el Berd, 22 mai) ; stade B : ○-○ (O. Atchane, 4 mai), ■-■ (Aïn el Berd, 31 mai).
 Moineau domestique, stade A : ▲-▲ (Misserghin, 5 juin).

Tableau 3.1 : Fréquence et constance des proies dans le menu des jeunes moineaux espagnols.

Année	1977															
	1976						1977									
	Oued Atchane						Oued Médiouni			Aïn el Berd						
Lieu	30.IV		4.V		9.V		12.VI		11.V		29.V		22.V		31.V	
Date	A(6)		B(40)		B(10)		B(10)		B(10)		A(55)		A(33)		B(18)	
Stade	F		F		F		F		F		F		F		F	
Catégories animales	F		C		F		F		F		C		C		C	
GASTEROPODES	3.4	2.0	3.8	17.5	0.2	1.8	0.8	9.1	3.6	11.1
ARACHNIDES	1.1	5.8	0.6	5.0	1.8	1.1	9.1	6.9	48.5	1.2	5.5
INSECTES indéterminés	1.1	2.0	1.2	15.0	1.8	8.5	0.9	5.5	4.0	30.3	2.4	11.1
Dictyoptères : Mantes	0.2	1.8
Orthoptères (*)	12.5	46.0	29.3	85.0	71.9	55.0	4.2	89.4	100.0	85.5	43.9	93.9	11.9	38.9	38.9
Dermatères : Forficules	36.4	11.5	8.9	65.0	27.5	4.2	0.2	1.8	1.6	4.0	15.1	17.9	38.9
Coléoptères indéterminés	5.7	5.8	9.1	50.0	3.5	2.5	7.6	0.4	3.6	3.7	36.4	4.8	16.7
Chrysomelidae	0.4	3.6	1.0	12.2
Curculionidae	4.5	2.0	0.6	7.5	0.8	3.2	27.3	1.2	5.5
Scarabaeidae	0.4	5.0
Coccinellidae	11.5	12.6	52.5	15.8	0.4	3.6	1.1	12.1	2.4	11.1

Tableau 3.1 : (suite)

Année	1977												
	1976	Oued Atchane						Oued Melah		Oued Mediouni		Aïn el Berd	
	3.VI	30.IV	4.V	9.V	12.VI	11.V	29.V		22.V	31.V			
B(20)	A(6)	B(40)	B(10)	B(10)	B(10)	A(55)	B(6)	A(33)	B(18)				
Catégories animales	F	F	F	F	F	F	F	F	C	F	C	F	C
Planipennes : Ascalaphes	0.2	2.5	1.9	15.1	3.6	5.5
Lépidoptères	2.0	0.5	6.1
Diptères	2.0	0.2	1.8	1.1	12.1
Hyménoptères indéterminés	0.3	3.0
Apoidea	0.2	2.5
Formicoidea	8.0	16.6	37.5	1.8	52.5	3.6	1.3	15.1	17.9	44.4
Hémiptéroïdes indéterminés	0.2	2.5	1.8
Hétéroptères	1.1	5.8	4.6	32.5	1.8	21.2	5.0	12.9	18.4	72.7	29.8	72.2
Homoptères	1.1	12.1
Larves indéterminées	5.7	3.9	0.8	7.5	1.8	0.8	0.9	5.3	33.3	3.5	5.5
Coléoptères indét. (L)	19.3	11.1	12.5
Planipennes (L)	0.3	3.0
Lépidoptères (L)	1.3	9.1
Diptères (L)	1.1

A, B : classes d'âge, (n) : nombre de contenus stomacaux
 F : fréquence (%), C : constance (%)
 * : imagos et larves
 L : larves

Tableau 3.2: Fréquence et constance des proies dans le menu des jeunes moineaux domestiques.

Année	1977									
	Misserghin									
Date	25.V		2.VI		5.VI				23.VI	
Stade	A(6)	B(8)	B(11)		A(13)		B(11)		B(11)	
Catégories animales	F	F	F	C	F	C	F	C	F	C
GASTEROPODES	1.0	9.1	45.5	1.9	18.2	13.3	54.6
ARACHNIDES	9.2	5.5	46.2	0.9	9.1
INSECTES indéterminés	3.1	7.8	54.6	2.8	30.8	2.8	27.3	3.5	36.4
Orthoptères	11.3	4.7	9.1	36.4	10.6	69.2	1.9	18.2	5.3	36.4
Dermatères : Forficules	2.1	2.6	18.2	1.2	15.4	1.9	18.2	2.7	18.2
Coléoptères indéterminés	2.1	16.3	26.0	45.5	5.9	69.2	17.0	91.0	6.2	54.6
Caraboidea	0.9	9.1
Chrysomelidae	2.1	7.0	1.2	15.4	0.9	9.1
Curculionidae	10.3	7.0	11.7	45.5	1.6	30.8	1.9	18.2
Scarabaeidae	2.1	0.4	7.7	4.6	36.4
Coccinellidae	10.3	20.9	3.9	27.3	0.4	7.7	7.6	9.1	15.0	27.3
Diptères	2.1	1.2	15.4
Hyménoptères indéterminés	1.3	9.1	1.8	18.2
Sphecoidea	1.2	7.7
Formicoidea	4.1	9.3	7.8	18.2	24.8	69.2	21.7	63.7	22.1	45.5
Hémiptéroïdes indéterminés	1.0	2.6	18.2	1.6	23.1	11.5	45.5
Hétéroptères	14.4	30.2	1.3	9.1	4.7	53.9	4.6	45.5
Homoptères	15.6	54.6	0.4	7.7
Larves indéterminées	6.2	2.3	1.3	9.1	5.5	38.5	1.8	18.2
Coléoptères indét. (L)	17.5	2.3	1.2	15.4	27.4	9.1	10.6	18.2
Chrysomelidae (L)	0.4	7.7
Planipennes (L)	1.0	2.8	23.1
Diptères (L)	27.2	92.3	3.8	36.4	6.2	36.4

Légende : voir tableau 3.1.

Pour ce qui est de l'apport végétal enfin, la richesse totale est le plus souvent de 2 ou 3 chez le moineau espagnol (tableau 3.3) et de 3 ou 4 chez le domestique (tableau 3.4). La facilité d'accès à ces aliments, et parfois leur abondance considérable, n'incitent sans doute pas les moineaux à exploiter un plus grand nombre de catégories.

Nombre d'aliments par contenu stomacal

Pour chaque moineau, et pour chaque classe d'âge, l'analyse de ce paramètre est basée sur le regroupement de tous les échantillons disponibles. Le tableau 3.5, qui présente ces synthèses, montre ainsi que : chez le moineau espagnol, au stade A, la deuxième et la troisième classe d'abondance numérique des proies se partagent le pic des observations. Le moineau domestique, par contre, présente au même stade deux maxima : un pour la deuxième classe et un second, plus petit, pour la cinquième. Ce dernier résulte essentiellement d'un nombre élevé de larves d'insectes dans quelques contenus.

Au stade B le summum des observations est lié chez les deux moineaux à la première classe. Le moineau domestique montre en outre un petit pic pour les deux dernières ; celui-ci correspond à la présence de larves d'insectes, ou d'imagos de coccinélidés et de fourmis dans certains relevés. Cette particularité ne s'exteriorise pas chez le moineau espagnol, mais elle existe néanmoins car ses dernières classes renferment également le plus grand nombre de proies de ces catégories.

La diminution, observée chez les deux moineaux, du nombre moyen de proies par contenu du stade A au stade B est compensée par l'accroissement de l'apport végétal (tableaux 3.3 et 3.4). Une augmentation de la taille des proies est également possible. Les orthoptères les plus longs, par exemple, ont été rencontrés au stade B. Mais le nombre trop restreint d'individus entiers n'a toutefois pas permis d'étudier la distribution de leur taille. Selon Henry (1978 a), ce paramètre conditionne fortement la sélection des proies chez certains passereaux.

Fréquence et constance

Les tableaux 3.1, 2, 3 et 3.4, qui consignent les principaux résultats de l'examen des contenus stomacaux, ne reprennent pas les échantillons inférieurs à six relevés. Ces derniers ont cependant été utilisés dans les analyses globales du régime alimentaire. Les aphidiens n'y figurent pas non plus à cause de leur faible biomasse et de leur faible constance : un seul relevé de moineau espagnol et sept de moineau domestique en contenaient. Cette rareté traduit une digestion rapide ou bien une consommation réduite car le gain énergétique des proies de petite taille est sans doute trop faible pour certains prédateurs (Henry, 1978 a).

Cas du moineau espagnol

Invertébrés. La figure 3.3 qui condense des données du tableau 3.1 et des plus petits relevés, donne un aperçu global des grands groupes de proies trouvés en 1977 dans le menu des jeunes. Au stade A et pour ce qui est de la fréquence, elle montre ainsi une majorité d'orthoptères, surtout des criquets. Les hémiptéroïdes (essentiellement des hétéroptères), les coléoptères (principalement des coccinélidés et des

curculionidés) et les dermaptères (uniquement des forficules) sont moins bien représentés, mais ils constituent tout de même ensemble près d'un quart des proies. Les autres groupes, par contre, sont d'importance secondaire.

En ce qui concerne la constance, les différents groupes d'insectes révèlent la même hiérarchie.

Au stade B, la fréquence des orthoptères reste élevée, mais elle a diminué de moitié par rapport au stade A. Ce changement s'opère surtout au profit des fourmis, des coléoptères et dans une moindre mesure des dermaptères. Cette fois cependant, la distribution des constances ne suit plus tout-à-fait celle des fréquences.

Bachkiroff (1953) et Bortoli (1969) ont déjà signalé la présence des principaux groupes de proies présentés ci-dessus. Mais le premier auteur n'a pas trouvé de dermaptères. Il indique en outre une faible constance pour les fourmis et les hémiptéroïdes, ce qui contraste également avec les résultats d'Oranie. Quant au second, il mentionne les fourmis comme des proies très rares.

Végétaux. L'essentiel du matériel végétal est représenté par les grains de céréales, principalement du blé (tableau 3.3). La quantité et la constance de ceux-ci augmentent généralement du stade A au suivant (tableau 3.3 et fig.3.3). Le maximum a été observé chez des jeunes très proches de l'envol (moyenne de 7.3 grains par contenu ; O. Atchane, 12 juin 1977).

Les graines de plantes spontanées, très petites et surtout du genre *Sonchus* sont trouvées en très petit nombre et en faible constance. Ces observations, comme les précédentes, s'accordent avec celles de Bachkiroff (1953), de Bortoli (1969) et de Gavrilov (1963).

Les pois chiches enfin ont une importance accessoire ; ils ne proviennent en effet que d'une seule colonie (O. Atchane, stade B) où ils n'ont guère, semble-t-il, servi de nourriture aux jeunes.

Cas du moineau domestique

Invertébrés. Au stade A, les larves d'insectes (fig.3.4), surtout de diptères et de coléoptères (probablement coccinélidés), constituent le gros de la fréquence. Quatre autres groupes cependant sont également bien représentés : les fourmis, les coléoptères (surtout coccinélidés et curculionidés), les orthoptères (essentiellement des criquets) et les hémiptéroïdes (principalement des hétéroptères).

En constance, les coléoptères sont d'importance comparable aux larves d'insectes. Les hémiptéroïdes, les orthoptères et les fourmis viennent ensuite.

Au stade B, la fréquence des coléoptères s'accroît aux dépens de celles des groupes des larves et des orthoptères. Sinon, ses variations sont faibles.

La constance donne une hiérarchie des proies assez comparable à celle de la fréquence, sauf pour les larves d'insectes qui deviennent l'un des groupes les moins importants. De plus, par rapport au stade A, la constance diminue pour tous les groupes.

Tableau 3.3: Catégories végétales dans le menu des jeunes moineaux espagnols. (1)

Année	1977												
	1976			O. Atchane				O. Melah	O. Médiouni		Aïn el Berd		
	Date	Stade	Catégorie	30.IV	4.V	9.V	12.VI	11.V	29.V	22.V	31.V		
	3.VI	B(20)	Ab	A(6)	B(40) ⁽²⁾	B(10)	B(10)	B(10)	A(55)	B(6)	A(33)	B(18)	
			Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	Ab	C	Ab	Ab	C	
			1.7	0.7	32.5	1.7	7.3	0.5	0.2	6.1	72.2
			0.2	12.5	0.1
			+	+	+(+++)	25.0	(+)	+	+	+	24.2

(1) A, B : classes d'âge, (n) = nombre de contenus stomacaux.
 Ab = abondance en nombre moyen d'ex. par contenu ou selon un indice :
 + = rare, ++ = peu abondant, +++ = abondant (plusieurs dizaines d'ex.),
 (+), (++) = abondance observée chez quelques oiseaux seulement.
 C = constance (en %).

(2) Ce prélèvement provient de deux colonies différentes.

Tableau 3.4: Catégories végétales dans le menu des jeunes moineaux domestiques (1)

Année	1977									
	Misserghin									
	25.V		2.VI		5.VI		23.VI			
	A(6)	B(8)	B(11)		A(13)		B(11)		B(11)	
Catégories végétales	Ab	Ab	Ab	C	Ab	C	Ab	C	Ab	C
Céréales : blé + orge	0.2	0.4	27.3	0.8	18.2
Maïs	(++)	++	63.6	(+)	15.4	++	27.3	++	54.6
Graines de plantes spontanées I	+	+	+	27.3	(+ à ++)	30.8	(+)	18.2	+	45.5
Graines de plantes spontanées II	++	+++	++(+++)	100.0	++(+++)	76.9	++(+++)	91.0	++(+++)	81.8

(1) Légende : voir tableau 3.3.

Tableau 3.5: Nombre de proies par contenu stomacal (en 1977)

MOINEAU ESPAGNOL (A) *											
Nombre de proies par contenu stomacal	0 à 5	6 à 10	11 à 15	16 à 20	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 45	46 à 50	
Nombre d'observations	11	20	20	8	1	0	0	0	0	0	N = 60
%	18.3	<u>33.3</u>	<u>33.3</u>	13.3	1.7	0	0	0	0	0	
MOINEAU ESPAGNOL (B) *											
Nombre d'observations	38	18	13	9	3	3	2	0	0	0	N = 86
%	<u>44.2</u>	20.9	15.1	10.5	3.5	3.5	2.3	0	0	0	
MOINEAU DOMESTIQUE (A)											
Nombre d'observations	5	8	2	3	5	2	1	1	0	0	N = 27
%	18.5	<u>29.6</u>	7.4	11.1	<u>18.5</u>	7.4	3.7	3.7	0	0	
MOINEAU DOMESTIQUE (B)											
Nombre d'observations	24	10	3	1	1	0	0	0	1	1	N = 41
%	<u>58.5</u>	24.4	7.3	2.4	2.4	0	0	0	<u>2.4</u>	<u>2.4</u>	

* stades A et B : explications voir texte

Végétaux. Au premier stade, les grandes graines de plantes spontanées (= II) constituent la catégorie végétale la plus importante en abondance et en constance. Ces graines, toujours fragmentées, n'ont pu être identifiées. Les petites graines de plantes spontanées (= I), surtout du genre Sonchus, ainsi que le maïs et les autres céréales, ne jouent qu'un rôle accessoire (tableau 3.4 et fig. 3.4).

Au second stade, la part des graines II augmente encore en abondance et constance ; celle du maïs évolue de même.

Modifications saisonnières du menu

Le stade B fournit 4 échantillons qui permettent quelques brèves remarques sur ce type de variation.

Certaines proies, comme les curculionidés, disparaissent des relevés à la fin juin ; d'autres au contraire, comme les fourmis, les homoptères, les larves de coléoptères et de diptères apparaissent ou augmentent au cours de ce mois (tableau 3.2).

A côté de cela il existe des catégories de proies dont les fluctuations numériques n'ont pas de sens bien précis, les coccinellidés, les gastéropodes et les orthoptères par exemple.

Quant à l'apport végétal, il ne paraît pas présenter de variations importantes (tableau 3.4).

Comparaison du menu des deux moineaux

Il est certainement hasardeux de confronter un ensemble d'échantillons provenant de colonies différentes à un autre qui est issu d'une seule. C'est pourquoi cette comparaison se bornera à relever les contrastes et les similitudes les plus marquées.

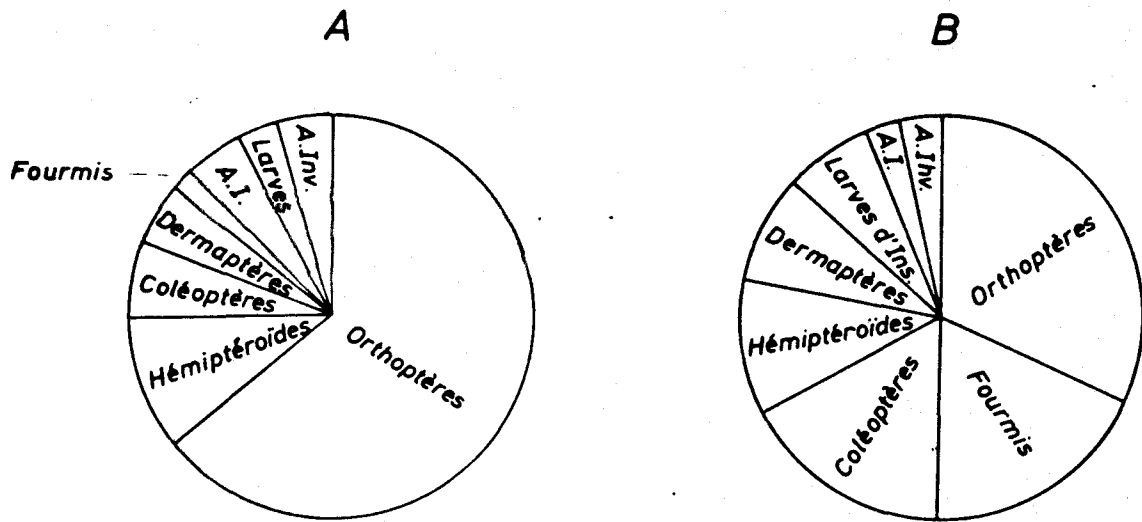
Les principales différences concernent :

- les orthoptères et les dermoptères, beaucoup mieux représentés en constance et fréquence chez le moineau espagnol, et cela aux deux stades ;
- les coléoptères qui, en revanche, prédominent pour les deux paramètres et les deux stades chez le moineau domestique.

Le cas des larves d'insectes autres que celles d'orthoptères est plus particulier. En effet, si leurs effectifs sont surtout notables en 1977 chez le moineau domestique (fig. 3.4), elles furent également bien représentées chez l'autre moineau en 1976 (tableau 3.4). Cette variation est peut-être une conséquence de la sécheresse de 1977 en milieu non irrigué.

En revanche, la disparition presque complète des arachnides au stade B et l'apparition consécutive des gastéropodes représentent un trait commun à ces deux oiseaux. Par ailleurs, les jeunes des deux moineaux reçoivent des proies qui, pour la plupart, vivent au sol ou dans la strate herbacée (tableau 3.1 et 2). Il s'agit en outre d'organismes peu mobiles.

Fréquence



Constance

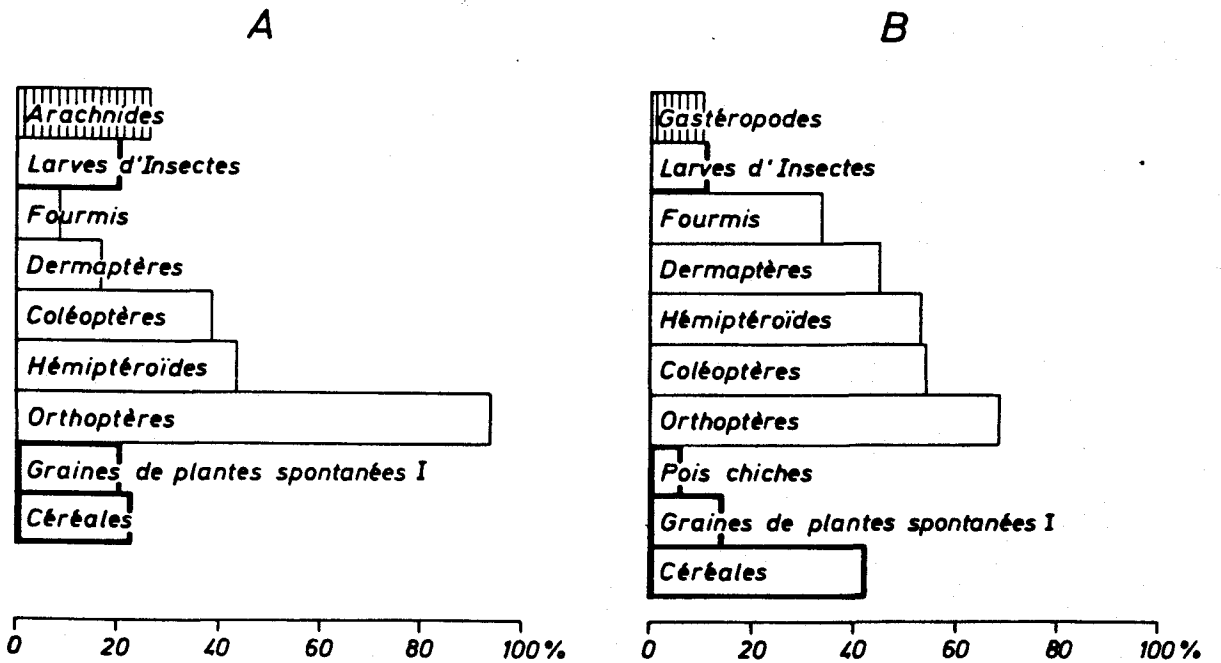
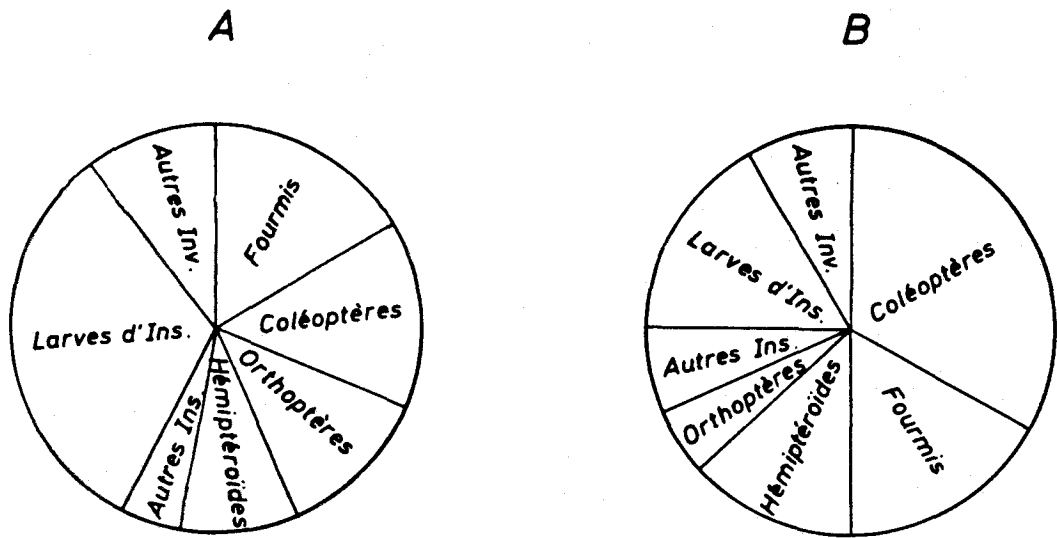


Fig.33. Fréquence des invertébrés et constance des principaux aliments (invertébrés et végétaux) dans le menu des poussins de moineaux espagnols de deux classes d'âge (Oranie, 1977).
 A : jeunes poussins; B : poussins plus âgés (voir texte).
 A.I. = autres groupes d'insectes; A. Inv. = autres invertébrés (arachnides et gastéropodes); Larves = larves d'insectes.

Fréquence



Constance

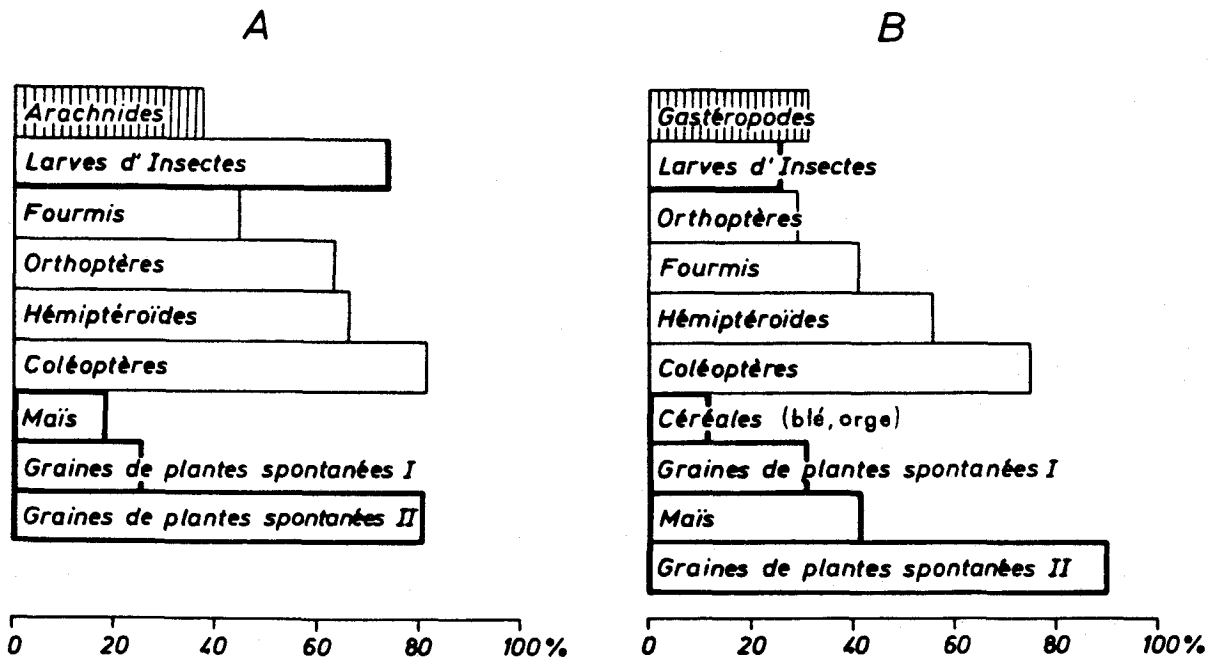


Fig.34. Fréquence des invertébrés et constance des principaux aliments (invertébrés et végétaux) dans le menu des poussins de moineaux domestiques de deux classes d'âge (Misserghin, 1977).
 A : jeunes poussins; B : poussins plus âgés (voir texte).
 Autres ins. = autres groupes d'insectes; Autres inv. = arachnides et gastéropodes; I = petites graines entières; II = grandes graines en fragments.

Structure du menu : distribution des proies

Jusqu'à présent, les paramètres fréquence et constance ont été analysés séparément. Leur combinaison est cependant indispensable pour révéler la structure du menu des jeunes moineaux. Cette structure, que donne la figure 3.5 a été dressée à partir des valeurs reprises aux tableaux 3.1 et 3.2.

Une première constatation s'impose : l'allure de cette distribution, quel que soit le moineau ou la classe d'âge, est semblable d'un échantillon à l'autre. Elle est, par ailleurs, comparable à celle donnée par Henry (1977) pour la rousserolle effarvate. Dans ces deux cas, la relation entre le logarithme de la fréquence et la constance n'est pas linéaire.

Cette relation, si on la compare à celle présentée par Frelin (1982 : 441), s'ajuste, en première approximation, à un modèle de distribution au hasard.

L'examen du rôle structural des différentes catégories taxinomiques révèle, d'autre part, la possibilité d'un chevauchement des niches alimentaires des deux moineaux. En effet, des catégories identiques occupent la même position dans la hiérarchie de leurs proies (exemple : arachnides ; Misserghin, 5 juin, et Aïn el Berd, 22 mai ; stade A). Comme certaines catégories conservent le même rôle d'un stade à l'autre (exemple : hétéroptères, stades A et B, Misserghin, 5 juin), ce chevauchement pourrait bien se prolonger pendant une grande partie de la croissance des jeunes.

D'un autre côté, des catégories taxinomiques différentes sont interchangeable. Le menu des jeunes présente ainsi différentes versions, qui traduisent la souplesse d'adaptation de leurs parents, car celles-ci sont vraisemblablement liées aux fluctuations d'abondance du peuplement des proies.

A ces résultats, on peut encore ajouter, grâce au tableau 3.6, que la classe de constance la plus petite (0 - 20 %) rassemble les catégories taxinomiques les plus nombreuses ; ceci vaut pour les deux moineaux et quel que soit le stade. Il suggère en outre une différence inter-stades dans la distribution numérique de ces catégories. Chez chacun des moineaux, B présente en effet moins de contraste que A entre les deux premières classes de constance. La taille des débris dans les estomacs des poussins plus âgés indique que ceux-ci peuvent ingurgiter des proies relativement grandes. Théoriquement, ils doivent donc rejeter moins de proies de certaines catégories, ce qui doit logiquement entraîner une hausse de la constance.

La figure 3.5 montre encore que dans la première classe de constance la fréquence est généralement inférieure ou égale à 4 %. Les quelques exceptions concernent des coccinélidés, des formicoïdes et des larves de coléoptères, c'est-à-dire des proies qui sont - ou qui sont probablement - distribuées en agrégats dans les zones de gagnage des oiseaux, et que certains individus peuvent consommer en abondance. L'observation directe du nourrissage des jeunes moineaux domestiques me l'a confirmé pour les coccinelles, car certains adultes en ramenaient régulièrement d'une même zone de capture.

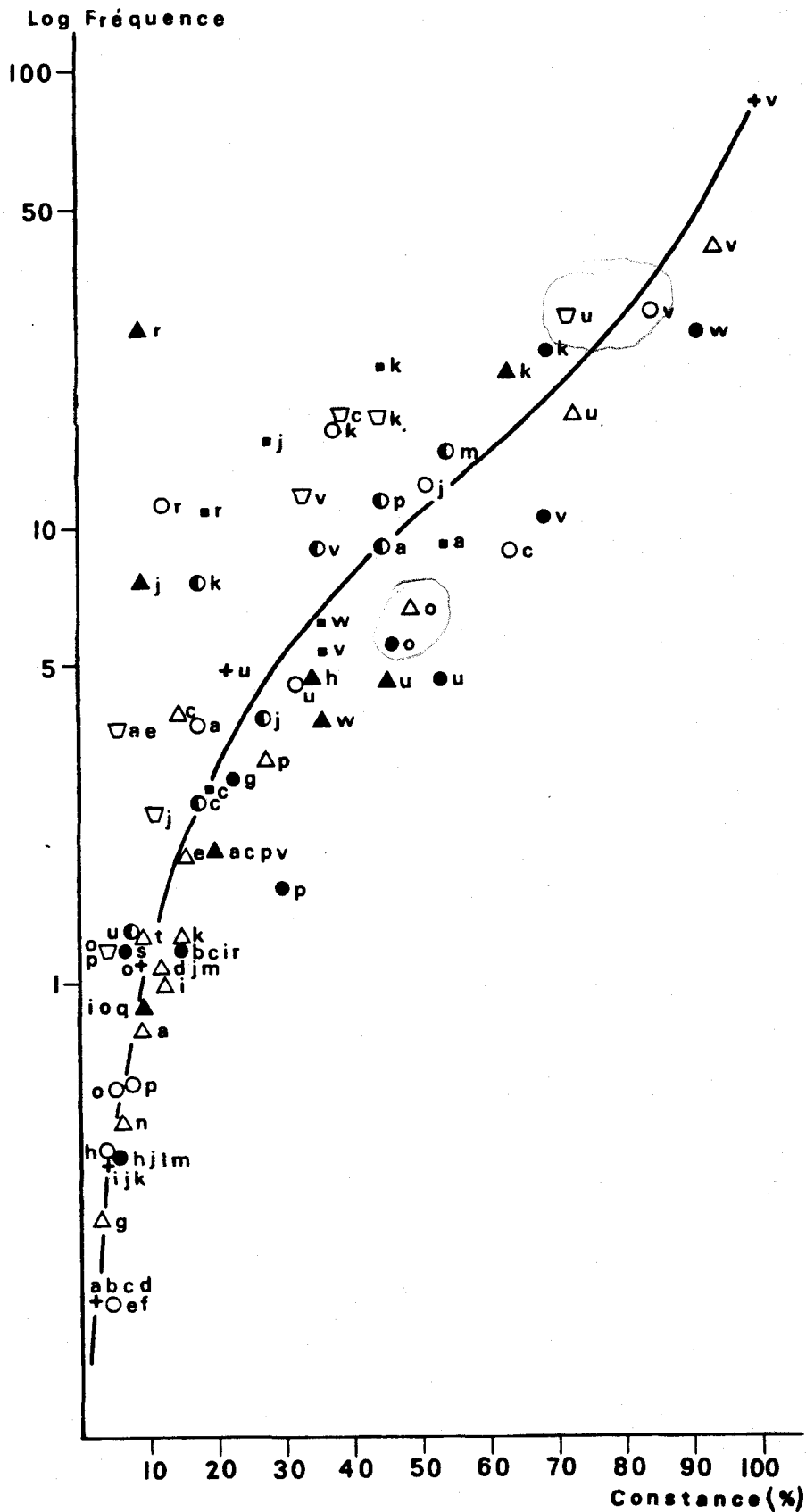


Fig.35. Distribution des proies selon leur fréquence et leur constance (en 1977).

a = gastéropodes ; b = dictyoptères ; c = dermaptères ; d = diptères ; e = planipennes ; f = apoïdes ; g = larves de planipennes ; h = scarabéïdes ; i = chrysomélidés ; j = coccinélidés ; k = formicoïdes ; l = larves de chrysomélidés ; m = homoptères ; n = lépidoptères ; o = arachnides ; p = curculionidés ; q = carabidés ; r = larves de coléoptères (coccinélidés ?) ; s = sphécoïdes ; t = larves de lépidoptères ; u = hétéroptères ; v = orthoptères ; w = larves de diptères.
 Moineau espagnol, stade A : Δ (Aïn el Berd, 22 mai) et $+$ (Oued Médiouni, 29 mai) ; stade B : \circ (Oued Atchane, 4 mai) et ∇ (Aïn el Berd, 31 mai). Moineau domestique (Misserghin), stade A : \bullet (5 juin) ; stade B : \odot , \blacktriangle , \blacksquare (2, 5 et 23 juin).

Tableau 3.6: Distribution des catégories de proies selon leur constance.

Constance	0 - 20 %	20 - 40 %	40 - 60 %	60 - 80 %	80 - 100 %
Nombre de catégories taxinomiques chez le :					
moineau espagnol (A) *	13	2	1	1	1
moineau domestique (A)	10	2	2	2	0
moineau espagnol (B) *	8	4	3	1	1
moineau domestique (B)	8	6	0	0	0

* A, B : classes d'âge (voir texte)

Enfin, la figure 35 indique aussi une absence de proies peu fréquentes et régulièrement distribuées. Cette observation, à l'opposé de la précédente, renforce l'hypothèse d'une chasse au hasard.

Eclectisme et spécialisation des adultes

Tableau 3.7: Diversité des proies dans le menu des jeunes moineaux espagnols et domestiques.

Dates des collectes et, pour chaque stade, taille des échantillons entre parenthèses : 1) 3 juin (B = 20) ; 2) 4 mai 77 (B = 40) ; 3) 22 mai 77 (A = 33) ; 4) 31 mai 77 (B = 18) ; 5) 29 mai 77 (A = 55) ; 6) 5 juin 77 (A = 13).

Lieu	Oued Atchane		Aïn el Berd		Oued Médiouni	Misserghin
	1	2	3	4	5	6
Stade	B	B	A	B	A	A
H'	2.37	2.67	2.58	2.52	0.57	2.74
H' max ..	3.17	3.59	3.91	3.17	3.32	4.00
J'	0.75	0.75	0.66	0.79	0.17	0.68

H' : indice de diversité de Shannon ; J' = H'/H' max : indice d'équi-répartition

Le tableau 3.7 réunit, pour les plus gros échantillons, les valeurs des indices de diversité (H') et d'équirépartition (J') des proies dans le menu des jeunes moineaux (*). Il traduit certains aspects du comportement des adultes en quête de nourriture. Mais, avant de le commenter, une remarque préalable s'impose : les valeurs de ces indices sont biaisées. En effet, lorsque la pente de la courbe de la richesse cumulée (fig.3.2) n'est pas nulle, la richesse de l'échantillon est inférieure à la richesse réelle de la population et la diversité maximale, qui équivaut au logarithme de la richesse, est sous-estimée (Blonde), 1975). Par conséquent, la valeur de J' sera supérieure à sa valeur réelle. Comme l'erreur va dans le même sens pour tous les J' , on peut néanmoins discuter des plus grands écarts.

Les valeurs du tableau 3.7 montrent ainsi que dans l'ensemble le moineau espagnol se comporte en généraliste, et que le moineau domestique semble également mériter ce qualificatif. Toutefois, une valeur très faible de J' (0.17) indique une spécialisation marquée dans une colonie de moineaux espagnols. Celle-ci pourrait être liée à une pullulation d'orthoptères. Henry (1978 b) a en effet décelé, chez d'autres passereaux, une tendance à la spécialisation durant la période d'abondance maximale de leurs proies potentielles.

Le développement de cette tendance peut s'accorder avec l'hypothèse d'une chasse au hasard. Si la proportion de proies d'une catégorie augmente et si celles-ci sont réparties au hasard, la probabilité de capturer ce type de proies doit, logiquement s'accroître elle aussi. Si la distribution de ces proies se fait au contraire par taches, leur forte consommation suggère une recherche systématique des zones les plus rentables. Chez l'étourneau, Tinbergen (1981) a confirmé cette hypothèse en montrant que la femelle chassait surtout dans les zones à très forte densité de proies. Cette hypothèse a aussi été vérifiée par Royama (1970) chez la mésange charbonnière et, récemment, par Libois-Hallet (1984) chez le martin-pêcheur. En résumé, ces différents prédateurs tendent ainsi à optimiser la rentabilité de leur chasse ou, en d'autres termes, à appliquer la loi du moindre effort.

Apprendre à reconnaître certains types de proies est un autre moyen permettant de réduire encore l'effort de chasse. Le développement d'une "image de recherche", selon la formule de Tinbergen (1960), peut en effet accroître leur détection visuelle. Ce concept qui, comme l'a montré Tinbergen (1981), complète celui de Royama (1970), peut aussi être invoqué pour expliquer le cas de forte prédation d'orthoptères observé chez le moineau espagnol.

L'abondance probable de ces insectes sur les lieux de chasse des moineaux n'est cependant pas le seul facteur qui a pu favoriser leur capture. Leur taille aussi a pu y contribuer, car elle conditionne directement le rendement énergétique de la chasse (Henry, 1979). Les adultes, en effet, offrent volontiers des proies de grande taille à leurs poussins (Tinbergen, 1960 ; Royama, 1966 ; Henry, 1979 ; Libois-Hallet, 1984). Or, celle des orthoptères peut être élevée. La spécialisation observée peut par conséquent résulter aussi de leur dimension. Elle suggère enfin que les moineaux, à l'instar d'autres oiseaux (voir par exemple Libois-Hallet, 1984, chez le martin-pêcheur), peuvent ajuster leur stratégie alimentaire aux modifications des conditions du milieu.

(*) Notons que les catégories de proies indéterminées n'ont pas été reprises pour effectuer les calculs.

CONCLUSIONS

Le menu des poussins de moineaux, qu'ils soient domestiques ou espagnols, jeunes ou plus âgés, se caractérise par une structure similaire. En revanche, les éléments de cette structure varient fortement selon le moineau et l'âge envisagés.

A cet égard, les contrastes observés entre les deux moineaux peuvent refléter une différence d'habitat, des caractéristiques "spécifiques" liées par exemple à la morphologie du bec (voir première partie) une combinaison de ces divers facteurs.

^{ou à} En ce qui concerne les proies, l'importance relative de ces facteurs reste inconnue, la composition et l'organisation spatio-temporelle du peuplement d'invertébrés de la zone d'étude n'ayant pas été analysées. Pour les catégories végétales par contre, la prépondérance du facteur habitat est tout-à-fait plausible. Le maïs, en effet, a toujours été un aliment abondant et facile à obtenir pour les moineaux de Misserghin, et il en a été de même du blé et de l'orge pour ceux des autres colonies.

La stratégie de collecte des proies est également une question à clarifier. Le caractère "généraliste" du régime, ainsi que certains aspects de sa structure, sont favorables à l'hypothèse d'une chasse au hasard. Par contre, d'autres particularités structurales et quelques observations de terrain laissent penser que les deux moineaux utilisent plusieurs tactiques pour collecter les proies destinées à l'élevage de leurs jeunes.

Pour apporter des réponses à toutes ces questions, une étude plus intensive de la stratégie alimentaire des moineaux est indispensable. Il serait souhaitable de la réaliser dans des colonies voisines, afin d'évaluer le degré de chevauchement éventuel ou au contraire d'exclusion de leur régime respectif.

Enfin, d'un point de vue théorique, la relation liant la constance d'une catégorie de proies à sa fréquence mériterait d'être modélisée, car cela permettrait peut-être de déduire les fréquences à partir des constances.

B. LE MENU DES MOINEAUX ESPAGNOLS VOLANTS

Après avoir analysé le menu des poussins de moineaux, il convenait d'examiner aussi celui des adultes.

A Misserghin, la population de moineaux domestiques était réservée à l'étude de la reproduction. C'est pourquoi cet examen ne concerne que le seul moineau espagnol.

ZONE D'ETUDE

Le travail de terrain a été réalisé en 1976-77 dans les vallées des oueds Misserghin et Atchane, respectivement situées à 13 km au sud-ouest et à 35 km à l'ouest-sud-ouest d'Oran. La première hébergeait un dortoir de moineaux et l'autre des colonies de reproduction. Le fond de la vallée de Misserghin, qui est principalement couvert d'agrumes, s'ouvre en bordure de la sebkha d'Oran sur une plaine consacrée à la céréaliculture et aux vignobles. Ces deux derniers types de cultures se retrouvent également sur les bords de l'Atchane. Chacune de ces vallées présente aussi des versants partiellement couverts de buissons de lentisques dont les fruits, l'automne venu, attirent beaucoup d'oiseaux.

MATERIEL ET METHODES

De mars à avril 1976 et de novembre 1976 à mars 1977, des moineaux espagnols, Passer hispaniolensis Temm. furent capturés en fin d'après-midi sur le terrain de la Station d'Avertissements agricoles de Misserghin. Celui-ci se situait sur une ligne de vol d'un dortoir fixé un peu plus en amont dans la vallée. En mai 1976 par contre, ainsi qu'en avril et mai 1977, les captures auront lieu en fin de matinée dans la vallée de l'Atchane et à proximité des colonies de reproduction. A l'exception de quelques oiseaux tirés au fusil au dortoir, tous les autres furent pris au filet droit. Il y eut le plus souvent 6 ou 7 jours de capture par mois, répartis entre les dates données par la figure 3.6.

Les oiseaux tués au chloroforme furent disséqués dans les heures suivantes, ou plus tard après congélation. Au total, 211 jabots furent utilisables. Leur contenu, conservé dans une solution de formol à 5 %, fut ensuite séparé du gravier, trié, séché à l'étuve, identifié et pesé.

RESULTATS

La figure 3.6 réalisée à partir des plus gros échantillons mensuels, donne la composition du menu des moineaux espagnols dans les deux lieux de captures. Certaines graines fragmentées (A) ou décortiquées (B) n'ont pu être identifiées. Pour A, certains fragments en germination révèlent toutefois qu'il s'agit de Dicotylées.

Globalement, et en dehors de la période de reproduction, l'alimentation végétale représente au moins 98 % du poids sec des aliments consommés. En période de nidification, celle-ci constitue encore au moins 92 %. Mais d'une période à l'autre le nombre de catégories végétales varie fortement. Ainsi à Misserghin, de novembre à mars ou avril, quatre catégories figurent régulièrement ou constamment au menu des moineaux et elles représentent habituellement plus de 95 % du poids sec des aliments. Leur importance relative présente de fortes variations mensuelles (fig.3.6). Il s'agit d'Amaranthus sp., des graines A, des grains de céréales, et d'une catégorie de débris végétaux provenant de feuilles, de tiges, de fleurs et/ou d'enveloppes de graines. Parmi les céréales, la présence d'avoine et de blé a été notée en hiver, et celle de l'orge au stade pâteux en avril. Les autres graines comme Lolium sp., Setaria sp. et Stellaria media, n'ont qu'un rôle accessoire. Il en va généralement de même des aliments de la catégorie "divers", qui regroupe des petites graines indéterminées, des graines déterminées mais très peu représentées, et les invertébrés lorsque leur biomasse est insignifiante. Enfin, pour compléter les informations données par la figure 3.6, ajoutons que les céréales sont souvent consommées par un plus petit nombre d'individus que certaines petites graines, comme Amaranthus sp. par exemple.

En saison de reproduction par contre, les moineaux récoltent essentiellement des céréales au stade pâteux, principalement ou uniquement de l'orge en avril et du blé en mai. Le contraste saisonnier ne résulte vraisemblablement pas d'une différence dans les heures de captures, mais de la coïncidence spatiale des colonies et des emblavures.

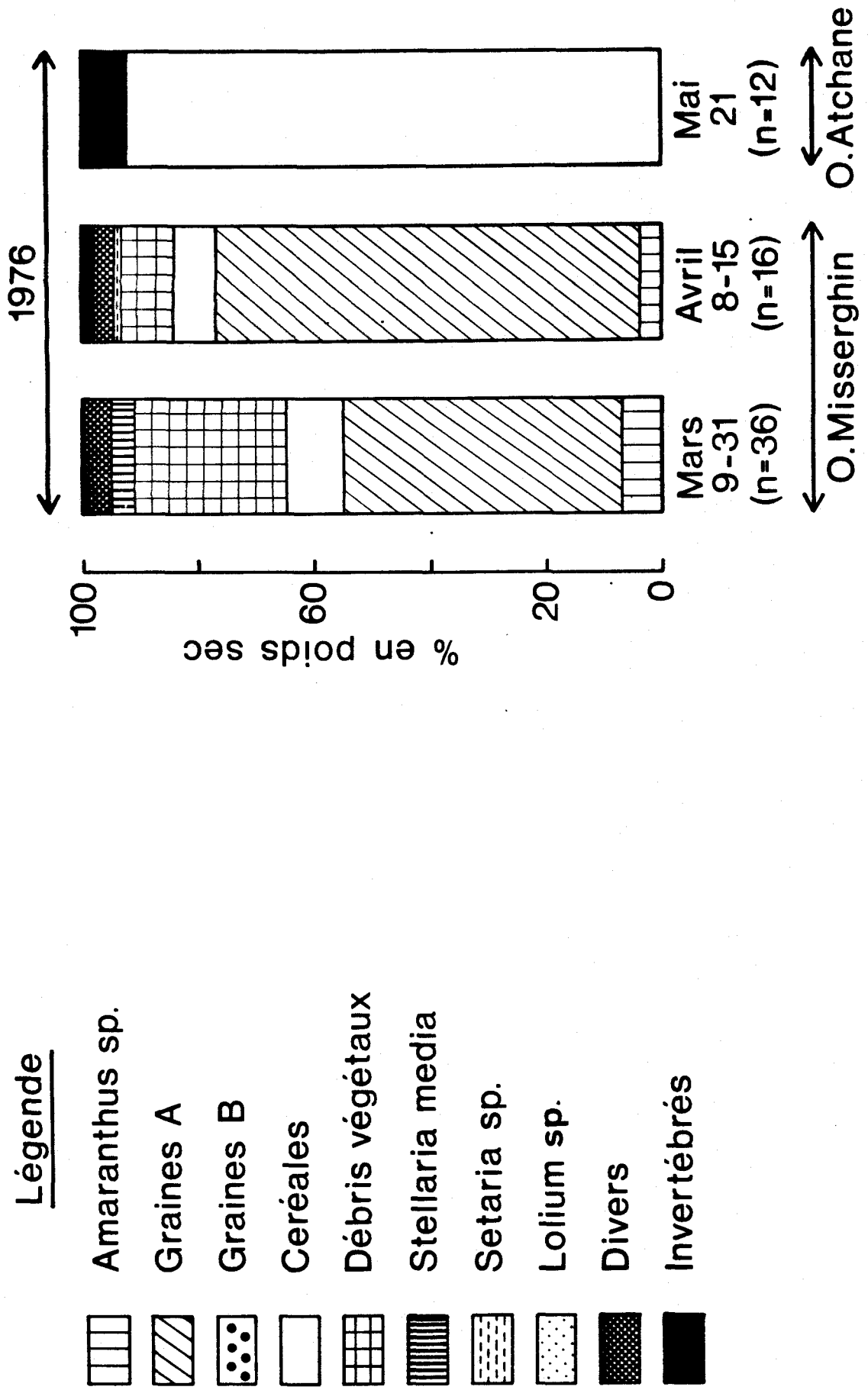
La consommation de nourriture d'origine animale, insignifiante de novembre à avril et peu importante en mai, concerne des Invertébrés de petite taille appartenant aux Arachnides, aux Mollusques et aux Insectes. Parmi ces derniers, mieux représentés, figurent des collemboles, des aphidiens et des coléoptères, puis en avril-mai également des diptères, des formicoïdes, des lépidoptères et des orthoptères.

DISCUSSION

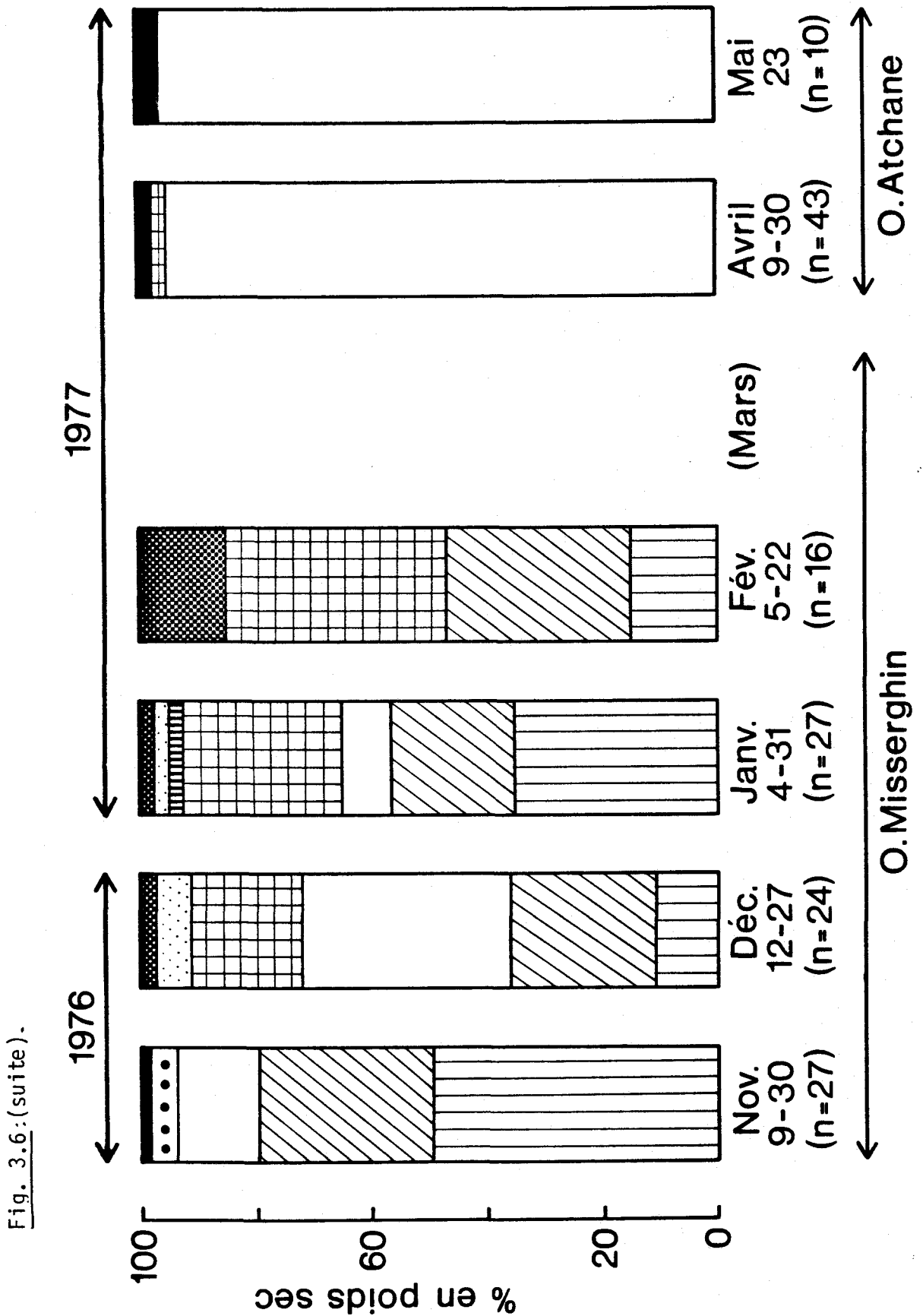
Durant la mauvaise saison, les moineaux espagnols consomment relativement peu de grains de céréales. Ceux-ci sont probablement récoltés le long des routes et dans les fermes. Dans le premier cas, il s'agit de grains perdus par les camions céréaliers : leur consommation ne cause donc pas préjudice à l'agriculture. Parmi les débris végétaux indéterminés, une partie peut provenir d'espèces cultivées. C'est une question que l'observation directe des moineaux sur leurs lieux de gagnage éclaircira. Il est dès lors prématuré - en cette saison et en cet endroit - de considérer cette espèce comme un prédateur important.

Pendant la saison de reproduction, par contre, les moineaux concurrencent l'homme dans l'exploitation des céréales. Mais leur présence dans les emblavures correspond aussi à une collecte d'invertébrés pour leurs poussins (cf. troisième partie A); elle n'indique donc pas systématiquement des déprédations. Celles-ci cependant ne sont pas négligeables dans la zone étudiée (cf. deuxième partie). Mais pour déterminer la part de responsabilité des moineaux espagnols, il faut encore calculer les besoins énergétiques de leurs populations locales. Ceci doit faire l'objet de la sixième partie.

Fig.3.6 : Variations saisonnières de la composition du menu des moineaux espagnols (*Passer hispaniolensis*) dans les vallées des oueds Misserghin et Atchane.



Par ailleurs, ajoutons encore que les résultats d'Oranie concordent, en ce qui concerne l'évolution du régime, avec ceux obtenus au Maroc par Bachkiroff (1953), au Kazakhstan par Gavrilov (1963) et en Tunisie par Bortoli (1969).



QUATRIEME PARTIE

COMPARAISON DE LA REPRODUCTION DU MOINEAU DOMESTIQUE ET DU MOINEAU ESPAGNOL

La reproduction des oiseaux du genre Passer a été l'objet de très nombreux travaux, suivis, à des intervalles plus ou moins longs, d'importantes synthèses (Summers-Smith, 1963; Kendeigh et Pinowski, 1973; Pinowski et Kendeigh, 1977).

Dans ce genre, le moineau domestique est l'espèce la plus étudiée. Néanmoins sa reproduction n'est pas encore très bien connue (Pinowski et Kendeigh, 1977). Rares sont, en effet, les études qui se sont attachées au suivi des individus (Summers-Smith, 1963; Naik, 1974; Rassi, in litt.).

De plus, bien qu'analysée sur plusieurs continents (Pinowski et Kendeigh, 1977), la reproduction de cet oiseau n'avait pas encore été examinée en Afrique du Nord. L'isolement géographique de cette région et son climat particulier rendaient donc son étude souhaitable.

Comparativement à son congénère, le moineau espagnol fait figure de parent pauvre. A ma connaissance, jusqu'aux années 80, sa reproduction n'avait fait l'objet que de quelques publications (Bachkiroff, 1953; Gavrilov, 1963; Bortoli, 1969; Mirza, 1974; Mirza et al., 1975). Parmi celles-ci, seule celle de Gavrilov fait mention de nids régulièrement visités.

Plus récemment, Alonso (1983, 1984a et b) a poursuivi cette initiative en Espagne, en entreprenant de surcroît une étude comparée des écologies de ce moineau et de son congénère.

Ce travail, dont j'ai pris connaissance récemment, ne réduisait cependant pas l'intérêt d'étudier, en Algérie aussi, la nidification de ces espèces. Dans ce pays en effet - les informations de Makatsch (1957) étant fort anecdotiques - la nidification du m. espagnol n'était guère mieux connue que celle de son congénère. De plus, les colonies de cet oiseau y présentent souvent plusieurs milliers de nids (voir cinquième partie), tandis que ce fait est exceptionnel en Espagne (Alonso, 1984a). Mes observations d'Oranie pouvaient dès lors utilement compléter celles d'Alonso en Espagne, ainsi que celles, principalement axées sur les moineaux hybrides,

de Bellatreche (1979, 1981) en Algérois.

Dans cette partie, je tenterai donc d'analyser et de comparer les adaptations reproductives de nos deux moineaux, en particulier celles liées à l'organisation temporelle de leurs cycles de reproduction. A la lumière des synthèses et des derniers travaux dont elles ont fait l'objet, les variations saisonnières et annuelles de leur succès reproductif seront aussi examinées et discutées.

ZONES D'ETUDE, DONNEES CLIMATIQUES ET METHODES

Zones d'étude

A Misserghin, la reproduction du moineau domestique a été étudiée sur les terrains environnants la station de la Protection des Végétaux (PV) et sur celui du Centre de Formation des Agents Techniques Agricoles (CFATA).

A Sidi Bakhti, la colonie de moineaux espagnols se situait dans une forêt-galerie de tamaris bordant l'oued Atchane. Toutes ces colonies se situaient grosso modo à la même latitude ($35^{\circ} 40' N$), et à une douzaine de kilomètres de la mer.

Données climatiques

A dix kilomètres à l'est de Misserghin, la station météorologique de l'aéroport d'Oran (Es Sénia) a fourni les données climatiques.

Méthodes

Les gonades

La constitution des échantillons

Les oiseaux utilisés pour l'étude des gonades proviennent des échantillons constitués lors de l'étude biométrique et de l'analyse du régime alimentaire. Les méthodes de collecte ont donc été expliquées dans la première et la troisième partie de ce travail.

La taille des gonades

La longueur du testicule gauche et celle de l'ovaire ont été mesurés avec une précision de 0.1 mm.

Les colonies étudiées

Moineau domestique

Fin janvier - début février 1976, 76 nichoirs en bois, disposant d'un trou d'envol de 3.5 cm de diamètre, furent placés sur le site PV, à 2 - 3 m de haut. Ils furent accrochés à différents bâtiments (A, B, C), à des arbres, ainsi qu'à des poteaux.

Au CFATA, les cavités murales ayant servi, ou pouvant servir, à la nidification furent numérotées et reportées sur plan. Lorsque cela

s'est avéré nécessaire, leur entrée fut agrandie pour en permettre l'inspection.

La colonie de PV fut suivie en 1976 et en 1977, celle du CFATA ne le fut qu'en 1976. Les nids en activité furent, en général, visités deux fois par semaine, de mars à juillet, les autres le furent moins fréquemment.

Moineau espagnol

En 1976, dans une moitié du boisement, 80 arbres accessibles à l'escalade furent repérés et numérotés. 21 de ceux-ci furent tirés au sort à l'aide d'une table de nombres au hasard.

En 1977, ainsi qu'en 1983, un échantillonnage systématique a été réalisé dans l'entièreté de la colonie, c'est-à-dire qu'un tronçonnage était choisi tous les x doubles pas, x étant fonction de la longueur de la colonie.

Dans tous les cas, tous les nids accessibles des échantillons d'arbres furent visités et marqués individuellement au moyen de fils de couleur. Durant la période de reproduction, ces visites eurent habituellement lieu tous les cinq jours, en 1976 et 1977, et tous les quatre jours, en 1983. Dans ce dernier cas cependant, seules les premières pontes précoces ont fait l'objet d'une étude suivie.

D'habitude, les parents retirent du nid les jeunes morts peu après l'éclosion. Bien que ce ne soit pas fréquent (Summers-Smith, 1963 ; obs. pers.), les parents peuvent aussi éliminer les oeufs non éclos. Lorsque le nid n'a pas été visité au moment de l'éclosion, le sort des individus manquants n'est donc pas connu avec certitude. C'est pourquoi deux hypothèses ont été envisagées : la première impliquant l'éclosion réussie de ces derniers, la seconde, son échec. Ces deux hypothèses ont abouti aux mêmes conclusions. Les résultats liés à la première seront discutés dans les pages suivantes, car celle-ci est la plus plausible.

Un problème analogue s'est posé pour estimer le nombre de jeunes atteignant l'envol. Le calcul de ce nombre 10.5 jours après l'éclosion peut en effet entraîner une erreur par excès. En le calculant plus tardivement, on risque, au contraire, de le sous-estimer car certains jeunes peuvent avoir déjà quitté le nid. L'analyse des résultats en fonction de ces deux hypothèses donnant les mêmes tendances, seule l'estimation maximale sera considérée dans les pages suivantes. Les poussins morts en fin d'élevage n'étant apparemment pas retirés du nid, elle est vraisemblablement la plus proche de la réalité.

Il convient, enfin, de préciser que l'âge des poussins trouvés après l'éclosion a été estimé en fonction des critères donnés dans l'annexe 4.1.

Chez le moineau espagnol, par ailleurs, le succès de la reproduction n'a été calculé que pour les nichées réussies, c'est-à-dire celles qui donnent au moins un jeune à l'envol. J'ai dû m'imposer cette limite parce que les nichées perdues avant l'envol avaient probablement été détruites par les bergers : ceux-ci arrachent de préférence les nids marqués.

Le traitement mathématique des données

La méthode de l'erreur standard (Dagnelie, 1975) a été utilisée pour comparer les pourcentages de mâles et de femelles dans différents échantillons. Dans l'étude des différences de tailles de gonades, le t-test a été employé pour estimer la signification de la différence de deux moyennes.

Divers paramètres concernant la phénologie de la nidification ont requis le test de la médiane, ou le test exact. Enfin, la non-normalité de la distribution de certains paramètres (taille de ponte, nombre d'oeufs éclos, nombre de jeunes à l'envol) a nécessité l'emploi du test de Kruskal-Wallis (Dagnelie, 1975) pour l'analyse des performances reproductives.

Pour le traitement informatique des données, les programmes d'analyse non paramétrique du logiciel SAS (Helwig et Council, 1979) ont été utilisés.

RESULTATS ET DISCUSSION

Conditions climatiques

D'après la répartition des étages bioclimatiques d'Emberger (1942), le climat de l'Oranie est du type méditerranéen semi-aride : le diagramme ombro-thermique (Gausson et Bagnouls, 1953) de la figure 4.1 montre que les mois de juin à septembre y sont chauds et secs (données de Baldy, 1974).

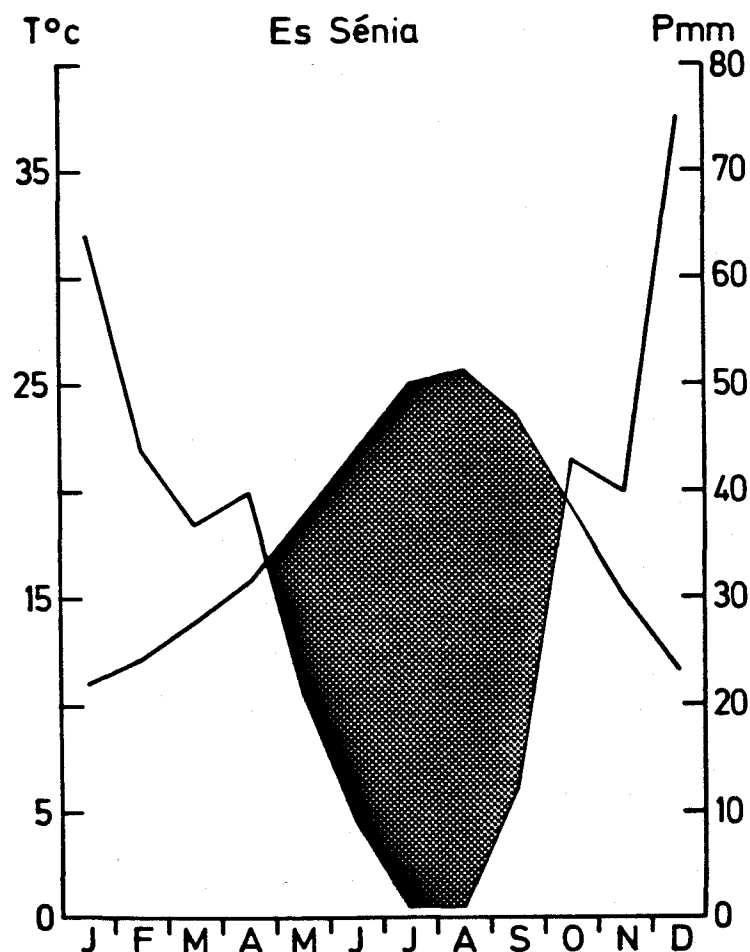


Fig. 4.1. Diagramme ombrothermique.
(température et pluviosité moyennes pour la période 1941-1970).

Durant les trois saisons de reproduction, la température maximale moyenne n'a été supérieure à la normale qu'en avril 1977 et 1983 (tableau 4.1a). De plus, au cours de ces deux années-là, le printemps fut particulièrement sec (tableau 4.1b). A Sidi Bakhti, cela s'est répercuté sur le débit de l'oued Atchane. C'est ainsi qu'en 1976, sa partie amont était encore alimentée, alors qu'elle s'était tarie en mai 1977 et en avril 1983.

Caractères des populations étudiées

Sédentarité et nomadisme

En Europe et aux USA, le moineau domestique est réputé sédentaire (Summers-Smith, 1963; Dyer et al., 1977). Il en va apparemment de même en Oranie. A Misserghin II, en effet, d'un échantillon de 11 mâles et de 11 femelles bagués en avril 1976, il subsistait, en avril 1977, au moins 4 individus de chaque sexe. Il s'agit là d'un minimum car les oiseaux, nichant sous corniche, étaient difficiles à reconnaître. De plus, parmi les moineaux capturés de décembre 1976 à février 1977 à Misserghin I (voir 1ère partie) et relâchés à M. II, donc à 6 kilomètres de distance, 13 % de femelles (5 sur 39) et 24 % de mâles (7 sur 29) furent repris à M. I, mais 0 % de l'un ou l'autre sexe à M. II. Comparativement au taux moyen de recapture anglais, 0.28 % (Kendeigh et al., 1977), les pourcentages d'Oranie, particulièrement élevés, confirment la fidélité des moineaux à leur colonie.

Le moineau espagnol est, en revanche, un oiseau beaucoup moins sédentaire (Bortoli, 1969; Vandenbosch, 1978 in Bellatreche, 1979). Mais ainsi qu'il a déjà été signalé dans la première partie, certains individus sont fidèles à leur lieu d'hivernage. Cette fidélité peut aussi se manifester à l'égard de certaines colonies (Gavrilov, 1963; Alonso, 1984a).

Distribution spatiale des classes d'âge du moineau domestique

La prospection hivernale des nichoirs a montré que les oiseaux bagués étaient proportionnellement plus nombreux dans ceux du bâtiment B que dans ceux de A. Il y avait en effet, respectivement, 10 ex. bagués contre 2 non bagués en A, et 1 contre 5 en B. Les oiseaux bagués ayant plus d'un an, le contraste significatif observé ($P < 0.05$, test exact) traduit vraisemblablement une certaine séparation entre les oiseaux d'un an et leurs aînés.

Nombre de nicheurs

Moineau domestique

En 1976 (1977), au moins 29 (36) couples se sont reproduits dans la zone d'installation des nichoirs. Parmi ceux-ci, grâce à leur(s) bague(s) colorée(s), 22 (11 mâles et 11 femelles) propriétaires de nids ont été identifiés en 1976 et 37 (18 mâles et 19 femelles) en 1977.

Moineau espagnol

Durant les trois saisons d'étude, plusieurs milliers de moineaux occupaient la colonie de Sidi Bakhti. En 1983, la population des nids y a été estimée à 7 500 exemplaires (voir cinquième partie).

Tableau 4.1a : Température de l'air à Oran .

t° en °C		A V R I L	
		a. Moyenne des max. b. Moyenne à 12 h	a. Moyenne des min. b. Moyenne à 6 h
Valeur normale à Oran (1941-1970)(1)	a	21.2	10.4
1976	a	-	-
	b	19.2 (25)	9.4 (29)
1977	a	23.0 (26)	8.9 (23)
	b	21.8 (27)	10.3 (25)
1983	a	22.3 (30)	9.2 (30)
	b	20.9 (30)	10.2 (30)

(1) in Baldy (1974).
() : taille de l'échantillon.

Tableau 4.1b : Hauteur de pluie en mm (ligne supérieure) et nombre de jours de pluie (ligne inférieure) à Oran.

	Mars	Avril	Mai
Valeur moyenne à Oran (1) (1941 - 1970)	37 8	40 7	21 5
1977	1.6 3	36 2	4.4 6
1983	?	1.3 4	5.0 2

(1) in Baldy (1974).

Rapport des sexes

Sex-ratio des poussins

Dans la deuxième semaine d'élevage, le rapport des sexes des poussins de nos deux moineaux n'a pas présenté de différence significative (tableau 4.2a). A ce stade, la prédominance des mâles, observée par Gavrilov (1968) chez le m. espagnol, n'est donc pas confirmée.

Sex-ratio des adultes et immatures

Sauf dans deux cas, le nombre de moineaux mâles n'a pas été significativement supérieur à celui des femelles (tableau 4.2b). Concernant un échantillon de moineaux espagnols, le premier indique que, sans l'adjonction des femelles indéterminées, les mâles représentaient 59.1 % des individus capturés en période interuptiale. Avec celles-ci, ils ne constituaient plus que 55.2 % des captures et l'hypothèse nulle était acceptée. Quant au second (59.6 % de mâles), il a encore traité à un échantillon de m. espagnols, mais pris cette fois en période de reproduction. En excluant des calculs les données des deux premiers jours de capture (9 et 17 avril), la proportion de mâles tombe à 48.6 %, et l'hypothèse nulle est à nouveau acceptée. Pendant la construction des nids, les mâles sont plus actifs que les femelles (cf. sixième partie); à cette époque, les captures peuvent donc surestimer l'importance de leurs effectifs. Un tel biais pourrait expliquer la variation de pourcentage observée entre l'échantillon complet et le sous-échantillon.

Chez le moineau espagnol, un rapport des sexes favorable aux mâles paraît cependant chose courante : Bachkiroff (1953) l'a noté en hiver, Gavrilov (1968) pendant la reproduction, et Bortoli (1969) à différentes périodes de l'année. Ce dernier auteur signale avoir pris de nombreuses précautions pour constituer ses échantillons.

Le sex-ratio des jeunes poussins étant équilibré (Gavrilov, 1968), ces résultats impliquent une mortalité différentielle des sexes en fin d'élevage ou après la sortie du nid. Dans cette dernière éventualité, l'effort consenti pour la reproduction en est peut-être responsable, celui des femelles pouvant être plus important que celui des mâles. Nous tenterons donc de quantifier cette différence (voir sixième partie).

Dans les colonies de reproduction, un surplus de mâles aurait pour conséquences d'entraîner la monogamie et de stimuler plus rapidement les femelles à la reproduction (Gavrilov, 1968).

Ce surplus est-il propre au moineau espagnol ? Pour répondre à cette question, un complément de recherche portant sur un plus grand nombre d'échantillons est nécessaire.

Tableau 4.2a: Sex-ratio des poussins de moineaux (a)

	Année	Mâles (n)	Femelles (n)	Mâles (%)	p(b)
M. espagnol	76(c)	9	13	40.9	n s
	77(d)	33	35	48.5	n s
M. domestique	77(c)	24	25	49.0	n s

(a) Poussins d'âge \geq à 6 jours.

(b) Probabilité que le sex-ratio observé diffère significativement de 1 (méthode de l'erreur standard; n s = non significatif).

(c) Echantillon récolté dans une colonie.

(d) Echantillon récolté dans cinq colonies.

Tableau 4.2b: Sex-ratio de moineaux.

	Année (a) (période)	Mâles (n)	Femelles (n)	Mâles (%)	p(b)
M. espagnol	76(I)(c)	78	74	51.3	ns
	76(I)(d)	78	85	47.9	ns
	76-77(I)(c)	91	63	59.1	< 0.05
	76-77(I)(d)	91	74	55.2	ns
	77(R)(e)	65	44	59.6	< 0.05
	77(R)(f)	35	37	48.6	ns
M. domestique	76(I)(c)	39	43	47.6	ns
	76(I)(d)	39	54	41.9	ns
	76-77(I)(c)	79	70	53.0	ns
	76-77(I)(d)	79	81	49.4	ns

(a) Période des captures : I = internuptiale (Misserghin). Pour le moineau espagnol, de fin janvier à début avril, en 1976 et de novembre à mars, en 1976-77. Pour le m. domestique, de fin janvier à début mai, en 1976 et de novembre à avril, en 1976-77. R = reproduction (Oued Atchane). D'avril à mai, en 1977.

(b) Probabilité que le sex-ratio diffère significativement de 1 (méthode de l'erreur standard; ns = non significatif).

(c) Sex-ratio calculé sans les femelles indéterminées (voir texte).

(d) Sex-ratio calculé avec les femelles indéterminées.

(e) Sex-ratio calculé sur l'échantillon complet.

(f) Sex-ratio calculé sans les données des deux premiers jours de capture (voir texte)

Variations saisonnières de la taille des gonades

Chez le m. espagnol, la longueur du testicule gauche est d'environ 2 mm en hiver et de 10 mm au printemps (tableau 4.3). Sa croissance, qui débute dès la fin janvier, s'accélère particulièrement en mars pour atteindre en avril un plateau (fig. 4.2). En hiver comme au printemps, la longueur testiculaire des sub-adultes est significativement plus petite que celle des "adultes" (tableau 4.3).

Chez les femelles de cette espèce, la longueur de l'ovaire augmente aussi avec la saison (fig. 4.3), mais dans une moindre mesure que celle des testicules. Elle est maximale lors de la maturation des follicules. Au printemps, l'ovaire est significativement moins développé chez les sub-adultes que chez les "adultes" (tableau 4.3).

Concernant la taille des gonades du m. domestique, les données sont peu nombreuses. Jointes à celles de la littérature indiquant une croissance testiculaire dès janvier (Murton et Westwood, 1974), elles suggèrent néanmoins une évolution similaire à celle observée chez l'autre espèce (fig. 4.2 et 4.3).

Les deux sexes des deux espèces montrent aussi une importante variation individuelle de la taille de l'organe reproducteur (fig. 4.2 et 4.3).

Tableau 4.3 : Moineau espagnol : taille moyenne (en mm) des gonades des deux sexes dans des groupes d'âge différent et au cours de deux saisons.

Mâles (a)						
	Hiver			Printemps		
	\bar{x}	s	n	\bar{x}	s	n
"Adultes" (b)	2.28	0.50	32	10.38	1.08	16
Sub-adultes	1.76	0.43	19	9.53	0.75	12
	p < 0.001			p < 0.05		
Femelles (c)						
"Adultes" (b)	5.01	0.69	14	8.89	1.33	17
Sub-adultes	4.76	0.72	12	7.15	0.96	4
	ns			p < 0.05		

\bar{x} - moyenne, s - écart-type, n - taille de l'échantillon.

(a) hiver : captures de novembre 1976 à mi-février 1977;
printemps : 9 et 17 avril 1977 (voir méthodes).

(b) oiseaux au crâne complètement "ossifié".

(c) hiver : novembre 1976 à mi-janvier 1977; printemps : avril et mai 1977.

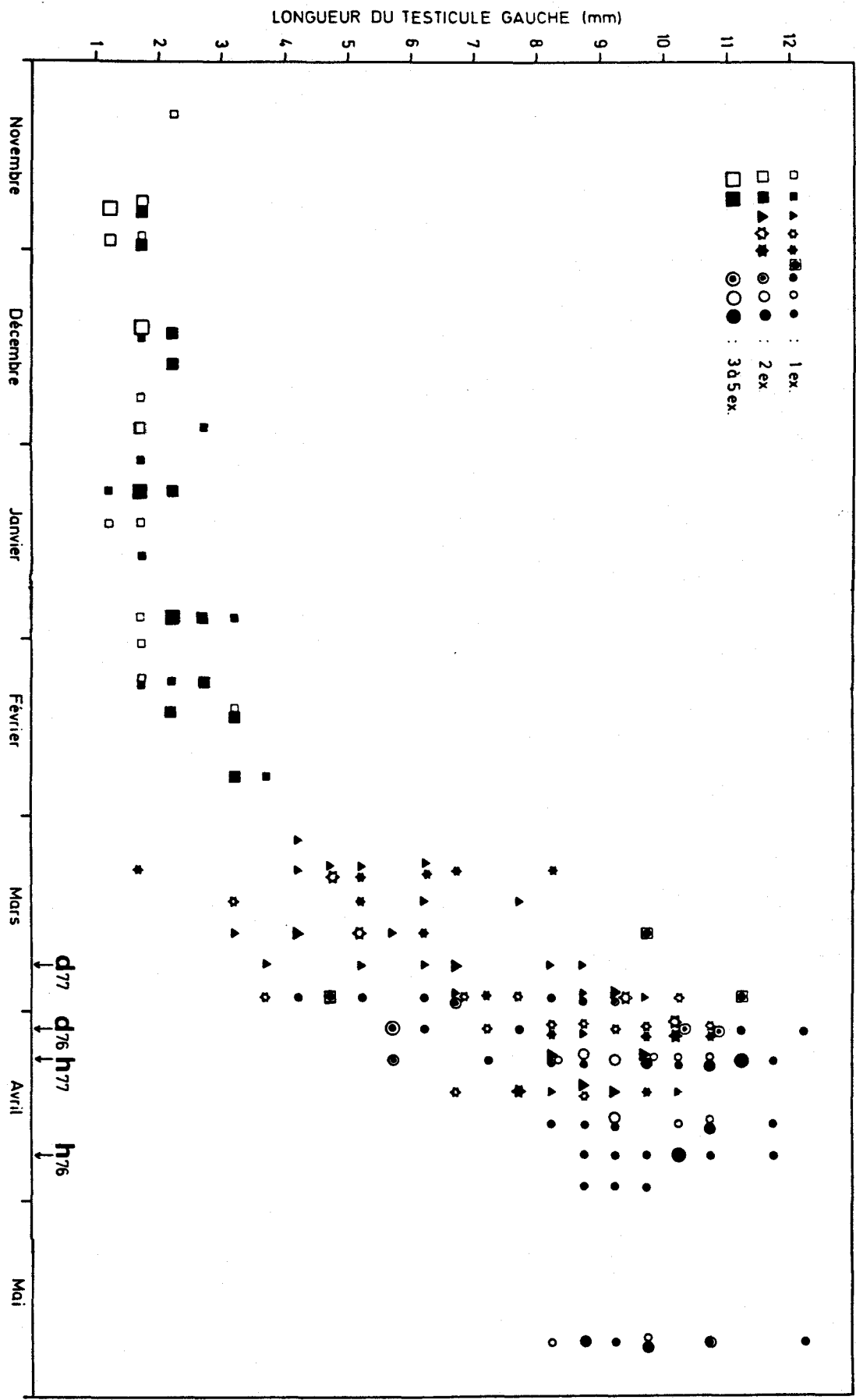


Fig. 4.2. Evolution de la longueur du testicule gauche.
Moineau espagnol. Misserghin : ▲ âge inconnu (1976);
 □ subadulte, ■ "adulte" (1976-77). Sidi Bakhti : ⊙ âge
 inconnu (1976); ○ sub-adulte, ● "adulte" (1976-77).
Moineau domestique. Bou Tlélis : □ âge inconnu (1976).
 Misserghin : ☆ sub-adulte, ★ adulte (1976-77).
 d (h) 76 (77) : début de la ponte du moineau domestique
 (espagnol) en 1976 (1977).
 Données groupées par pentade.

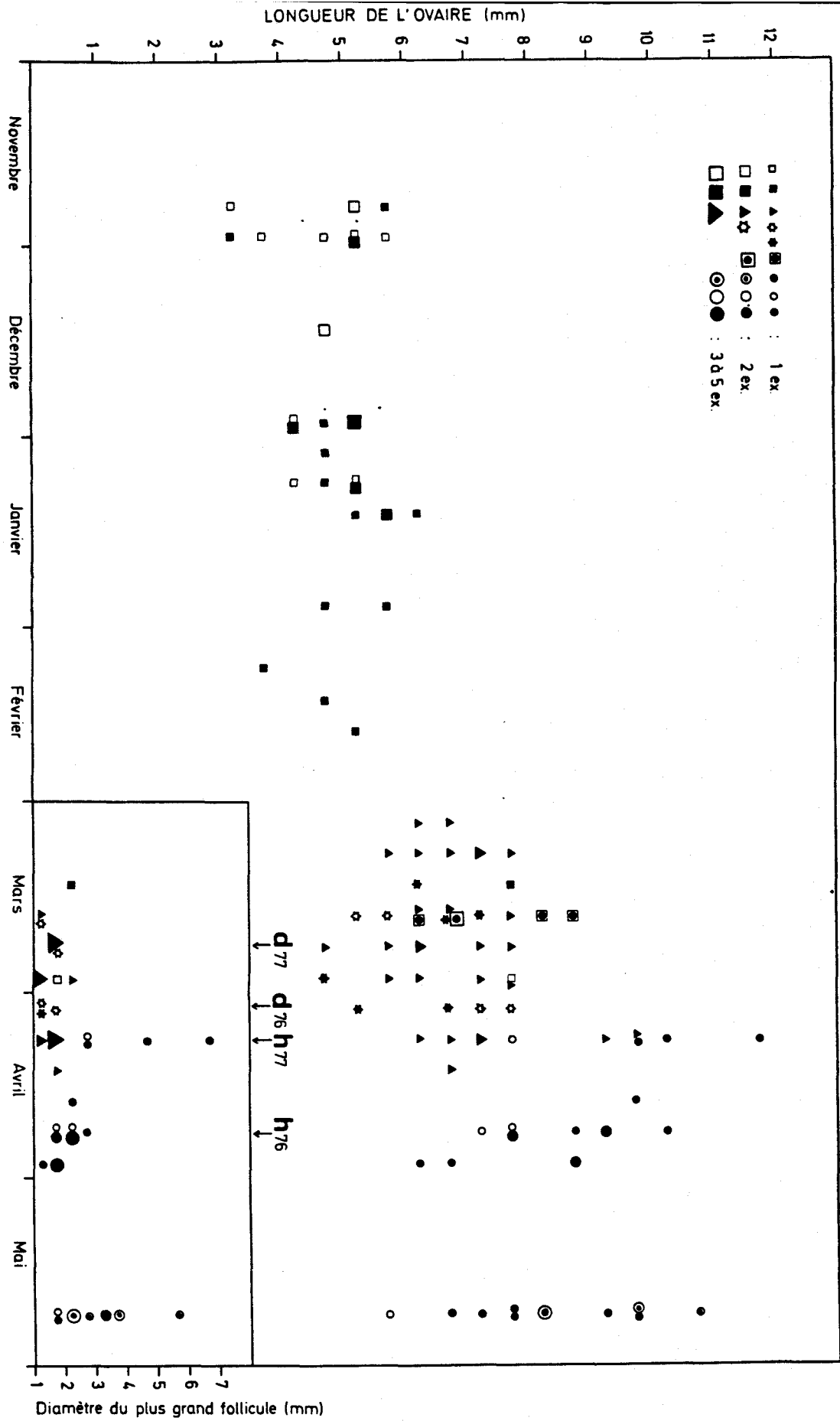


Fig. 4.3. Evolution de la longueur de l'ovaire.
 Symboles : voir fig. 4.2.

Résultats de la nidification

Phénologie de la nidification

Le tableau 4.4 compare quelques traits caractéristiques du début et de la fin de la saison de reproduction des deux espèces étudiées. Chez ces deux moineaux, le début de la ponte a été plus précoce en 1977 et 1983 qu'en 1976. De plus, à cet égard, le m. domestique précède son congénère. L'inverse peut toutefois être vrai en ce qui concerne la date médiane de la première ponte. Concernant ce paramètre, nos échantillons montrent, en effet, une hétérogénéité significative ($X^2 = 116.54$, $dl = 4$, $P < 0.001$). Celle-ci s'explique par une reproduction plus hâtive (en moyenne) du moineau espagnol, lorsqu'avril est chaud et sec.

Chez le m. domestique, la stabilité de la date médiane de la première ponte n'est toutefois pas la règle générale, car elle présente, dans d'autres pays des variations annuelles (Murphy, 1978).

Chez cette espèce, enfin, la dernière ponte a été notée plus tôt en 1977 qu'en 1976. Par contre, la date médiane de la dernière ponte n'a pratiquement pas varié d'une année à l'autre. Chez le m. espagnol, cette date est plus difficile à déterminer : nous en verrons les raisons dans la cinquième partie.

La durée de la saison de reproduction, c'est-à-dire l'intervalle entre le jour de la ponte du premier oeuf de la saison et celui du premier oeuf de la dernière ponte (Murphy, 1978) a été de 105 et 91 jours, respectivement en 1976 et en 1977. Comparativement aux données anglaises et nord-américaines compilées par Murphy (1978 : 189), ces valeurs sont faibles. Elles ne sont cependant pas anormales car North (1973) donne une durée de 92 jours. Correspondant à l'intervalle entre la date médiane de la première ponte et celle de la dernière, la durée moyenne de la saison de reproduction est un autre paramètre à considérer. En 1976 comme en 1977, elle a été de 44 jours. Cet intervalle est très court, car la valeur la plus basse avancée par Murphy est de 62 jours. Faute de disposer, pour l'Oranie, de résultats portant sur un échantillon de colonies plus vaste, on ne peut affirmer qu'il s'agit là d'une différence régionale.

Définie comme l'intervalle entre la ponte du dernier oeuf et l'éclosion du premier jeune (Seel, 1968b; Murphy, 1978), la durée de l'incubation est plus courte chez le m. espagnol (9.2 à 9.6 jours) que chez son congénère (10.4 à 11.0 jours, tableau 4.4). Chez ce dernier, elle est, en moyenne, comparable à celles relevées par Alonso (1984a), par Murphy (1978) et par Seel (1968b). Chez le premier, elle approche celle d'Alonso (1984a).

Chez le m. domestique, la valeur de l'intervalle entre la ponte du premier oeuf d'une nichée réussie et celle de la tentative suivante (Seel, 1968b; Murphy, 1978) n'a pas significativement varié d'une année à l'autre (tableau 4.4). Elle est par ailleurs comprise entre celles fournies par Murphy (1978) et par Seel (1968b) et proche de celle d'Alonso (1983).

Tableau 4.4 : Phénologie résumée de la nidification des moineaux domestiques (Misserghin) et des moineaux espagnols (Sidi Bakhti); Oranie.

	M. domestique 1976	M. domestique 1977	1976	M. espagnol 1977	1983	Test statistique (a)
Premier oeuf de la saison	5 Avr.	26 Mar.	24 Avr.	8 Avr.	9 Avr.	-
Première ponte : date médiane de départ	26 Avr.	27 Avr.	26 Avr.	14 Avr.	12 Avr.	116.54 (4) ***
Premier oeuf de la dernière ponte de la saison	19 Ju ^t	25 Juin	-	-	-	-
Dernière ponte : date médiane de départ (b)	9 Juin	10 Juin	-	-	-	ns
Durée de la saison de reproduction (jours) (c)	105	91	-	-	-	-
Durée moyenne de la saison de reproduction (d)	44	44	-	-	-	-
Période d'incubation (e)	10.4±0.8(24)	11.0±1.1(19)	9.6±0.5(12)	-	9.2±0.7(9)	16.53(2) ***
Durée d'une tentative réussie (f)	37.3±3.9(11)	38.8±3.3(9)	-	-	-	ns

(a) Test de la médiane ou test exact selon la valeur des fréquences attendues du tableau de contingence (degrés de liberté)
*** p < 0.001; ns : non significatif.

(b) Analyses excluant les couples avec une seule ponte.

(c) Date de ponte du premier oeuf de la dernière couvée de la saison moins celle du premier oeuf de la saison.

(d) Date médiane de départ des dernières pontes moins celle des premières pontes.

(e) Période en jours entre la fin de la ponte et le début de l'éclosion. Moyenne ± écart-type (taille de l'échantillon).

(f) Période en jours entre le début d'une tentative conduisant à l'envol d'un ou plusieurs jeunes et la tentative suivante dans le même nid ou dans deux nids différents d'un même couple. Les valeurs supérieures à 60 sont exclues.

Nombre de pontes

Le nombre de pontes produites par saison et par femelle est, en général, estimé à partir du nombre de pontes par nid. Cela suppose que chaque femelle garde le même nid pendant toute la saison de reproduction. A Misserghin, ce nombre ainsi évalué était, en moyenne, de $1.46 + 0.79$ ($n = 41$), et de $1.42 + 0.65$ ($n = 52$), respectivement en 1976 et 1977. Comparativement aux moyennes d'Alonso (1984) et d'autres auteurs compilées par Dyer et al. (1977), ainsi que par Murphy (1978), ces résultats sont faibles. En effet, 5 de ces moyennes (sur 23) sont comprises entre 1.5 et 2 pontes par nid, 13 entre 2 et 3 et 5 sont égales ou supérieures à 3. La faiblesse des valeurs de Misserghin résulte en fait du changement de nid entre pontes successives. En 1976, 5 transferts d'un nichoir à un autre, ou d'un nid sous corniche à un nichoir voisin ont eu lieu. De plus, en se basant sur les dates de ponte et la proximité des nids, 4 autres ont été soupçonnés. En 1977, 5 déplacements de ce type ont pu se produire. Le nombre maximal de pontes par femelles a dès lors été estimé à 1.96 (45 pontes pour 23 femelles) et à 1.63 (52 pontes pour 32 femelles), respectivement en 1976 et en 1977.

Ces changements de nids sont peut-être liés à la prolifération de parasites externes, en particulier de puces. Dans certains cas, la prédation en est peut-être aussi responsable.

De tels passages d'un nid à l'autre expliquent peut-être que, dans les nids groupés d'une colonie de Calgary, Mc Gillivray (1980) ait noté moins de pontes commencées que dans les nids dispersés. Il n'est dès lors par certain que - comme l'a conclu cet auteur - la proximité étroite des couples ait tendance à diminuer la productivité saisonnière.

Distribution saisonnière des pontes

La distribution des pontes du moineau domestique varie avec la saison (fig. 4.4). En 1976, comme en 1977, l'activité de ponte a diminué au cours de celle-ci. En 1977, cependant, cette diminution a été plus rapide qu'en 1976. Chaque année, de surcroît, la ponte a connu plusieurs pics d'activité. En 1976, quatre pics principaux sont apparus. En 1977, deux vagues de ponte importantes se sont développées, chacune plus ou moins subdivisée en pics secondaires.

L'activité de ponte du moineau espagnol est beaucoup plus synchronisée que celle de son congénère : les vagues de pontes successives forment des pics bien distincts (fig. 4.4). En 1976, il en est apparu trois. En 1977, deux furent notés mais en deux endroits différents d'une même vallée. En 1983, il y en eut également deux (un seul est représenté), et cette fois dans le même boisement. Le déclin saisonnier de l'activité de ponte existe aussi chez le m. espagnol. Son étude est cependant plus complexe que chez l'autre espèce, car elle doit être abordée au niveau régional (voir cinquième partie).

Ajoutons enfin qu'Alonso (1983, 1984a) souligne aussi un début de ponte très synchronisé chez le m. espagnol.

Pontes précoces et pontes tardives

Les premières pontes du m. domestique peuvent être subdivisées en deux groupes en fonction de la date médiane de ponte : un de premières pontes précoces, avant celle-ci, et un de premières pontes tardives, après celle-ci. La contribution de ces deux groupes à l'ac-

tivité saisonnière de ponte est bien différente (fig. 4.5), car les troisièmes et quatrièmes pontes sont essentiellement attribuables aux seuls nicheurs "précoces". Ces derniers sont aussi responsables d'une plus grande proportion des secondes couvées. Ces différences sont probablement liées à l'âge des nicheurs. Summers-Smith (1963) a en effet montré que les moineaux de deux ans ou plus pondent, en moyenne, plus tôt dans la saison que ceux d'un an.

La figure 4.5 montre encore que l'existence et l'aspect des différentes vagues de pontes observées sur la figure 4.4 résultent de la superposition de pontes de cycles différents, ainsi que de l'intervalle entre les pics d'activité de ponte des nicheurs "précoces" et des nicheurs "tardifs" (voir Seel, 1968a).

Les premières pontes du *m. domestique* méritent encore une remarque : elles ont été plus nombreuses en 1977 (31) qu'en 1976 (19). Les moineaux adultes étant très sédentaires (Summers-Smith, 1963; cette étude), ce résultat traduit un rajeunissement de la population. Le nombre de pontes ultérieures, en revanche, n'a guère varié : 18 en 1976 et 17 en 1977. L'accroissement de la population, ainsi que la sécheresse, peuvent expliquer, que le nombre des deuxièmes et troisièmes pontes ne représentait plus en 1977 que 55 % de celui des premières (contre 95 % en 1976). Ces facteurs ont dû diminuer l'abondance des ressources disponibles pour chaque individu. Or, de cette abondance peut dépendre l'occurrence des deuxièmes pontes. Les résultats de Bryant (1975) sur l'hirondelle de fenêtre, et ceux de Perrins (1965) sur la mésange charbonnière suggèrent en effet cette conséquence.

Le rajeunissement de la population peut jouer dans le même sens. Les plus jeunes ont en effet un début de ponte plus tardif (Summers-Smith, 1963). Au cours d'une saison de reproduction, ils ont donc moins de temps pour pondre.

Chez le moineau espagnol, la distinction entre nicheurs "précoces" et nicheurs "tardifs" est fort nette (voir fig. 4.4, les deux premières vagues de ponte de 1976). Il n'est pas impossible que cette ségrégation s'accompagne d'une séparation au moins partielle des classes d'âge. Celle-ci pourrait être la conséquence des contrastes précédemment relevés dans la taille des gonades.

Taille de ponte

Chez le *m. domestique*, dans les pontes incubées avec succès, la taille de ponte a varié de 3 à 7 oeufs, et la plus commune était de 5 (tableaux 4.5 et 4.6). Sa moyenne a été de 4.88 en 1976, et de 4.54 en 1977. Ces valeurs moyennes sont comparables à celles citées par Dyer et al. (1977), Alonso (1983), ainsi que, pour les moineaux hybrides, par Bellatreche (1979).

Chez le *m. espagnol*, la grandeur des pontes a varié de 2 à 6 oeufs; la taille la plus commune, dans ce cas, fut aussi de 5. Vu l'importance des colonies de cette espèce, et différents problèmes évoqués dans la cinquième partie de ce travail, la taille moyenne des couvées a été calculée pour chaque vague de ponte (tableau 4.7a).

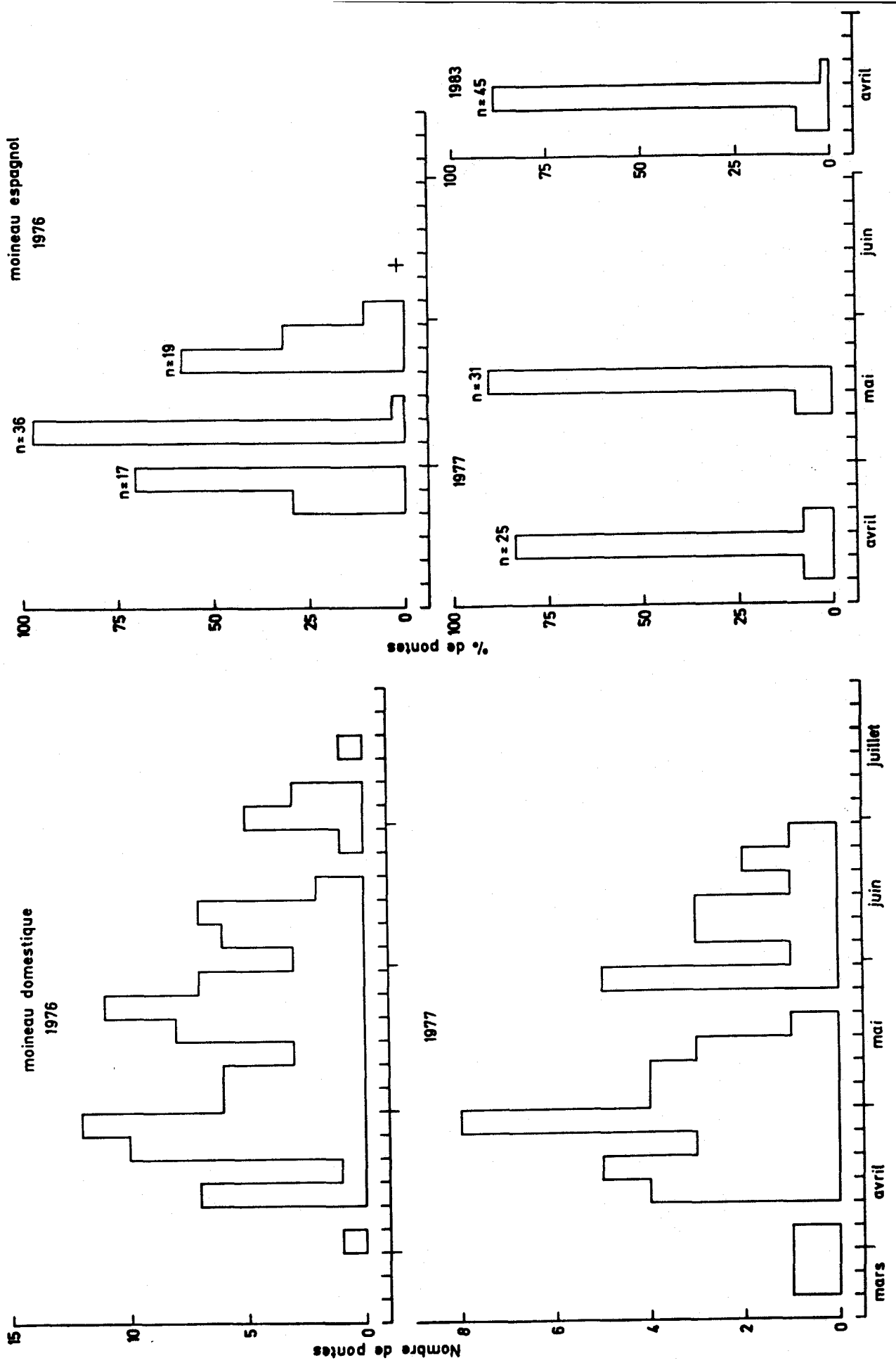


Fig. 4.4. Nombre (ou pourcentage) de pontes commencées par pentade durant la saison de reproduction du moineau domestique (Misserghin) et du m. espagnol (Sidi Bakhti).
 n : taille de l'échantillon.
 + : quelques deuxièmes pontes tardives

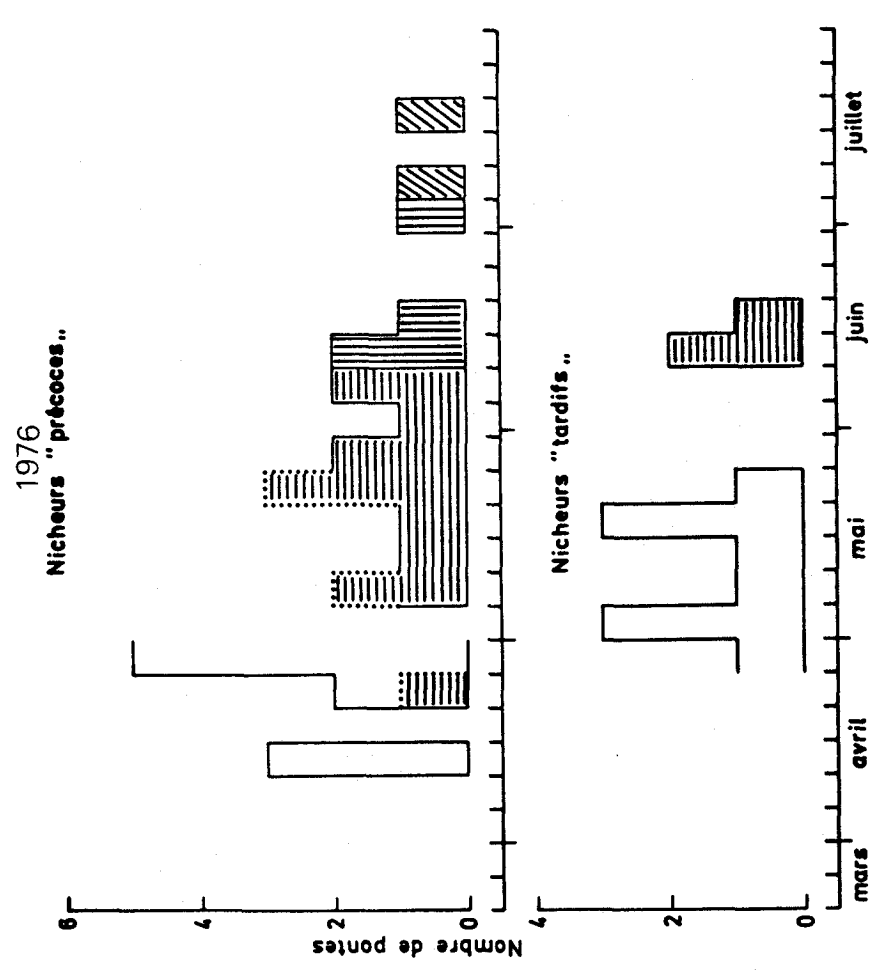
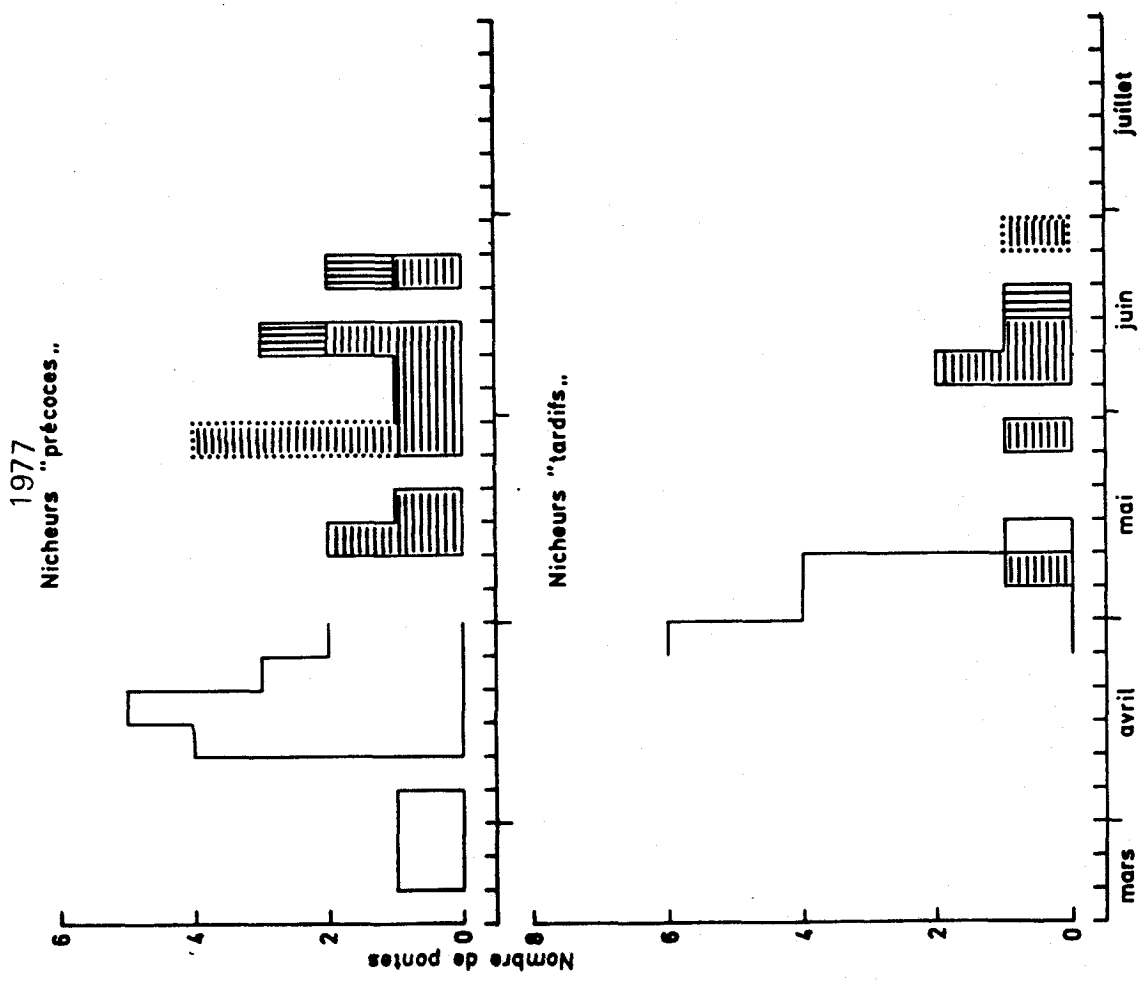


Fig. 4.5. Moineau domestique : distribution saisonnière des deuxièmes (hachures horizontales) troisièmes (h. verticales) et quatrièmes (h. obliques) pontes après les premières pontes (en blanc) précoces ou tardives.

Variations saisonnières et interannuelles de la taille de ponte

Variations saisonnières

Tant chez le m. domestique en 1976 que chez son congénère en 1976 et en 1977, cette taille a varié significativement avec la saison (tableau 4.7b). D'après ce tableau, les deuxièmes pontes des nicheurs "précoces" ont présenté les valeurs les plus fortes. Ce résultat s'accorde avec ce qui est généralement observé chez le m. domestique (Dyer et al., 1977), et avec ce qu'a noté Alonso (1983) chez les deux espèces.

Variations interannuelles

Le tableau 4.7a montre encore que ces deuxièmes pontes peuvent présenter des variations interannuelles significatives. Celles-ci sont liées au contraste interannuel de la taille de ponte du moineau domestique.

Ce type de variation n'a pas été observé en Espagne (Alonso, 1983), ni en Angleterre (Seel, 1968b). Par contre, il a été nettement mis en évidence en Pologne (Pinowska et Pinowski, 1977), ainsi qu'en Amérique du Nord (Murphy, 1978).

Les causes possibles de cette variation seront détaillées dans la cinquième partie de ce travail. Il faut sans doute inclure parmi elles le rajeunissement de la population de m. domestiques. Il semble en effet que les oiseaux d'un an donnent des couvées en moyenne plus petites que celles des oiseaux plus âgés (Seel, 1968b).

Succès de l'éclosion

Chez nos deux moineaux, le nombre d'oeufs éclos n'a varié significativement ni avec la saison, ni avec l'année (tableau 4.7a et 4.7b).

Par contre, chez le m. domestique, le succès de l'éclosion tend à augmenter ou à passer par un maximum au cours de la saison (tableau 4.7a). De plus, pour les dernières pontes, sa variation interannuelle est significative.

Enfin, pour ce qui est de l'éclosion des premières pontes, le succès semble meilleur chez le m. espagnol que chez son congénère : à ce niveau, la différence interspécifique est en effet presque significative (tableau 4.7a).

Dans les pontes réussies du m. domestique, le pourcentage maximum d'oeufs éclos a atteint 85 % en 1977 et 90 % en 1976. S'il n'est pas surestimé, ce succès élevé est comparable aux résultats de Seel (1968b) : 87.7 %, ainsi qu'à ceux d'Alonso (1984) : 91.7 %. Quant à sa valeur minimale, 69 % en 1976 et 73 % en 1977, elle correspond à celle observée, en moyenne, en Europe continentale : 70 % (Dyer et al., 1977).

Chez le moineau espagnol, dans ce type de ponte, le pourcentage maximum d'oeufs éclos a toujours dépassé les 90 % (tableau 4.7a). Ce succès est comparable à celui enregistré, en moyenne, au Kazakhstan et en Espagne : 94 % (Gavrilov, 1963; Alonso, 1984).

Tableau 4.5 : Succès de la reproduction du moineau domestique (Misserghin, 1976).

taille de ponte	3	4	5	6	7	Total	Moyenne	s
a. Pontes	6	16(15) ^(c)	36	17	1	76		
b. Pontes	2	8(7) ^(c)	23	9	1	43		
a. Oeufs	18	64	180	102	7	371	4.88	0.89
b. Oeufs	6	32	115	54	7	214	4.98	0.83
a. Oeufs éclos	16	57	158	95	7	333	4.38	1.21
b. Oeufs éclos	5	28	99	50	7	189	4.40	1.29
a. Succès éclosion (%)	89	89	88	93	(100)		90	
b. Succès éclosion (%)	83	88	86	93	(100)		88	
a. Jeunes à l'envoi	4	16	47	16	4	98(80) ^(d)	1.23	1.27
b. Jeunes à l'envoi	4	16	47	16	4	98(47) ^(d)	2.09	0.97
a. Succès de l'envoi (%)	25	28	30	17	(57)		29	
b. Succès de l'envoi (%)	(80)	57	47	32	(57)		52	
a. Jeunes/ponte	0.7	1.1	1.3	0.9	(4.0)			
b. Jeunes/ponte	(2.0)	2.3	2.0	1.8	(4.0)			
	1.0		1.3	1.1				
	2.2		2.0	2.0				

a - Pontes réussies seulement (voir Méthodes).

b - Nichées réussies seulement (voir Méthodes).

c - () = Taille de l'échantillon de pontes pour le calcul du nombre de jeunes à l'envoi.

d - () = Taille de l'échantillon de pontes pour le calcul du total du nombre de jeunes à l'envoi.

Tableau 4.6 : Succès de la reproduction du moineau domestique (Misserghin, 1977).

Taille de ponte	3	4	5	6	Total	Moyenne	s
a. Pontes	2	15	18	2	37		
b. Pontes	2	9	9	1	21		
a. Oeufs	6	60	90	12	168	4.54	0.69
b. Oeufs	6	36	45	6	93	4.43	0.75
a. Oeufs éclos	5	55	72	11	143	3.86	0.95
b. Oeufs éclos	5	32	34	6		3.67	0.97
a. Succès éclosion (%)	(83)	92	80	92		85	
b. Succès éclosion (%)	(83)	89	76	(100)		83	
a. Jeunes à l'envol	3	22	15	3	43	1.16	1.21
b. Jeunes à l'envol	3	22	15	3	43	2.05	0.86
a. Succès à l'envol (%)	(60)	37	21	(27)		30	
b. Succès à l'envol (%)	(60)	69	44	(50)		56	
a. Jeunes/ponte	(1.5)	1.5	0.8	(1.5)			
b. Jeunes/ponte	(1.5)	2.4	1.7	(1.5)			
		1.5		0.9			
		2.3		1.8			

a - Pontes réussies seulement (voir Méthodes).
 b - Nichées réussies seulement (voir Méthodes).

Tableau 4.7.a.: Variation annuelle et saisonnière de la taille de ponte et du succès de l'éclosion (a).

	Moineau domestique		Moineau espagnol		Test statistique (d)	
	1976	1977	1976	1977		
Taille de ponte (b)						
P 1	4.85±0.81(20)	4.54±0.88(13)	4.29±0.95(7)	4.39±0.61(18)	4.70±0.57(20)	5.70 (4)
T 1	4.65±0.70(17)	4.36±0.67(11)	4.61±0.78(23)			1.25 (2)
P 2	5.27±0.88(22)	4.33±0.52(6)	5.22±0.43(18)	4.90±0.79(31)		10.15 (3) *
D	4.65±1.06(17)	5.00±0 (7)				0.53 (1)
Oeufs éclos/ponte						
P 1	4.15±1.35(20)	3.85±1.07(13)	4.14±0.90(7)	4.32±0.67(19)	4.47±0.90(19)	4.48 (4)
T 1	4.12±1.17(17)	3.73±1.10(11)	4.30±0.82(23)			2.04 (2)
P 2	4.73±1.12(22)	4.00±0.63(6)	4.78±0.65(18)	4.65±0.95(31)		4.24 (3)
D	4.47±1.18(17)	4.00±0.82(7)				1.05 (1)
Succès de l'éclosion (%)						
P 1	86	85	(97)	98	95	9.31 (4)
T 1	89	86	93			1.73 (2)
P 2	90	(92)	92	95		3.43 (3)
D	96	(80)				6.51 (1) *

(a) - Pontes réussies seulement (voir Méthodes).

(b) - P 1 (2) : premières (deuxièmes) pontes précoces; T1 : premières pontes tardives; D : dernières pontes (voir texte).

(c) - Moyenne + écart-type (taille de l'échantillon).

(d) - Test de Kruskal-Wallis; () : degrés de liberté, * P < 0.05.

Tableau 4.7b : Variation saisonnière de cinq paramètres de la reproduction : résultats des tests statistiques.

	Moineau domestique (a)		Moineau espagnol	
	1976	1977	1976	1977
Taille de ponte	6.19 (2) *	5.30 (2)	10.70 (2) **	5.20 (1) *
Oeufs éclos/ ponte	2.59 (2)	0.37 (2)	5.28 (2)	2.32 (1)
Succès de l'éclosion	2.77 (2)	1.70 (2)	1.33 (2)	0.48 (1)
Jeunes envolés/ ponte	2.99 (2) 0.82 (2)	3.00 (2)	5.67 (2)	8.76 (1) **
Succès de l'envoi	2.86 (2)	3.28 (2)		

(a) premières pontes "précoces" et tardives "réunies".

() - degrés de liberté, * P < 0.05, ** P < 0.01 (test de Kruskal-Mallis).

c - couvées réussies seulement.

d - nichées réussies seulement.

Oeufs non éclos

Certains oeufs sont perdus lorsqu'une partie ou l'entièreté de la ponte est détruite, ou bien lorsque la ponte est abandonnée. Ce dernier cas résulte de dérangements ou d'oeufs stériles.

Chez le m. domestique, les pertes partielles de couvées sont rares (tableau 4.8a). Les pertes complètes, plus fréquentes, peuvent atteindre 8 %; elles sont le fait des prédateurs. Le pourcentage de pontes abandonnées ou stériles a, quant à lui, varié du simple au triple: 4 % en 1976 et près de 12 % en 1977. Cette augmentation est essentiellement liée à celle des dérangements des couveuses.

Dans le cas du m. espagnol ce dernier type d'échec n'a pas atteint 5 %.

Dans l'ensemble, les valeurs de ces différents types de pertes ne sont pas supérieures à celles notées par Murphy (1978), pour le m. domestique, et par Alonso (1983), pour nos deux moineaux.

En ce qui concerne les causes d'échecs des oeufs non éclos des pontes réussies, les échantillons du tableau 4.8 b n'indiquent pas de différence significative entre le pourcentage d'oeufs stériles et celui d'oeufs pourris ou contenant un embryon mort, et ce dans nos deux espèces. Par contre, dans les colonies de m. espagnol étudiées par Gavrilov (1963), le pourcentage d'oeufs stériles fut, en moyenne, 3.5 fois plus important que celui de l'autre catégorie.

Succès de l'envol

En 1976, le moineau domestique a produit, en moyenne, 1.23 jeune par ponte réussie et 2.09 jeunes par couvée réussie (tableau 4.5). En 1977, sa reproduction a donné pour chacune de ces catégories, respectivement 1.16 et 2.05 jeunes (tableau 4.6).

Chez cette espèce, le nombre moyen de jeunes amenés à l'envol n'a varié significativement ni avec la saison, ni avec l'année (tableaux 4.7b et 4.9). Cette conclusion s'applique autant aux pontes réussies qu'aux nichées réussies.

Dans le cas du m. espagnol, l'analyse du succès de l'envol doit se limiter aux couvées réussies (voir méthodes).

Selon la vague de ponte envisagée, ce succès a varié, en 1976, de 1.95 à 2.65 jeunes et, en 1977, de 1.94 à 2.95 jeunes. Pour 1983, enfin, la première couvée a donné, en moyenne, 2.30 jeunes à l'envol (tableau 4.9).

Chez ce moineau, les variations saisonnières du nombre de jeunes à l'envol ont été statistiquement significatives en 1977 (tableau 4.7a).

Enfin, le succès des deuxièmes couvées réussies a été significativement plus élevé chez le moineau espagnol que chez son congénère (tableau 4.9).

Age et mortalité des poussins

Dans l'ensemble, le taux de mortalité des poussins de nos deux espèces diminue avec l'âge (tableau 4.10). Ce résultat s'accorde avec ce qu'indiquent Dyer et al. (1977) chez le m. domestique et Alonso (1984a) chez le m. espagnol.

Tableau 4.8a: Pertes connues de pontes (en pourcentage des pontes commencées).

	m. domestique (a)		m. espagnol (b)	
	1976 (n=100)	1977 (n=51)	1976 (n=69)	1977 (c) (n=44)
Ponte partiellement perdue	2.0	0.0	n c	n c
Ponte entièrement perdue	8.0	7.8	n c	n c
Ponte abandonnée ou incubée sans succès	4.0	11.8	4.4	4.5

n c - non calculé

(a) - Misserghin; (b) - Sidi Bakhti.

(c) Premières pontes uniquement.

Tableau 4.8b: Causes d'échec des oeufs non éclos des pontes réussies (1976-1977).

Cause d'échec	Moineau domestique (a)		moineau espagnol (b)	
	n	%	n	%
Oeufs sans embryon visible	24	50	6	35
Oeufs pourris ou avec embryon mort	24	50	11	65
Total	48		17	

(a)-Misserghin; (b) - Sidi Bakhti.

Tableau 4.9 : Variation annuelle et saisonnière du succès de l'envol.

	Moineau domestique		Moineau espagnol		Test statistique (c)
	1976	1977	1976	1977	
Jeunes/ponte P 1	1.45+1.10(22)	1.46+1.39(13)	2.47+0.87(17)	1.94+0.97(17)	2.30± 0.95(10)
	1.88+0.86(17)	2.11+1.17(9)			
T 1	1.42+1.50(19)	1.36+1.21(11)	1.95+0.76(20)		4.83 (4)
	2.45+1.13(11)	2.14+0.69(7)			
P 2	0.91+1.20(23)	0.67+1.03(6)	2.65+1.06(17)	2.95± 0.83(20)	1.86 (2)
	1.91+1.04(11)	2.00+0 (2)			
D	1.13+1.31(16)	0.71+0.95(7)			0.39 (1)
	2.25+0.89(8)	1.66+0.58(3)			

(a) Pontes réussies seulement, moyenne ± écart-type (taille de l'échantillon).

(b) Nichées réussies seulement.

(c) Test de Kruskal-Wallis; * P < 0.05. Pour P2 (b), le plus petit échantillon a été exclu des calculs.

Tableau 4.10 : Taux de mortalité des poussins (en % par classe d'âge)(1).

	0 à 5 jours	5 à 10 jours	+ de 10 jours	Taille de l'échantillon (2)
Moineau domestique				
1976	28.9	22.3	5.3	76
1977	23.3	10.4	11.7	86
Moineau espagnol				
1976	36.0	6.4	1.5	139
1977(P1)	28.9	13.2	4.9	38
(P2)	13.9	13.8	2.8	36

(1) Nichées réussies uniquement.

(2) Nombre maximum de jeunes éclos.

P1(2) - premières (deuxièmes) pontes précoces.

Succès de la reproduction du moineau domestique

Concernant les pontes réussies, l'évolution saisonnière des succès de l'envol de la nidification est semblable d'une année à l'autre (tableau 4.11). Chaque année, en effet, ces réussites ont été plus importantes pour les premières pontes que pour les suivantes. Le pourcentage de nichées non réussies a, quant à lui, varié en sens inverse. La diminution saisonnière du succès de la reproduction s'accompagne ainsi d'une augmentation des échecs complets.

Pour l'ensemble des pontes réussies, le succès de l'envol a été de 29 % en 1976 et de 30 % en 1977 (tableaux 4.5 et 4.6). Comparativement aux données de la littérature (Dyer et al., 1977; Murphy, 1978), ces résultats sont particulièrement faibles. Jusqu'à présent, à ma connaissance, seuls Mitchell et al. (1973), ainsi que Gil-Delgado et al. (1979, in Alonso, 1984a), ont rapporté un succès aussi faible ou plus faible : respectivement 28 % dans une population du Texas et, en Espagne, 30 % en 1976 et 14.5 % en 1977 dans une colonie à découvert. Le succès moyen est d'habitude supérieur à 40 % (Dyer et al., 1977). Toutefois, comme l'a montré une étude polonaise étalée sur 14 ans (Pinowska et Pinowski, 1977), ses fluctuations annuelles peuvent être très marquées.

Tableau 4.11 : Variation saisonnière et annuelle de la reproduction du moineau domestique (Misserghin) (a).

Ponte	Succès de l'envol (%)		Succès de la nidification (%)		Nichées non réussies (%)	
	1976	1977	1976	1977	1976	1977
P1	35	38	30	32	23	31
T1	34	36	31	31	42	36
P2	19	17	17	15	50	-
D	25	18	24	14	50	-

(a) pontes réussies uniquement (voir méthodes).

Productivité annuelle moyenne

Cette productivité est estimée en multipliant les paramètres suivants :

(nombre moyen de pontes par femelle) x (nombre moyen de jeunes à l'envol par ponte réussie) = nombre moyen de jeunes à l'envol par femelle :

soit, pour 1976 : $(1.96) \times (1.23) = 2.41$

et pour 1977 : $(1.63) \times (1.16) = 1.89$

Comparativement aux données compilées par Dyer et al. (1977), variant de 2.6 à 7.7 jeunes à l'envol, ces valeurs sont très faibles. Elles sont probablement propres à l'échantillon de nids étudiés. En 1977, en effet, l'augmentation du nombre de nicheurs dans notre colonie résulte sans doute d'un recrutement d'oiseaux étrangers. Un tel surplus doit donc traduire la meilleure productivité d'autres colonies.

Causes de mortalité

Pour tenter d'expliquer les maigres résultats d'Oranie, un examen des différentes causes de mortalité des poussins est indispensable.

Facteurs climatiques

En Oranie, durant cette étude, la reproduction des moineaux n'a pas été perturbée par de longues périodes pluvieuses et froides. Dans le cas présent, ce facteur climatique, qui peut affecter fortement le succès des nichées (Pinowski, 1968; Mitchell et al. 1973; Tahon et al., 1978), ne doit donc pas être retenu. La sécheresse de 1977 peut, en revanche, avoir influencé négativement la productivité de nos moineaux en réduisant l'abondance de leur nourriture. Il est en effet évident que même dans les zones cultivées, tous les milieux ne sont pas irrigués.

Parasites

La prolifération de parasites dans les nids peut être une cause de mortalité (Dyer et al., 1977). Cette prolifération a bien été observée dans ceux de Misserghin, mais rien ne nous permet de lui attribuer un caractère pathogène.

Traitements phytosanitaires

Chaque année, sur le terrain de la station de la Protection des végétaux, les cultures font l'objet de traitements phytosanitaires. Les populations d'invertébrés peuvent donc y présenter des fluctuations d'effectifs importantes. Le régime alimentaire des poussins étant fortement insectivore, celles-ci peuvent à leur tour influencer le succès de la reproduction. Dans quelle mesure ? Cela reste à déterminer.

Dérangements et accidents

Sur le terrain de cette station, plusieurs campagnes de baguage ont eu lieu. Les adultes étaient devenus plus craintifs : en présence de l'homme, ils hésitaient à rentrer au nid. Dans le voisinage des nids, le déplacement de personnes a donc pu perturber le ravitaillement des poussins et, de ce fait, diminuer le succès de l'élevage.

En 1976, le baguage des oiseaux a eu un autre résultat négatif : plusieurs bagues se sont déformées et, en provoquant la nécrose d'un pied, ont rendu manchots un minimum de deux mâles et de trois femelles. En 1977, le nombre de handicapés s'élevait au moins à deux mâles et deux femelles. Ce handicap n'empêche cependant pas la survie d'une année à l'autre. Mais en diminuant la capacité de prédation des parents, il peut toutefois freiner la fréquence des nourrissages ou réduire l'importance des becquées, et accroître ainsi le taux de mortalité des poussins. Cependant, cette capacité n'était pas totalement inhibée, car une femelle manchot a réussi, avec un mâle normal, à mener à l'envol deux jeunes d'une deuxième ponte, la première et la troisième ayant échoué. De son côté, un mâle manchot, avec une femelle normale, a réussi l'élevage de trois jeunes d'une première ponte et de deux d'une seconde. Ce handicap, par ailleurs, n'a pu affecter que les nicheurs d'une des colonies de Misserghin : l'autre, en effet, ne présentait pas d'oiseaux bagués. Or le succès de la reproduction y fut aussi très faible. Par conséquent, le handicap en question n'explique pas, à lui seul, les résultats obtenus.

Famine et prédation

La distribution des échecs complets pourrait peut-être nous indiquer d'autres causes de mortalité des poussins. Comme le montre le tableau 4.12, cette distribution présente des différences spatiales marquées. Les nichées du bâtiment A, en l'occurrence, comportent beaucoup plus d'échecs de ce type que celles des deux autres édifices. Ce contraste peut avoir deux causes complémentaires : la structure d'âge des différents groupes de nicheurs et la prédation.

En hiver, nous l'avons vu, la population des nichoirs de A comprenait moins d'adultes que celle de B. Les adultes étant très casaniers, il est probable que cette différence se soit maintenue au printemps. Dans ces conditions, la population de A devait être, en moyenne, moins expérimentée que celle de B pour la collecte de nourriture destinée aux jeunes. Cette inexpérience a pu être fatale à certaines nichées. Les résultats de différentes études montrent en effet que l'âge peut influencer le succès reproducteur (voir par exemple : Perrins, 1965, chez *Parus ater*; Coulson, 1966, chez *Rissa tridactyla*; Dunn, 1972, chez *Sterna sandvicensis*).

La prédation a été le fait de couleuvres, probablement d'*Elaphe scalaris*. Comme elle a rarement été observée, il est difficile de séparer ses effets de ceux dus à la sous-alimentation. Cette dernière a toutefois une action plus progressive : elle touche d'abord les individus les plus faibles de la nichée. D'une visite à l'autre, la disparition d'une nichée de plusieurs jeunes peut, en revanche, signer l'action d'un prédateur. Un pillage systématique des nichées du bâtiment A pourrait donc expliquer, au moins partiellement, la distribution particulière des échecs complets. La prédation est, en effet,

connue pour être une cause importante des échecs de nidification (voir par exemple : Morton, 1971, chez Turdus grayi; Pinkowski, 1977, chez Sialia sialis; Willson, 1979, chez Dendroica discolor) et son impact est parfois localisé dans l'espace (Kluijver, 1951, chez Parus ater; Slagsvold, 1980, chez Turdus pilaris).

Disparition d'adultes

Elle peut être une cause d'échec des nichées lorsqu'elle survient pendant l'élevage des poussins. A Misserghin cependant, son impact possible ne semblait pas important. En effet, parmi les quatre femelles disparues de fin mars à mi-juillet 1977, une n'avait pas encore pondu, une a cessé d'être vue avant la fin de la ponte et deux pendant l'incubation. Concernant les six mâles disparus à la même époque, un individu fut trouvé mort avant le début de la ponte et un autre en début d'élevage. Dans ce dernier cas, la nichée échoua complètement.

Causes d'échec de la reproduction du moineau espagnol

Chez cette espèce, l'étude de la reproduction ayant été limitée aux nichées réussies, l'impact de la prédation est difficile à estimer.

Cependant, il est probable qu'il soit moins important que chez le m. domestique. Cela tient à deux faits : la taille des colonies et le synchronisme de reproduction particulièrement élevé chez le m. espagnol. Les études menées chez d'autres espèces montrent en effet que, dans les plus grandes colonies, l'impact de la prédation est plus faible que dans les plus petites (Patterson, 1965, chez Larus ridibundus; Robertson, 1973, chez Agelaius tricolor)

Il y a à cela une explication simple : lorsque le nombre de proies est très grand par rapport à celui des prédateurs, la prédation devient indépendante de la densité (Blondel, 1967; Wilson, 1975). En d'autres termes, l'offre dépasse nettement la demande. Le modèle de prédation proposé par Holling (1959) rend bien compte de ce phénomène.

Par ailleurs, les nids de cet oiseau hébergent d'habitude beaucoup moins de parasites externes que ceux du m. domestique. Ce fait favorise peut-être aussi le succès de sa reproduction.

Installés dans les arbres, ses nids peuvent, par contre, être arrachés par le vent. Dans certaines colonies, les pertes dues à ce facteur peuvent atteindre 30 % environ (Alonso, 1984a). Sur certains supports, comme les épineux, les nids semblent toutefois bien résister à l'action du vent.

Succès de la reproduction et taille de ponte

Chez le moineau domestique, la taille de ponte la plus commune n'a été la plus productive qu'en 1976 (tableaux 4.5 et 4.6), mais cette différence n'était toutefois pas significative.

Chez le moineau espagnol, les pontes de 5 et 6 oeufs ont été plus productives que celles de 3 et 4 oeufs (tableau 4.13). Cette différence, toutefois, n'est statistiquement significative ($P < 0.05$) que pour un seul échantillon de deuxièmes pontes précoces. De plus, les

pontes de 6 oeufs semblent plus productives que celles de 5 oeufs. Ceci ressort également des données d'Alonso (1984a), chez les deux espèces, et de Murphy (1978) chez le moineau domestique seul. Dans ce dernier exemple, les résultats d'un test statistique appuient cette conclusion.

A court terme, c'est-à-dire au moment de l'envol, celle-ci infirme ainsi l'hypothèse de Lack (1966), selon laquelle la taille de ponte modale est la plus productive. A plus long terme, donc en nombre de reproducteurs, cette hypothèse reste peut-être valable. Après l'envol, en effet, les jeunes des plus grandes nichées ont peut-être moins de chances de survie que ceux des plus petites. C'est le cas notamment chez la mésange charbonnière (Perrins, 1965). Chez le moineau domestique, par contre, le fait n'est pas démontré (Murphy, 1978). Enfin, la taille de ponte donnant le plus de reproducteurs peut encore être liée au taux de survie adulte. Chez les oiseaux qui se reproduisent plusieurs fois, le modèle de Charnov et Krebs (1974) montre que cela est théoriquement plausible.

Tableau 4.13 : Succès de la reproduction du moineau espagnol (nichées réussies).

Taille de ponte :	3	4	5	6
a. Jeunes/pontes (T1/76)	2.0. (1)	1.8. (4)	2.0. (10)	2.5. (2)
	1.8		2.1	
b. Jeunes/pontes (P2/77)	3.0. (1)	2.3. (6)	3.0. (9)	3.8. (4)
	2.4		3.2	

a. T1/76 : premières pontes tardives (1976).

b. P2/77 : deuxièmes pontes précoces (1977).

() : nombre de pontes.

CONCLUSIONS

Concernant la reproduction de ces deux moineaux, les résultats qui viennent d'être discutés confirment dans l'ensemble les conclusions d'Alonso (1983, 1984 a) : tant en Oranie qu'en Espagne, le cycle du moineau espagnol est beaucoup plus synchronisé que celui de son congénère. De plus, grâce à une courte période d'incubation, le premier n'occupe qu'un minimum de temps son lieu de nidification. Il peut ainsi tirer un maximum de profit de ressources sporadiquement abondantes.

Par ailleurs, les résultats d'Oranie montrent que, chez cet oiseau, les premières pontes précoces et tardives forment deux vagues bien distinctes. Ils soulignent en outre le lien existant entre les facteurs climatiques et le début de la ponte. Quant à la taille moyenne de ponte et ses variations saisonnières, cette analyse révèle, à l'instar de ce qui se passe en Espagne (Alonso, 1983, 1984 a), une forte similitude interspécifique.

Tableau 4.12 : Echec complet des pontes et habitat chez le moineau domestique.

Lieu	1976					1977			
	Nombre de pontes	Couvée non réussie (1)	Nichée non réussie (2)	Total des échecs	Nombre de pontes	Couvée non réussie	Nichée non réussie	Total des échecs	
A	9	1a + 1p	5	7	12	1a	7	8	
B	12	0	1	1	16	2ad + 2p	0	4	
C	6	0	0	0	6	0	0	0	

a = ponte abandonnée; ad = idem, femelle dérangée; p = ponte disparue par prédation.

(1) aucun oeuf éclos.

(2) nichées comportant plusieurs jeunes qui ont tous disparu entre deux visites.

L'étude de moineaux domestiques marqués individuellement nous apporte aussi quelques observations dont il faudra tenir compte dans les études futures. Parmi celles-ci, mentionnons le fait que certains couples utilisent deux nichoirs au cours de la saison de reproduction, ainsi que la ségrégation spatiale d'oiseaux d'âges différents.

Quantifié en nombre de pontes par saison de nidification, l'effort de reproduction du moineau domestique paraît enfin plus faible dans le groupe des nicheurs "tardifs", probablement plus jeunes, que dans celui des nicheurs "précoces". L'hypothèse de Williams (1966), selon laquelle ~~cet effort diminue avec l'âge des oiseaux, se trouve ainsi confortée.~~

, chez un même organisme, l'intensité de cet effort doit croître avec l'âge, alors que diminue son espérance de vie = , se trouve ainsi confortée.

1900

1901

1902

1903

1904

1905

1906

1907

1908

1909

1910

1911

1912

1913

1914

1915

1916

1917

1918

1919

1920

1921

1922

1923

1924

1925

1926

1927

1928

1929

1930

1931

1932

1933

1934

1935

1936

1937

1938

1939

1940

1941

1942

1943

1944

1945

1946

1947

1948

1949

1950

1951

1952

1953

1954

1955

1956

1957

1958

1959

1960

1961

1962

1963

1964

1965

1966

1967

1968

1969

1970

1971

1972

1973

1974

1975

1976

1977

1978

1979

1980

1981

1982

1983

1984

1985

1986

1987

1988

1989

1990

1991

1992

1993

1994

1995

1996

1997

1998

1999

2000

CINQUIEME PARTIE
ETUDE REGIONALE DE LA
REPRODUCTION DU MOINEAU ESPAGNOL

En étudiant la reproduction d'une espèce dans une seule colonie, on n'a évidemment qu'une vue fragmentaire du problème. Chez le moineau domestique, la réussite des nichées varie, en effet, très fortement d'une colonie à l'autre (Murphy, 1978). En Oranie, une étude régionale de la nidification était donc souhaitable. Réalisée en 1977 et en 1983, elle a été, pour des raisons de temps disponible, limitée au seul moineau espagnol.

Ses objectifs étaient de préciser les caractères des formations végétales utilisées et des sites d'implantation des colonies, d'évaluer le nombre de celles-ci dans une région déterminée, d'estimer l'importance de leurs populations et enfin de quantifier le taux de réussite de leur reproduction.

Dans le cas d'un oiseau déprédateur des récoltes, tous ces renseignements sont aussi d'un grand intérêt pour l'agronome.

MATERIEL ET METHODES

Pour cette étude, il fallait :

- a) localiser géographiquement les colonies,
- b) estimer leur importance,
- c) examiner des échantillons de nids et leur contenu,
- d) traiter les données.

a) Localisation géographique des colonies

Pour le relevé des colonies, la prospection a été limitée au nord-ouest algérien. En 1977, l'est, l'ouest et le sud-ouest oranais ont été visités. En 1983, ce dernier secteur n'a plus été prospecté. Enfin, au cours de ces deux années, j'ai fouillé plus intensivement la région comprise entre Oran et la vallée de l'oued Médiouni (colonies 25 à 60 sur la fig. 5.1). La plupart de ces recherches ont été effectuées en voiture sur des itinéraires prédéfinis. Dans la zone d'étude intensive, les agriculteurs ont parfois orienté ces investigations en me signalant l'existence de certaines colonies.

Les dates de toutes ces visites sont reprises dans les annexes 5.1 et 5.2. En 1977, elles se sont terminées le 15 juillet et en 1983, le 15 juin.

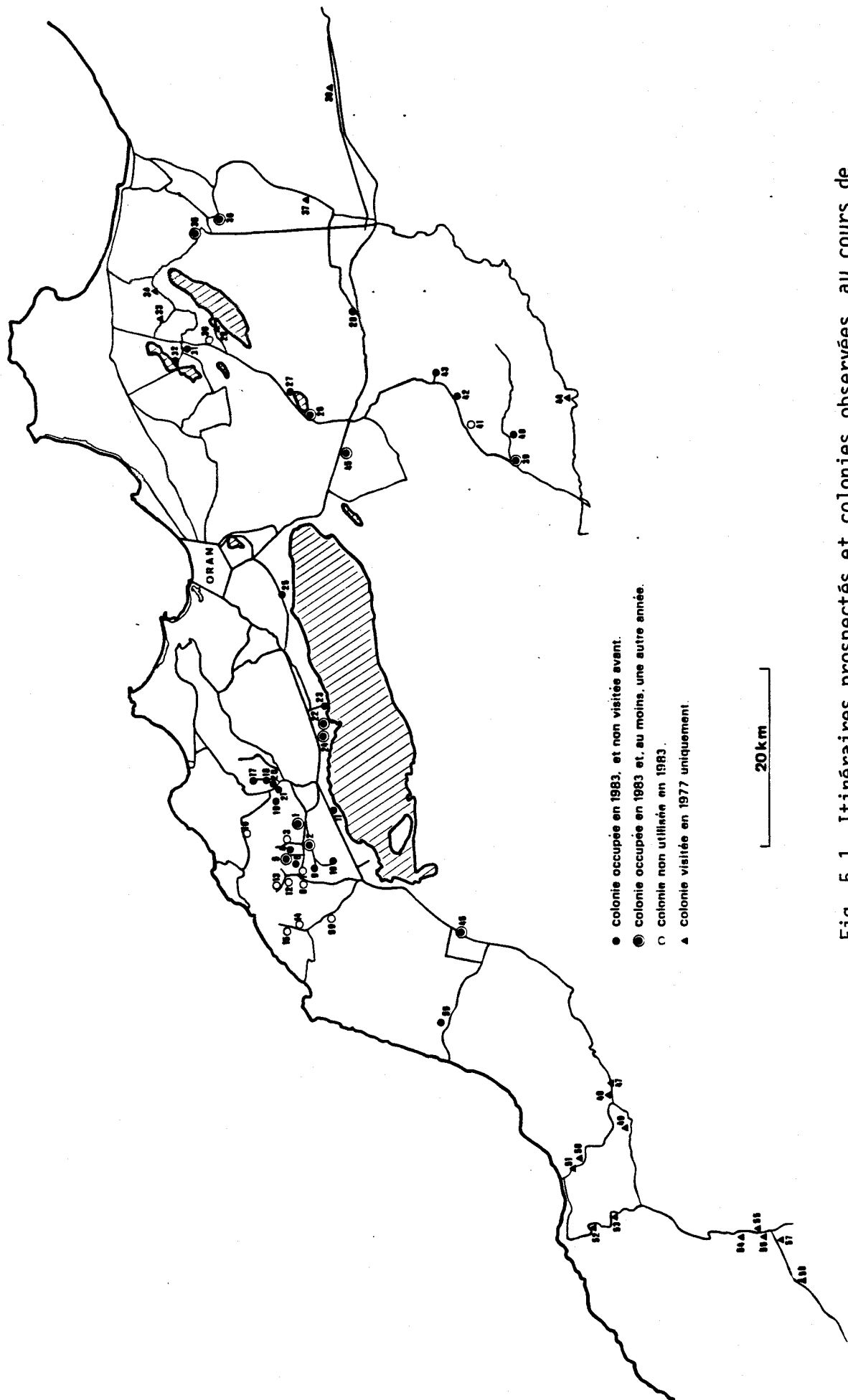


Fig. 5.1. Itinéraires prospectés et colonies observées au cours de deux saisons de nidification (1977 et 1983, Oranie). En hachuré : lacs saumâtres ou salés.

d) Cas particulier : colonie arboricole de moineau domestique

Les nids accessibles d'une colonie de ce type, située le long de la route Misserghin - Es Sénia, ont été visités d'avril à juillet, en 1976 (une visite par semaine), et en mi-avril 1983.

e) Traitement des données

L'échantillonnage du nombre de nids par arbre, tronçon ou surface, étant de nature systématique, j'ai eu recours pour le calcul de l'écart-type à la formule suivante (Yates, 1981).

$$s = \sqrt{\frac{1}{2nd} \sum_{i=1}^{nd} d^2_i}$$

où d = différence du nombre d'individus entre points voisins et
nd = nombre total de différences.

Pour les nids visités, leur échantillonnage n'était qu'approximativement systématique, l'écart-type a été calculé grâce à la formule classique.

RESULTATS

Caractères des colonies
=====

Caractère de la végétation

Essences végétales

L'examen de la végétation ligneuse des 60 colonies repérées en 1977 et 1983 montre que quatre essences sont présentes dans 55 (92%) d'entre elles. Il s'agit de l'acacia, de l'eucalyptus, du pin et du tamaris. De plus, 42 (70%) de ces colonies ne comportent qu'une essence ligneuse (tableau 5.1), tandis que 18 (30%) en ont deux ou plus (tableau 5.2, pour les deux principales).

L'eucalyptus mérite une remarque : les moineaux s'y installent le plus fréquemment en juin. Cet arbre fournit non seulement le support du nid, mais aussi, grâce à ses feuilles, une partie des matériaux que ce dernier requiert.

Tableau 5.1: Caractéristiques de 42 colonies de moineaux espagnols en Oranie.

Végétaux utilisés (en %)	Types de végétation (en %) (1)					Colonie près d'habit. (en %)
	LA	H	FG	Bu	B	
Acacia 16.7		16.7				
Eucalyptus 28.6	11.9				16.7	4.8
Jujubier 2.4				2.4		
Olivier 4.8	4.8					2.4
Pin 23.8					23.8	16.7
Tamaris 21.4		2.4	19.0			
Tremble 2.4					2.4	
Total	16.7	19.1	19.0	2.4	42.9	23.9

(1) LA - ligne d'arbres; H - Haie; FG - forêt-galerie;
Bu - buisson; B - bosquet.

Tableau 5.2: Caractéristiques de 18 colonies de moineaux espagnols en Oranie.

Deux principaux végétaux utilisés (en %)		Types de végétation(1) (en %)							Colonie près d'habit. (en %)
		LA	LA + H	H	H + FG	H + B	B	LF	
Acacia + Eucalyptus	11.1		11.1						5.6
Acacia + Lentisque	5.6			5.6					
Acacia + Olivier	5.6			5.6					
Acacia + Orme	5.6		5.6						
Acacia + Pin	11.1		5.6			5.6			5.6
Cyprès + Casuerina	5.6		5.6						
Eucalyptus + Olivier	5.6	5.6							
Eucalyptus + Pin	22.2						22.2		5.6
Eucalyptus + Tamaris	5.6		5.6						
Pin + Casuerina	11.1	5.6					5.6		5.6
Pin + Olivier	5.6							5.6	
Tamaris + Lycium	5.6				5.6				
Total		11.1	33.3	11.1	5.6	5.6	27.8	5.6	22.2

(1) LF - lisière de forêt; autres abréviations : voir tableau 5.1.

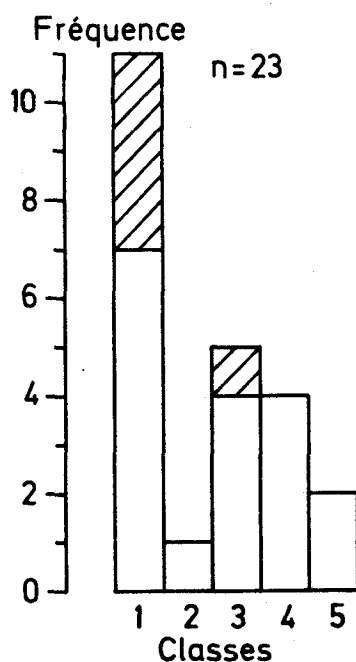


Fig. 5.2. Histogramme de fréquence des classes de distance d'un point d'eau des colonies de moineaux espagnols.
 Classe : 1 - 0 à 150 m, 2 - 150 à 300 m, 3 - 300 à 600 m, 4 - 600 à 1200 m, 5 - 1200 à 2400 m.
 En hachuré : colonies de mai ou de juin.

Physionomie végétale

La lecture des tableaux 5.1 et 5.2 nous indique que les colonies se rencontrent surtout dans des formations végétales étroites et longues, comme les lignes d'arbres, les haies, les forêts-galeries. Les bosquets sont également fort appréciés. Par contre, les forêts semblent délaissées sauf, parfois, sur leur lisière. Ces observations confirment ainsi celles de Bachkiroff (1953) au Maroc et de Bortoli (1969) en Tunisie.

Hauteur de la végétation

Le tableau 5.3 montre que, pour les moineaux, la hauteur de la végétation est un facteur attractif important : en 1983, 27 (75%) colonies sur un sous-échantillon de 36 étaient établies dans des formations végétales dépassant 4 mètres de haut.

Tableau 5.3: Nombre de colonies par classe de hauteur pour les quatre végétaux les plus fréquemment utilisés (1)

	II	III	IV	V
Eucalyptus			1	4
Pin	1	5	8	1
Tamaris	2	6		
Acacia	6	2		
Total	9	13	9	5

(1) Classes de hauteur : II - 2 à 4 m., III - 4 à 8 m.,
IV - 8 à 16 m., V - 16 à 32 m.

Préférence pour certains végétaux

Grâce aux colonies établies sur plusieurs essences végétales, il est possible de comparer le pouvoir attractif de celles-ci. Ainsi, dans la colonie 10, comprenant des pins et des casuerinas, le nombre de nids par arbre était significativement plus élevé dans les premiers que dans les seconds ($P < 0.05$, test des médianes). Dans les pins, la grande densité de rameaux constituait certainement le facteur attractif. La hauteur aurait, en revanche, dû favoriser les casuerinas car, en moyenne, ceux-ci dépassaient les autres arbres.

Emplacement des colonies

Cultures

En avril-mai, toutes les colonies sont proches de champs de céréales (annexe 5.2). En juin, la moisson a lieu ou s'achève et ce facteur attractif disparaît.

Eloignement d'un point d'eau

Cette distance a une distribution bimodale (fig. 5.2). Cela tient à ce que la plupart des petites colonies observées étaient à moins de 150 m. d'un point d'eau et les autres à des distances

variant entre 0 et 1750 m. (classe modale : 300 à 600 m.). Dans l'ensemble, les colonies de première ponte préfèrent ainsi la proximité des céréales à celle de l'eau. La forte teneur en eau des céréales aux stades laiteux et pâteux permet sans doute aux moineaux de réduire le nombre de trajets vers l'abreuvoir. En juin, cependant et à cause de l'augmentation de la température et de la maturation des grains et des graines, il est possible que le facteur "eau" prenne plus d'importance. A cette époque, en effet, aucune des colonies encore en activité n'a été trouvée loin de l'eau (annexes 5.1 et 5.2).

Fermes

Environ 23% des colonies ont une ferme dans leur voisinage (tableaux 5.1 et 5.2). Sur les 14 fermes observées, deux étaient abandonnées par l'homme. Par conséquent, ce n'est pas essentiellement la présence humaine qui attire les moineaux à ces endroits, mais l'existence de petites zones boisées jouxtant les habitations.

Altitude

Dans la zone prospectée en 1983, je n'ai noté que deux colonies à plus de 400 m. d'altitude (annexe 5.2). Dans les deux cas, il s'agissait de colonies importantes et, à cette époque d'ailleurs, les seules trouvées en activité dans l'est oranais. Ainsi, en retardant la maturation des céréales, le facteur altitude pourrait permettre une reproduction plus tardive des oiseaux granivores.

Importance des colonies

Nombre de nids

Le nombre moyen de nids par arbre est donné dans l'annexe 5.4. Il peut varier très fort au sein d'une même espèce, ainsi que d'une espèce à l'autre. Par exemple, pour les casuerinas, il a varié entre 4 et 7 nids environ. Pour les eucalyptus, ce nombre était compris grosso modo entre 3 et 17. Pour les pins, cette variation était encore plus forte puisque ce nombre allait de 2 à 54 nids environ. Pour les acacias, le nombre de nids, exprimé par 100 m. de haie, fluctuait entre 200 et plus de 500. Enfin, la densité des nids à l'ha approchait ou dépassait, pour les pins, les 1500 nids. Dans une petite colonie de 0.6 ha, cette densité se chiffrait même à plus de 6000 nids à l'ha. Pour les tamarix, celle-ci allait de 1000 à 4000 nids environ et, dans les secteurs boisés à 100%, pouvait dépasser les 4000.

Tous ces comptages sont cependant entachés d'une certaine erreur. Il est en effet difficile de dénombrer exactement des nids accolés les uns aux autres. De plus, la végétation peut masquer certains nids. Par conséquent, les chiffres mentionnés ci-dessus sont probablement estimés par défaut.

Surface et importance des colonies

La figure 5.3 a présente la distribution des classes de surface des colonies, et la figure 5.3 b celle des classes de leur importance numérique. Dans ces deux cas, les distributions sont bimodales. En ce qui concerne la surface, nous noterons que, dans l'ensemble, les plus grandes colonies sont actives en avril, et que la plus grande colonie observée (n°28) couvrait plus de 10 ha.

Pour le nombre de nids, le premier pic résulte surtout des petites colonies de mai-juin.

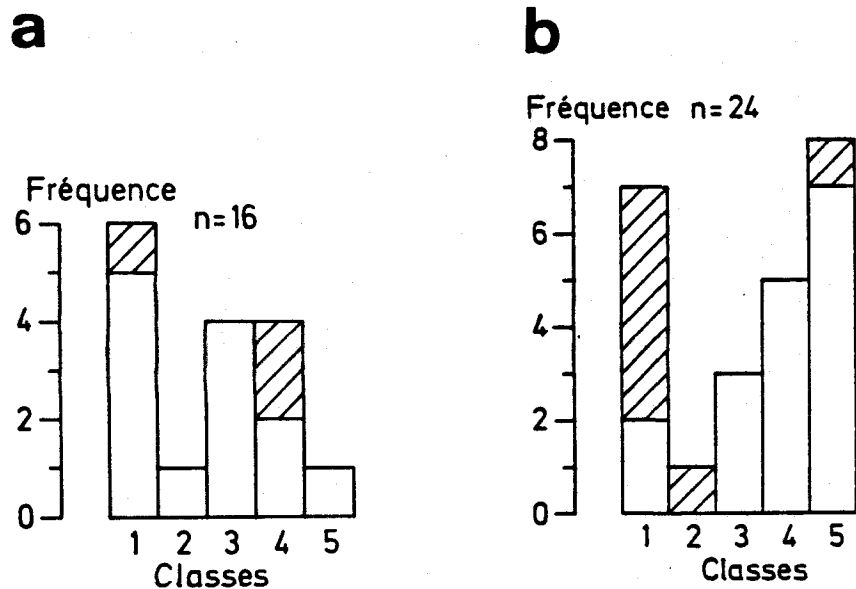


Fig. 5.3 a. Histogramme de fréquence des classes de surface des colonies de moineaux espagnols.
Classes: 1 - 0 à 1 ha, 2 - 1 à 2 ha, 3 - 2 à 4 ha, 4 - 4 à 8 ha, 5 - plus de 8 ha.
En hachuré : colonies de mai ou de juin.

Fig. 5.3 b. Histogramme de fréquence des classes d'importance numérique des colonies de moineaux espagnols.
Classes: 1 - 0 à 500 nids; 2 - 500 à 1000 nids; 3 - 1000 à 2000 nids; 4 - 2000 à 4000 nids; 5 - plus de 4 000 nids
En hachuré : colonies de mai ou de juin.

Enfin, la relation entre la surface des colonies et le nombre de leurs nids (fig. 5.4) suggère que dans les petits boisements, il existe deux types de colonies : un premier où la densité des nids est faible et un second où elle est beaucoup plus forte. Cela tient sans doute à deux facteurs : le volume de la végétation, déterminant le nombre potentiel de sites de nidification, et la date de la reproduction, influençant le nombre de nicheurs (voir plus loin).

Importance des effectifs

Pour l'ouest oranais, zone plus intensivement prospectée et comprenant les colonies n° 1 à 25 et n°60, une estimation de la population de nids est possible à partir des données de l'annexe 5.2. Ainsi, en 1983, pour les premières pontes précoces et tardives, on

aurait un total d'environ 36 860 nids, et pour les pontes ultérieures 1050 nids (3%). Sachant que, dans un sous-échantillon de 12 colonies, il y avait en moyenne 4.2% de nids sans couche interne, et que cette absence atteste probablement celle de la femelle, on peut évaluer la population de femelles adultes à environ 35310 ex. Par conséquent, pour un nombre équivalent de mâles, la population serait estimée à 70 620 individus reproducteurs répartis en 13 colonies.

Variations spatiales des effectifs

Les prospections ont été moins complètes dans l'est oranais que dans l'ouest. Il est dès lors difficile d'établir une comparaison des populations des deux régions. Néanmoins, on peut noter que les deux plus importantes colonies de début mai se trouvaient dans l'est oranais (colonies n° 39 et 40). De plus, au nord de ces deux colonies, aucune ponte de mai ou de juin n'a été trouvée. Ce fait peut être lié à l'aridité plus marquée de cette zone.

Par ailleurs, en comparant la position des colonies relevées en 1977 et 1983, on remarque qu'une vallée, celle de l'oued Médiouni (colonies n° 14, 15 et 60), n'en a plus hébergé en 1983 (fig. 5.1). La raison ne tient pas à un manque de ressources : il y avait en effet un champ d'orge et de l'eau dans l'oued à côté du site n° 60, siège d'une importante colonie en 1977. Par conséquent, il y a eu en 1983 ou diminution globale des effectifs de moineaux dans la zone d'étude, ou redistribution dans des colonies différentes. Sans pouvoir la confirmer, certains résultats plaident cependant en faveur de la seconde hypothèse car, dans la partie échantillonnée de la colonie 46, la densité des nids était en moyenne de 1940 à l'ha en 1977 contre 2775 en 1983 (différence non significative au niveau 0.05; n_1 et $n_2 = 5$; test exact, $P = 0.1$).

Structure des colonies

Distribution des nids

La distribution du nombre des nids par tronçon de haie pour les acacias, par arbre pour les eucalyptus et les pins est illustrée par la figure 5.5. Dans les trois cas, il s'agit d'une distribution en i.

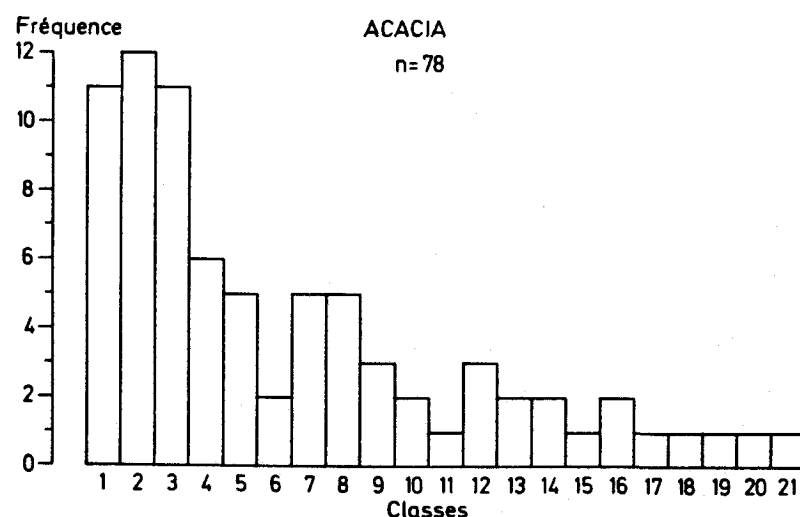


Fig. 5.5. Histogrammes de fréquence du nombre de nids par tronçon de 20 m de haie (Acacia) ou par arbre (Eucalyptus, Pin).
Acacia. Classes : 1 - 1 à 10 nids, 2 - 11 à 20 nids, 3 - 21 à 30 nids, etc...
Eucalyptus et Pin. Classes : 1 - 1 à 2 nids, 2 - 3 à 4 nids, 3 - 5 à 6 nids, etc...

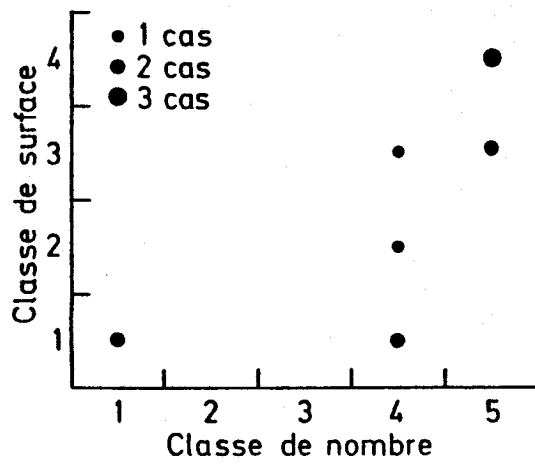


Fig. 5.4. Relation entre la surface des colonies et le nombre de nids.
 (classes de surface, cf. fig. 5.3 a ; classes de nombre, cf. fig. 5.2 b).

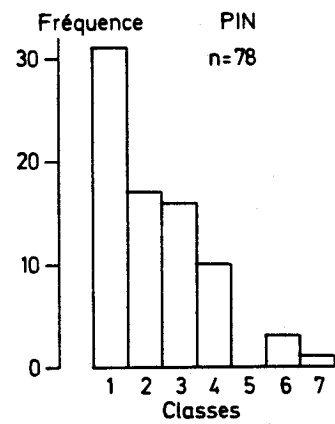
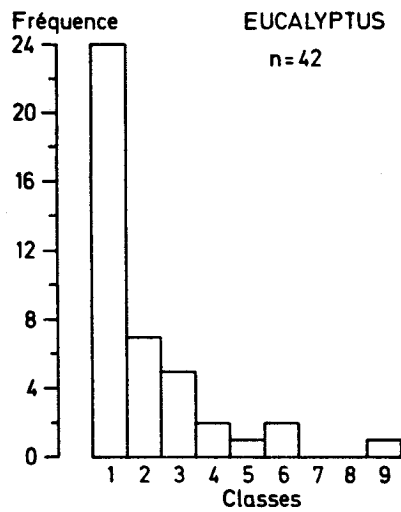


Fig. 5.5 (suite).

of the ... of the ... of the ...
of the ... of the ... of the ...

Densité des nids dans différents secteurs d'une colonie

Au sein d'une colonie, la densité des nids peut être organisée spatialement. Deux exemples vont illustrer ce fait. Le premier concerne une forêt-galerie de tamaris (colonie n°2, première ponte tardive). Sur la figure 5.6, on remarque ainsi un contraste très net et systématique dans le nombre de nids par quadrat selon que ce quadrat se situe d'un côté ou de l'autre du boisement. Ce contraste paraît lié à une différence dans le taux de recouvrement de la strate ligneuse : pour le côté "champ" celui-ci était, en moyenne, de 46%, et pour le côté "colline" de 66%. Cette figure révèle, par ailleurs, un deuxième fait : une très forte concentration de nids dans un seul quadrat (b1).

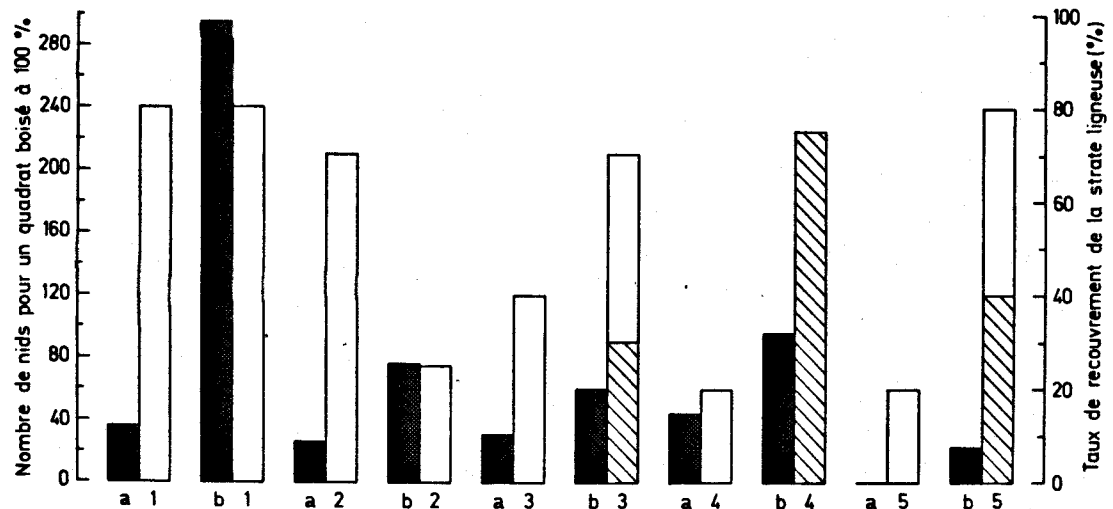


Fig. 5.6. Variation spatiale du nombre de nids et du taux de recouvrement de la strate ligneuse dans une forêt-galerie de tamaris. a - côté "champ", b - côté "colline". 1, 2, ... - premier, deuxième, ...quadrat. En hachuré, % de la superficie du quadrat couverte de tamaris de moins de 3 m de haut.

Quant au second exemple, il a trait à la colonie 25 établie sur trois flots d'acacias (fig. 5.7). Dans ce cas également, chaque flot présente une ou parfois deux zones de plus forte densité de nids. A mon avis, cette hétérogénéité ne peut s'expliquer uniquement par une variation spatiale de la structure de la haie, car les tronçons à forte densité ne semblent pas distribués au hasard. Au contraire, ilsavoisinent les jonctions de deux variétés de céréales.

Relation entre la taille de ponte et la situation du nid

L'examen de l'organisation spatiale des colonies peut être poursuivi au niveau du contenu des nids. Plus concrètement, on peut, par exemple, poser la question suivante : la taille de ponte est-elle identique au centre et à la périphérie d'une colonie ? Dans les colonies 2 et 46, cette hypothèse a été testée en comparant la taille moyenne de ponte des nids latéraux à celle des nids centraux.

Pour la colonie 2, cette taille était significativement plus grande ($P < 0.05$, test des médianes) dans les rangées latérales ($\bar{x} = 4.82$, $s = 0.64$, $n = 17$) que dans la rangée centrale ($\bar{x} = 4.32$, $s = 0.82$, $n = 19$). Au préalable, et pour réunir en un seul échantillon les données des deux rangées latérales, je m'étais évidemment assuré qu'il n'y avait pas de différence significative entre elles.

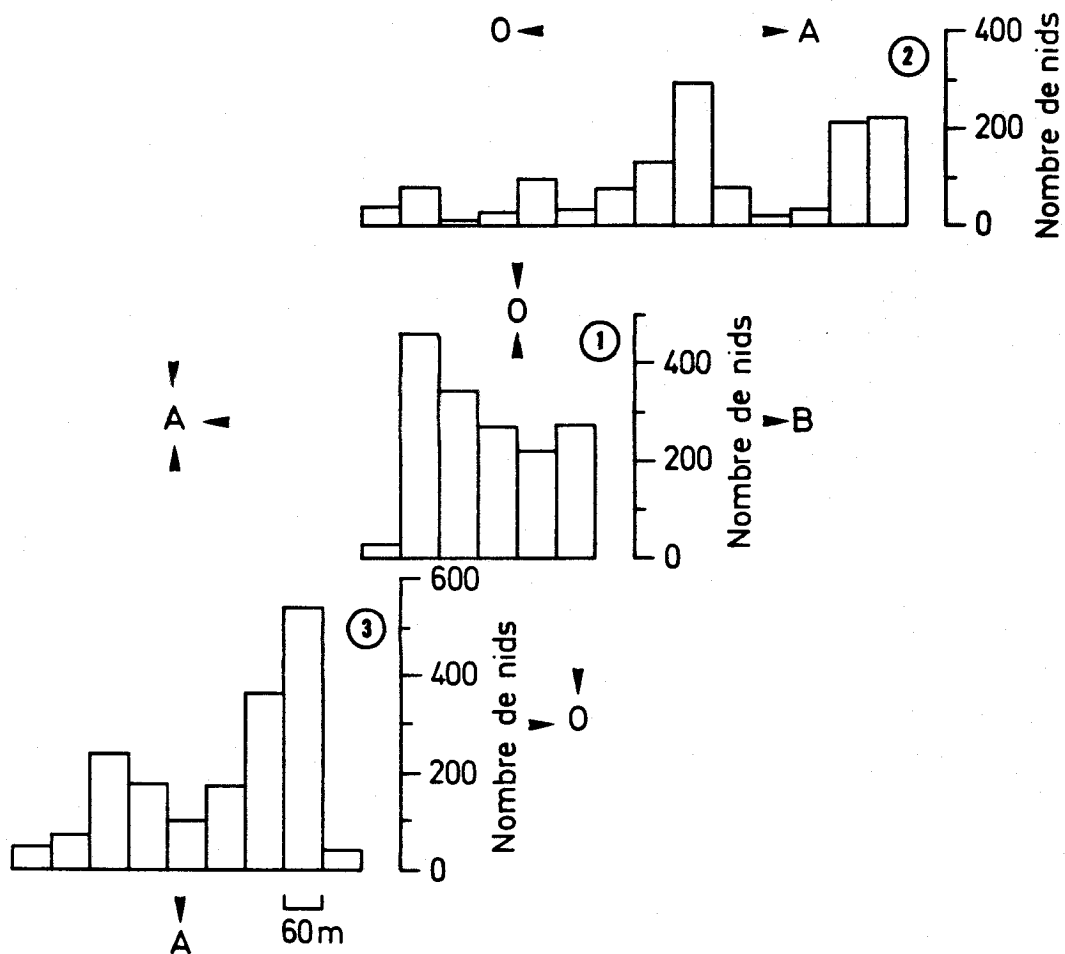


Fig. 5.7. Variation spatiale du nombre de nids dans trois îlots d'une colonie de moineaux espagnols. Emblavures entourant les trois îlots d'acacias : A - avoine, B - blé, O - orge.

La hauteur du nid par rapport au sol est un autre facteur auquel la taille de ponte peut être liée. Ainsi, dans la colonie 2, une différence significative ($P < 0.05$, test des médianes) a été notée entre la taille moyenne de ponte des premiers nids visités ($\bar{x} = 4.33$, $s = 0.91$, $n = 18$) et celle de ceux qui les surplombaient ($\bar{x} = 4.78$, $s = 0.55$, $n = 18$). De même, dans la colonie 46, la fréquence de pontes de 5 ou 6 oeufs était plus élevée dans les nids situés à au moins 5 m de haut que dans ceux placés à 4 m ou moins ($\chi^2 = 3.92$, $P < 0.05$).

Dynamique de la reproduction

=====

Chronologie de la reproduction

Un premier examen des figures 5.8 et 5.9 nous révèle l'existence d'un synchronisme régional dans la reproduction des colonies de moineaux espagnols. Ce synchronisme caractérise autant les premières pontes que les suivantes.

En 1977, la saison de reproduction comportait quatre périodes de ponte :

- une première, dans les deux premières décades d'avril;
- une deuxième, dans la première quinzaine de mai;
- une troisième, vers le 25 mai;
- une quatrième, enfin, dans la première décade de juin.

En 1983, cette saison en avait trois :

- une première présentant deux pics, un premier correspondant à des premières pontes précoces, centré sur la première décade d'avril, et un second plus modeste, lié à des premières pontes tardives, à la fin de la deuxième décade d'avril;
- une deuxième dans la première décade de mai;
- une troisième, à la fin de la première quinzaine de juin.

De plus, en 1977 comme en 1983, le maximum des premières pontes est apparu à la fin de la première décade d'avril. Dans l'ensemble, pour les autres périodes de ponte, la coïncidence interannuelle est moins bonne. Elle reste cependant notable, surtout pour la période de début mai, et cela en dépit du fait que les zones prospectées en 1977 et 1983 n'étaient pas exactement comparables, le sud-ouest oranais n'ayant pas été visité en 1983.

Par ailleurs, puisque les pontes d'avril correspondent à des premières pontes, celles des cycles suivants - sauf celles de début mai pouvant être des premières pontes très tardives - sont des deuxièmes ou des pontes de remplacement, puis peut-être des troisièmes.

Dans certains cas, la connaissance de la durée du cycle de reproduction permet de séparer les deuxièmes pontes de celles de remplacement. Chez le moineau espagnol, ce cycle dure environ 35 jours, c'est-à-dire, du début de la ponte à l'envol des jeunes, environ 28 jours (voir quatrième partie), plus, pour l'élevage des jeunes hors du nid, probablement un minimum d'une semaine. Par conséquent, en 1977, et dans la colonie 5 par exemple, les pontes qui surviennent début mai ne peuvent être le fait d'oiseaux ayant réussi une première ponte, l'intervalle de temps entre les deux périodes de ponte

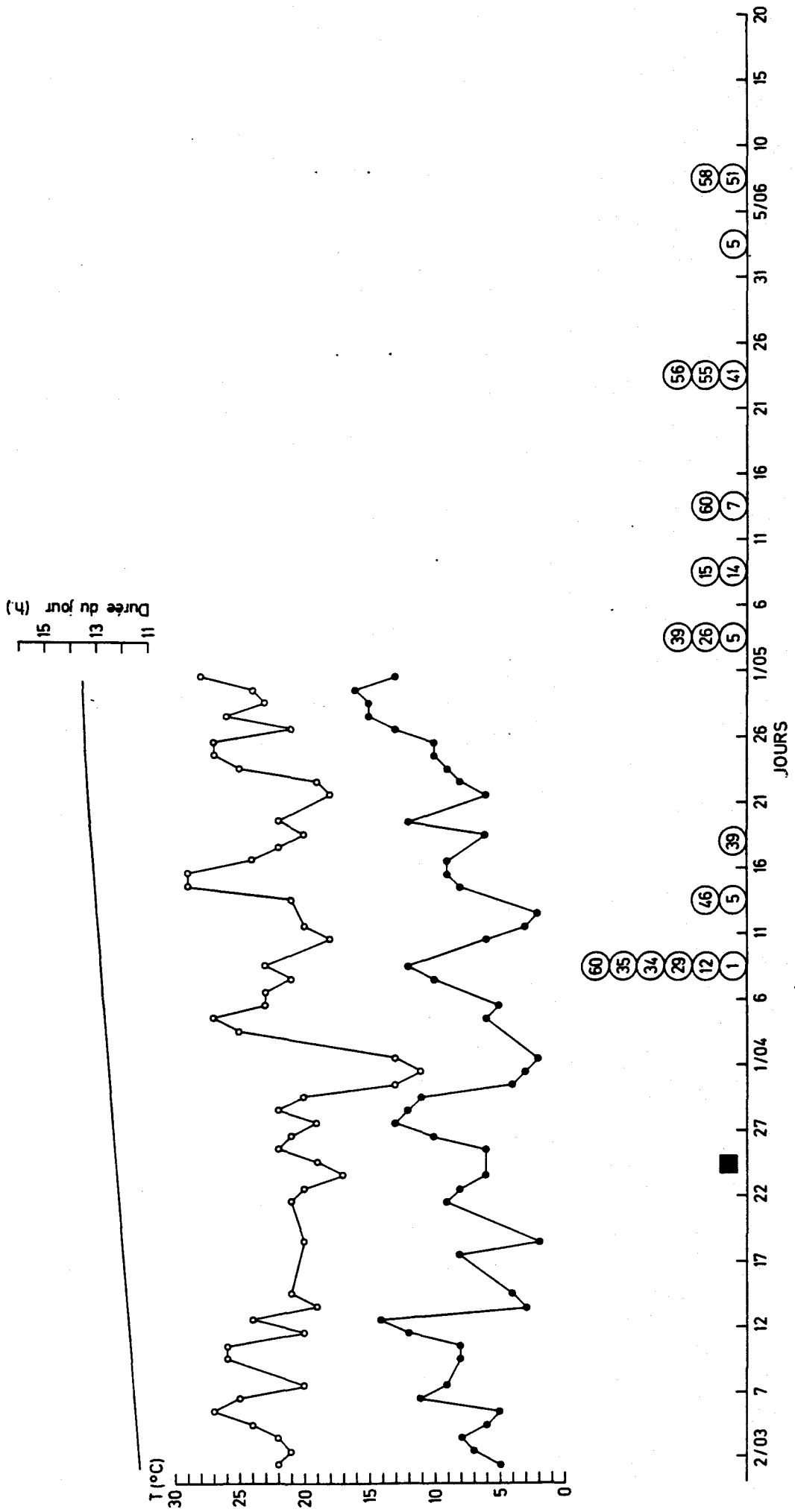
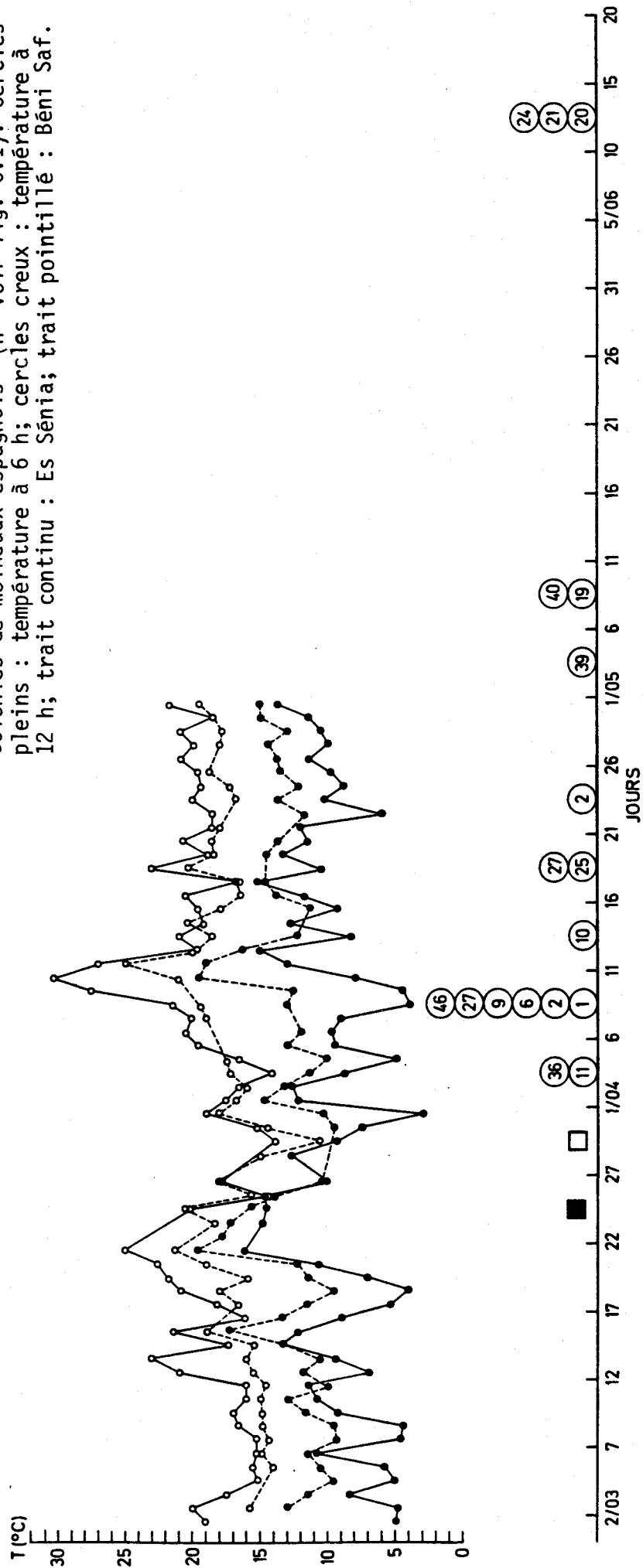


Fig. 5.8. Périodes de ponte (premier oeuf) des moineaux en relation avec la température journalière et la durée du jour (Oranie, 1977). Carré plein : colonies de moineaux domestiques de Misserghin; cercles numérotés : colonies de moineaux espagnols (n^{os} voir fig. 5.1). Cercles pleins : température à 6h; cercles creux : température à 12 h (Es Sénia).

Fig. 5.9. Périodes de ponte (premier oeuf) des moineaux en relation avec la température journalière (Oranie, 1983).
 Carrés : colonies de moineaux domestiques; carré plein : Misserghin (station de la Protection des végétaux); carré creux : route Misserghin - Es Sénia; cercles numérotés : colonies de moineaux espagnols (n^{os} voir fig. 5.1). Cercles pleins : température à 6 h; cercles creux : température à 12 h; trait continu : Es Sénia; trait pointillé : Béni Saf.



étant trop court. Par contre, cette année-là, cela est possible pour la colonie 60, où les pontes de mai débutent plus tard. Enfin, les nids de juin 1983 ont pu contenir des oeufs de troisième ponte. Pour prouver ce dernier point, la connaissance de l'histoire individuelle des nicheurs est nécessaire. Mais celle-ci est difficile à suivre car, en mai ou en juin, certaines colonies s'installent dans des endroits non utilisés en avril pour la nidification. En 1977, il en fut ainsi par exemple pour la colonie 7, et, en 1983, pour les colonies 19, 20, 21, 24, 40 et probablement 39.

Les figures 5.8 et 5.9 apportent encore d'autres informations. Ainsi, chez le moineau espagnol, le pic des premières pontes est survenu en 1983 au moment d'une forte hausse de la température ambiante, et en 1977 quelques jours après celle-ci. De plus, la reproduction de cet oiseau semble avoir été précoce ces deux années-là, car en 1976, par exemple, le début de la ponte n'avait pas été noté avant le 20 avril dans les colonies 1, 35, 36 et 46.

Enfin, ajoutons encore qu'en milieu habité, le moineau domestique, en 1977 comme en 1983, a commencé à pondre une douzaine de jours au moins avant son congénère (pour d'autres comparaisons interspécifiques, voir quatrième partie).

Succès de la reproduction

Taille des pontes

Le nombre moyen d'oeufs pondus par nid est indiqué pour 1977 dans le tableau 5.4, et pour 1983 dans le tableau 5.5.

En 1977, la taille moyenne de ponte a varié de 4.19 à 4.65, et, en 1983, de 4.56 à 4.79. Ces résultats suggèrent ainsi une variation interannuelle de ce paramètre. De plus, ce dernier varie au cours du printemps : chaque année, il a atteint son maximum en mai avec les deuxièmes pontes.

Succès à l'éclosion

Le nombre moyen d'oeufs éclos a été calculé pour quelques colonies régulièrement prospectées. Les résultats de ces observations ont été repris dans la quatrième partie de ce travail.

Succès à l'envol

Respectivement pour 1977 et 1983, les tableaux 5.4 et 5.5 nous donnent le nombre moyen de jeunes à l'envol par nid réussi, c'est-à-dire produisant au moins un jeune. En 1977, celui-ci a varié entre 1.53 et 2.55, et en 1983, entre 1.22 et 3.13. En 1977, comme en 1983, ce sont les premières pontes tardives qui ont fourni le plus petit nombre de jeunes à l'envol. De plus, chacune de ces années, les deuxièmes pontes réussies ont produit plus de deux jeunes.

A ces résultats, il convient d'ajouter que les différences observées entre colonies au moment de l'envol existent déjà plusieurs jours auparavant (tableau 5.6).

Quant au pourcentage de nids réussis, il varie aussi très fortement d'une colonie à l'autre (tableau 5.7.). Dans le meilleur des cas (colonie 9), il a atteint 80%. Sa limite inférieure est par contre plus difficile à préciser: il n'est pas prouvé qu'elle soit inférieure à 50%, car une partie des nids contenant des crottes a

sans doute produit des jeunes à l'envol. De plus, certains nids vides n'ont probablement jamais reçu de ponte. Par surestimation du nombre de pontes perdues, le pourcentage de nids réussis est dès lors sous-estimé.

Causes d'échecs

Ayant déjà abordé, dans la quatrième partie de ce travail, les causes d'échecs de la reproduction, je me limiterai ici à fournir un complément d'informations.

Colonies abandonnées

Jusqu'à présent, pendant la ponte ou à un stade ultérieur de la nidification, aucune colonie totalement abandonnée n'a été trouvée. Pendant la construction des nids, en revanche, cet abandon peut se produire : en 1976, je l'ai observé une fois dans la vallée de l'oued Atchane. Dans ce dernier cas, les nids n'étaient encore qu'ébauchés.

Cependant, dans chaque colonie, un certain nombre de pontes peut être abandonné.

Pontes abandonnées

En 1983, il y avait, respectivement, 2,08%, 0%, 8.8% de pontes abandonnées dans les colonies 6, 9 et 25, actives en avril, et 0%, 0%, 18.5%, 3.6% dans les colonies 2, 5, 19 et 39-40, actives en mai.

Oeufs non éclos

En 1983, les couvées comportaient respectivement 6.4%, 4.4% et 13.3% d'oeufs perdus (pontes abandonnées, oeufs stériles ou contenant un embryon mort) dans les colonies 25, 2 et 19. Dans cette dernière colonie, la perte d'oeufs par abandon de ponte est probablement le résultat d'un dérangement des nicheurs.

Destructions par l'homme

Le dénichage ne touche souvent qu'un petit nombre de nids, car beaucoup de ceux-ci sont trop haut placés pour être facilement atteints. Cependant, en mai 1983, la petite colonie 19 a fait l'objet d'un dénichage partiel : 19% des nids y furent détruits pendant l'incubation et 15% pendant l'élevage.

Colonie arboricole de moineaux domestiques

En 1976 et en 1983, la colonie de ME occupait 1800 m environ d'alignements de faux-poivriers *Schinus molle*. En 1976, dans un échantillon de 46 arbres, il y avait, en moyenne, 1.24 nids par arbre. En 1983, cette colonie comptait 120 nids répartis dans 87 arbres, soit, en moyenne 1.38 nid par arbre. Cette même année, occupant 1500 m environ d'une haie d'acacia, à 5 kilomètres de ME, la colonie 25 de m. espagnol comportait 4 678 nids; elle était donc près de 40 fois plus importante que celle de son congénère.

En 1976, à ME la ponte débuta vers le 18 avril, soit 13 jours plus tard que dans la colonie de Misserghin. En 1983, ce début eut lieu vers le 31 mars, soit au moins 5 jours plus tard qu'à Misserghin.

A ME, la colonie a été en activité durant plusieurs mois : au minimum en 1976, de mi-avril à mi-juillet et, en 1983, de fin mars à mi-juin.

En 1976, entre le 16 avril et le 15 mai, la taille des pontes à ME ($\bar{x} = 5.18$, $s = 0.77$, $n = 35$) était plus élevée qu'à Misserghin ($\bar{x} = 4.77$, $s = 0.77$, $n = 35$). Entre le 16 mai et le 15 juin, par contre, la différence était plus faible et non significative (à ME, $\bar{x} = 4.92$, $s = 1.24$, $n = 12$ et, à Misserghin, $\bar{x} = 4.97$, $s = 0.85$, $n = 37$).

En 1983, la première ponte de m. domestique à ME ($\bar{x} = 5.23$, $s = 1.15$, $n = 22$) était, en moyenne, plus grande que celle du m. espagnol (colonie 25, $\bar{x} = 4.79$, $s = 0.65$ et $n = 33$). Cette différence, toutefois, n'était pas significative.

DISCUSSION

Caractères des colonies

Les observations de Bachkiroff (1953) au Maroc, celles de Bortoli (1969) en Tunisie, et celles présentées dans cette étude pour l'ouest algérien montrent que les moineaux espagnols peuvent installer leurs colonies sur des végétaux très variés. De plus, Mirza (1974) en Lybie, ainsi que Sacarrão et Soares (1975) au Portugal, indiquent que ces moineaux utilisent aussi les bâtiments pour nicher. Les caractéristiques physiques du support du nid sont donc plus importantes que sa nature. De l'examen de ces caractéristiques, il ressort qu'une formation végétale sera d'autant plus attractive pour ces oiseaux que ses éléments seront grands, en rangs serrés et dotés de rameaux nombreux. C'est aussi la conclusion de Bachkiroff (1953). Pour que l'attraction d'un tel milieu puisse se concrétiser, il faut encore qu'il se situe à proximité de cultures de céréales. Ce fait est également souligné par Gavrilov (1963). L'eau peut, par contre, se trouver à plus grande distance, tout au moins en avril-mai.

L'attraction d'une forte densité de rameaux tient sans doute à deux raisons : un tel support offre à la fois la garantie d'un bon arrimage des nids et, comme Schulze-Hagen (1984) l'a montré chez *Acrocephalus palustris*, une protection contre la prédation.

Par ailleurs, ajoutons encore qu'en Oranie, le moineau espagnol ne paraît pas saturer ses sites de nidification car, dans de nombreuses colonies, une partie du boisement reste inutilisée. De plus, en avril-mai, cet oiseau dispose d'une nourriture végétale surabondante.

Structure des colonies

Dans une colonie de moineaux espagnols, les zones de forte densité de nids ne semblent pas distribuées au hasard. Elles paraissent au contraire liées à la fois à la physionomie du support des nids et à un environnement diversifié en ressources végétales. Les moineaux pourraient ainsi optimiser leur protection contre les prédateurs et disposer continuellement d'une nourriture végétale attractive, la maturation des différentes céréales n'étant pas synchrone.

L'organisation des colonies se manifeste aussi au niveau de la taille des pontes : celle-ci est plus basse au centre et dans la strate inférieure d'une colonie. L'étalement des arrivées de nicheurs peut expliquer une telle structure. En effet, comme nous l'avons vu dans la quatrième partie, la taille moyenne de ponte augmente d'avril à mai. Les arrivants plus tardifs peuvent ainsi, en s'établissant dans les zones périphériques, donner des couvées plus importantes.

Reproduction sédentaire et itinérante

En Oranie, la formation de nouvelles colonies a été notée en mai et en juin. Dans le nord de la Tunisie, elle a déjà été signalée en juin (Bortoli, 1969). Pour Bortoli, elle résulterait d'une reproduction plus tardive des oiseaux de première année. Chez le moineau domestique, dans deux colonies étudiées, Summers-Smith (1963) a en effet montré qu'il en va bien ainsi, les oiseaux de cette classe d'âge commençant à pondre, en moyenne, 18.5 jours plus tard que leurs aînés. Concernant l'Oranie, cette explication pourrait par exemple être appliquée à la colonie 39 où il y eut en 1977 deux vagues de ponte à 14 jours d'intervalle environ. Cette même année, par contre, le cas de la colonie 7 mérite probablement une autre explication. Pour cela, il faut tout d'abord préciser que la ponte a démarré le 14 mai, et que, dans la même vallée, l'envol des jeunes débutait, dans les colonies 1 et 12, vers le 4-5 mai. Ces deux dernières colonies étant abandonnées après un premier cycle de reproduction, une part de leurs effectifs - plus particulièrement des couples ayant raté leur première couvée - a pu fonder la colonie 7. Il s'agirait dès lors d'un cas de reproduction itinérante. Un tel comportement permettrait une exploitation optimale des ressources abondantes mais irrégulièrement distribuées, comme le sont les champs de céréales. Ce mode de reproduction n'exclut cependant pas la possibilité d'une nidification sédentaire : en 1977, la colonie 5, par exemple, est restée active d'avril à juin. A ma connaissance, le mode de reproduction itinérante est fort rare chez les oiseaux. Cependant, il a déjà été observé chez plusieurs espèces granivores. Dans les populations équatoriales de Quelea quelea, par exemple, ce caractère semble particulièrement marqué : des couvées successives sont apparemment élevées dans des colonies distantes parfois de plusieurs centaines de kilomètres (Ward, 1971). Par contre, aux U.S.A., le cas d'Agelaius tricolor est probablement plus proche de celui du moineau espagnol, car les déplacements de cette espèce américaine s'effectuent sur des distances restreintes (Orians, 1960, in Wiens et Johnston, 1977)

mesure, on trouve aussi cette forme de reproduction, chez le beccroisé des sapins et chez le sizerin flammé (Peiponen, 1957)

Chez le moineau espagnol, les distances entre colonies de cycles successifs ne paraissent pas dépasser quelques kilomètres. Cependant, certains oiseaux pourraient faire de plus longs trajets, s'ils passent d'une région à l'autre. Dans des conditions écologiques défavorables, les moineaux espagnols semblent en effet capables de déplacements interrégionaux (Bachkiroff, 1953).

Succès de la reproduction

Taille de ponte

Pour la Tunisie, Bortoli (1969) nous donne deux valeurs moyennes de ce paramètre : 4.29 pour une colonie d'avril, et 4.50 pour une de mai. Au Kazakhstan, Gavrilov (1963) en fournit trois pour trois années successives : 4.37, 4.51 et 4.48. Ces résultats cadrent bien avec ceux d'Oranie, obtenus en 1977.

En 1983, comme nous l'avons vu, les moineaux avaient produit des pontes en moyenne un peu plus importantes. Un meilleur approvisionnement en protéines en a peut-être été responsable. En effet, durant la ponte, un apport protéinique suffisamment élevé pourrait permettre à tous les follicules en développement de produire des oeufs (Wiens et Johnston, 1977). Cette interprétation est-elle applicable au cas du moineau espagnol ? Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut l'affirmer, mais seulement constater que, face à une nourriture surabondante, les réponses reproductives des espèces du genre Passer sont très variables. En effet, selon Anderson (1977), dans une telle situation, la taille de ponte du moineau friquet augmente tandis que celle du moineau domestique ne change pas de manière significative.

Oeufs non éclos

En Oranie, le pourcentage d'oeufs perdus est apparemment fort semblable à celui observé au Kazakhstan (Gavrilov, 1963), où, pour trois années successives, il valait respectivement 5.1 %, 4.1 % et 8.7 %.

Succès à l'envol

En Tunisie, Bortoli (1969) a relevé une production moyenne de 2.76 et de 2.18 jeunes par nid réussi, respectivement pour une première et pour une deuxième ponte. Ayant été obtenus un certain temps avant l'envol, ses résultats sont probablement un peu surestimés. Pour Gavrilov (1963), cette production a été, au Kazakhstan et au cours de trois ans d'étude, de 2.34, 2.54 et 2.81. En Oranie, mes résultats s'inscrivent dans une fourchette plus large, sans doute parce que le nombre de colonies visitées est plus important. De plus, ils indiquent que le bilan de la reproduction peut fortement varier d'une colonie à l'autre. Ainsi, en certains endroits, la production de jeunes par nid a été supérieure à 3, tandis que dans d'autres, elle était apparemment inférieure à 1.5. Comme nous l'avons vu, cette forte variation concerne aussi le pourcentage de nids réussis.

Il y a toutefois lieu de noter qu'au moment de l'envol, l'inventaire du contenu des nids présente certains risques d'erreurs. Du fait de l'étalement des éclosions, certains jeunes sont plus développés que d'autres et peuvent quitter le nid en premier. Lors d'une

visite tardive, ils risquent donc de ne pas être comptabilisés. Cela conduira à une sous-estimation de la production de jeunes. En revanche, une visite précoce présente le défaut inverse. En effet, dans ce cas, on risque de prendre en compte un certain nombre de jeunes qui mourront encore avant l'envol. La balance entre ces deux erreurs est probablement fonction des ressources alimentaires régnant en fin d'élevage. Durant cette période, dans quelques colonies, le taux de mortalité journalière des jeunes a pu être estimé entre 5 et 9% environ. Une avance ou un retard d'une journée de la date d'inventaire aurait donc, théoriquement, accru ou diminué dans les mêmes proportions les résultats des comptages. Cependant, les erreurs méthodologiques n'expliquent pas à elles seules les différences observées car, nous l'avons vu, celles-ci existent déjà quelques jours avant le début des envols.

Dès lors, ces différences sont-elles liées à la densité des colonies, à l'âge des nicheurs, à la date de nidification ? Les données actuellement disponibles ne permettent pas de pousser l'analyse jusque-là. Nous noterons seulement que, dans le plus faible succès des nichées (premières pontes tardives, site 39-40), l'âge peut être impliqué. Chez le moineau domestique, en effet, les résultats de Seel (1968a et 1968b) suggèrent que des oiseaux de première année tendent à nicher plus tard et à avoir des pontes en moyenne plus petites. Chez la mésange charbonnière, il en va de même (Perrins et Moss, 1974). De plus, dans ce cas, un plus faible succès de la nidification des oiseaux d'un an a été mis en évidence.

Colonies arboricoles de moineaux domestiques et colonies de moineaux espagnols

Par la faible densité de ses nids, la longue durée d'occupation du site, les colonies arboricoles de moineaux domestiques ressemblent à celles que cette espèce installe sur les bâtiments (Pineau et Giraud-Audine, 1977 ; Escobar et Gil-Delgado, 1984 ; cette étude). Dans les colonies à découvert, la densité des nids de ce moineau évoque aussi celle de *Passer luteus*, une espèce non commensale (Morel, 1976). Le mode de dispersion des nids de notre moineau n'est donc probablement pas une conséquence de son anthropophilie.

D'autre part, la nidification à l'air libre de cette espèce n'est pas propre à la région méditerranéenne. Dans les régions de cultures céréalières et betteravières intensives de Wallonie, il y a souvent de petites colonies le long des routes (van der Elst, 1981). En Amérique du Nord, des colonies à découvert existent aussi : même à la latitude de 51° N, elles peuvent avoir l'importance de celle observée en Oranie (Mc Gillivray, 1981).

Dans ce type de colonie, comme dans celles de moineaux espagnols, le début de la ponte est plus tardif que dans les colonies anthropophiles. Dans les deux cas, ce caractère est probablement lié à des facteurs d'habitat. Mais là s'arrête l'analogie, car, à l'exception de ce caractère et d'une plus grande perte de couvées chez les nicheurs arboricoles (Escobar et Gil-Delgado, 1984), la stratégie du moineau domestique ne semble pas fondamentalement changer d'un habitat à l'autre.

Dans la colonie arboricole étudiée en Oranie, la fécondité semble forte. Cependant, on ne peut pas encore parler d'une augmentation du paramètre ~~malthusien~~ r . Dans un même type d'habitat, la taille moyenne de ponte peut, en effet, varier significativement entre différentes colonies (Murphy, 1978). Les valeurs de ce paramètre sont, par ailleurs, fort comparables à celles observées en Espagne (Escobar et Gil-Delgado, 1984). Les valeurs d'Oranie, comme celles d'Espagne, ne s'accordent donc pas avec l'hypothèse de Lack (1954) selon laquelle la taille de ponte diminue aux basses latitudes. Celles-ci sont, en effet, supérieures aux valeurs anglaises (Seel, 1968 a) et polonaises (Pinowski et Wieloch, 1973). L'explication de cette discordance demandera sans doute une étude approfondie des ressources disponibles et accessibles aux moineaux ainsi qu'une analyse des différentes causes de mortalité, en particulier de la prédation.

Les colonies arboricoles offrent, par ailleurs, au moineau domestique deux avantages non négligeables. Elles permettent à l'espèce d'exploiter un plus grand nombre de biotopes et d'accroître ainsi ses effectifs. D'autre part, elles contribuent sans doute aussi au maintien d'une variation génétique importante, favorable à l'adaptabilité de l'espèce.

Le moineau espagnol, de son côté, n'a pas que des colonies à découvert. En Lybie (Mirza, 1974), ainsi qu'au Portugal (Sacarrão, 1973), il niche aussi dans les cavités des bâtiments. Cela lui permet de copier le comportement du moineau domestique. Près de l'homme, en effet, sa période de nidification est particulièrement longue : de début mars à août, en Lybie (Mirza, 1974) et, apparemment, de mars à au moins juillet, au Portugal (Sacarrão et Soares, 1975). A l'instar de son congénère, le moineau espagnol est donc aussi capable d'une très grande souplesse d'adaptation.

CONCLUSION

Pour le moineau espagnol, il est encore impossible d'établir un bilan précis du nombre de jeunes annuellement produit par région. Pour atteindre cet objectif, il serait nécessaire de suivre un plus grand nombre de colonies, de les visiter, en fin d'élevage, à plusieurs reprises et à des dates suffisamment rapprochées. Vu les difficultés d'accès aux nids - hauteur du support, végétation épineuse dans certains cas - et le synchronisme de la reproduction, de telles recherches nécessiteront une équipe de plusieurs personnes, ainsi que l'amélioration des méthodes d'échantillonnage.

Enfin, d'autres problèmes non moins complexes sont à clarifier. Il s'agit notamment du taux de mortalité des jeunes après l'envol, de la longévité des adultes, des variations saisonnières et annuelles de la distribution des nicheurs et de l'importance de leurs effectifs. Comme l'a déjà souligné Bortoli (1969), la connaissance de tous ces paramètres est indispensable pour mieux comprendre la dynamique des populations de cet oiseau.

Tableau 5.4 : Taille moyenne des couvées et nombre de jeunes produit chez le moineau espagnol (1977).

N° de la colonie et type de ponte (a)	Oeufs / nid						Jeunes / nid						
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
	$\bar{x} \pm s (n)$ (b)						$\bar{x} \pm s (n)$ (c)						
1 / P1			2	13	15		12	10	8	1			1.94 + 0.89 (31)
12 / P1							13	18	17	5			2.26 + 0.94 (53)
46 / P1	1	4	4	25	12	1	11	19	8				1.92 + 0.71 (38)
39 / T1			5	10	29	9	8	9	23	11	1		1.53 + 0.51 (17)
7 / P2	2						9	27					2.55 + 0.95 (71)

Grande colonie
 = 1200 nids (Moyenne)
 = Grande colonie.
 = Grande "
 = Moyenne (1000 nids)

- (a) - P1 (T1) première ponte précoce (tardive); P2 - deuxième ponte précoce ou ponte de remplacement.
 (b) - moyenne + écart-type (taille de l'échantillon).
 (c) - sous-échantillon des couvées proches de l'envol uniquement.

Tableau 5.5 : Taille moyenne des couvées et nombre de jeunes produit chez le moineau espagnol (1983).

N° de la colonie et type de ponte (a)	Oeufs / nid						Jeunes / nid					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	
	$\bar{x} \pm s(n)$ (b)						$\bar{x} \pm s(n)$ (c)					
6 / P1		2	2	5	23	2		4	7	4	1	3.13 + 0.89 (16)
9 / P1			2	11	17	3		4	2	4	1	2.10 ± 1.10 (10)
2 / P1			2	19	26	2		5	6	1	1	1.85 + 0.90 (13)
46 / P1			2	7	8	1		5	8	2		1.80 + 0.68 (15)
5 / P1			1	8	21	3		5	2	2		1.29 + 0.49 (7)
25 / T1		1	2	19	36	2		15	2	1	1	1.22 + 0.55 (18)
2 / T1								4	4	1	1	2.18 + 1.33 (11)
5 / T1												
39+40 / T1				3	22	3						
19 / P2												

→ 2820 nids.
 = 1.645 nids (≈ 1/16th)
 → 4678 nids
 = 4860 nids
 = 2.280 nids
 = 10.000
 = 436 nids

(d) valeur min. La valeur max. est de : 2.30 ± 0.95 (cf. page 103)

(a) (b) - voir tableau 5.4.
 (c) - colonie visitée un peu après le début des éclosions.

Tableau 5.6 : Diminution du nombre de jeunes moineaux espagnols à la fin de la période d'élevage.

N° de la colonie	Avant dernière visite	$\bar{x} \pm s(n)^{(a)}$	Dernière visite	$\bar{x} \pm s(n)$	Diminution journalière (en %)
1977					
7	7 juin	3.25 \pm 1.04(8)	11 juin	2.63 \pm 1.06(8)	4.8
1983					
25	11 mai	2.33 \pm 0.98(12)	15 mai	1.85 \pm 0.90(13)	5.2
19	1 juin	3.36 \pm 1.43(11)	5 juin	2.18 \pm 1.33(11)	8.8

(a) - moyenne \pm écart-type (taille de l'échantillon)

Remarque : pour la colonie n° 7, les deux visites concernent les mêmes nids.

Tableau 5.7 : Etat des colonies de moineaux espagnols au moment de l'inventaire.

N° de la colonie et type de ponte (a)	Nombre de nids visités	% Nids A	% Nids B	% Nids avec crottes	% Nids sans crottes (b)
1977					
1 / P1	78	39.7	3.8	5.1	51.3
12 / P1	99	53.5	2.0	20.2	24.0
46 / P1	68	55.9		10.3	33.8
39 / T1	70	24.3	31.4	5.7	38.6
7 / P2	100	71.0		9.0	20.0
1983					
9 / P1	20	80.0	5.0		15.0
25 / P1	34	38.2		20.6	41.2
2 / T1	30	50.0		16.7	33.3
5 / T1	39	18.0		41.0	41.0
39+40/ T1	55	32.7		25.5	41.8
19 / P2	27	41.0		11.1	48.2

A - nids avec poussins proches de l'envol.

B - nids avec poussins plus jeunes qu'en A (1 et 39), ou avec des oeufs chauds (12 et 9).

(a) - voir tableau 5.4.

(b) - Ces nids peuvent être vides ou contenir des oeufs non éclos, ainsi que des poussins morts.

SIXIEME PARTIE

BUDGETS D'ACTIVITE ET BILANS ENERGETIQUES DANS UNE COLONIE DE MOINEAUX ESPAGNOLS. INFLUENCE DU VENT SUR LE SUCCES DE LA REPRODUCTION

Combien d'énergie une population de moineaux espagnols requiert-elle pour se maintenir et se reproduire dans un milieu donné ? Une réponse à cette question est évidemment nécessaire pour clarifier son rôle dans le fonctionnement de l'écosystème. Lorsqu'il s'agit d'un oiseau fortement granivore à l'état adulte (voir troisième partie), capable de former de grandes colonies de reproduction (voir cinquième partie), l'intérêt théorique du problème se double d'un aspect pratique certain : les pertes en grains peuvent, en effet, être importantes dans les parcelles environnant les colonies (voir deuxième partie). Le régime alimentaire des poussins étant davantage insectivore, il importe, dans une analyse coût-bénéfice, d'en tenir compte et, dès lors, d'évaluer les besoins énergétiques par classe d'âge.

Pour résoudre ces problèmes, il est par conséquent nécessaire de quantifier les besoins énergétiques à l'échelle des individus, de connaître l'efficacité de leur conversion alimentaire, d'évaluer la composition de la population, ainsi que l'importance et la dynamique de ses effectifs (Wiens et Dyer, 1977). En liant ces besoins aux ressources exploitées, l'impact des moineaux sur les cultures pourra être mieux appréhendé.

A l'échelon individuel, la mesure des besoins énergétiques passe, par exemple, par celle du temps alloué aux différentes activités (Kendeigh et al., 1977). Au préalable, celles-ci seront donc examinées sous cet angle. Mise au point chez le moineau domestique (Blem, 1975; Kendeigh et al., 1977), une série d'équations permettra ensuite d'évaluer leur coût énergétique.

Dans la colonie étudiée, le vent a parfois fortement perturbé le vol des adultes. L'incidence de ce facteur climatique sur le succès des nichées retiendra donc aussi notre attention.

SITE D'ETUDE

La colonie étudiée dès le 15 avril 1983, en début de nidification, se situait dans la plaine d'Es Sénia (35° 36' N, 0° 40' W, altitude 100 m), à 8 km au sud d'Oran. Les nids se répartissaient essentiellement dans trois haies d'Acacia sp. et accessoirement dans quelques jujubiers Ziziphus lotus et quelques oliviers Olea europaea (fig.6.1). Au voisinage de ces haies, les moineaux disposaient

d'emblavures d'avoine, de blé et d'orge, l'avoine ayant la maturation la plus précoce et le blé, la plus tardive. Ces champs de céréales, et plus particulièrement ceux d'avoine, comportaient de nombreuses plantes adventices. Pour boire, les moineaux devaient gagner les cultures maraîchères irriguées, l'eau du grand lac, au sud de la colonie, étant salée.

Du point de vue climatique, le printemps 1983 s'est caractérisé par des précipitations très faibles : 1.3 mm pour le mois d'avril et 5.0 mm pour celui de mai. Par contre, sa température moyenne, 15.3 °C pour avril et 17.7 °C pour mai, fut normale. Enfin, la première quinzaine de mai a connu plusieurs jours très venteux.

MATERIEL ET METHODES

Population étudiée

Les adultes

L'importance de la population adulte a été estimée à partir du décompte des nids de la colonie.

Durant la construction des nids et l'incubation des oeufs, l'activité des adultes a été suivie au niveau de quatre nids. Durant l'élevage des jeunes, cinq nids ont été observés. Tous ont été choisis en différents points du secteur 1. Lorsqu'un nid était abandonné, un de ses voisins était pris en remplacement. Dans l'ensemble, du 16 avril au 15 mai, ces observations ont eu lieu tous les deux jours, à raison de deux sessions par jour : une le matin, entre 8 et 12 heures, l'autre l'après-midi, entre 13.45 et 17 heures. Lors de chaque session, et en se suivant toujours dans le même ordre, les séances d'observation duraient chacune 30 minutes consécutives. Pendant et entre ces séances, quelques notes furent également prises sur le comportement des moineaux non régulièrement suivis.

Comme matériel d'observation, une paire de jumelles et une longue-vue furent utilisées.

L'activité des oiseaux observés était notée toutes les 30 secondes et les budgets temps ont été exprimés en pourcentages de période d'observation ou en minutes par 1/2 heure.

Dix catégories d'activité ont été reconnues : 1) vol, 2) petit vol, consistant en changement de perchoir, 3) activité de construction, comportant transport et agencement des matériaux du nid, 4) poursuite agressive, 5) parade, 6) accouplement, 7) défense sur place, consistant en posture de menace, 8) piaillage, 9) toilette, 10) repos, sur perchoir ou dans le nid. A l'exception de la défense sur place, des piaillages, de la toilette qui peuvent être exécutés pendant le repos, les autres activités sont mutuellement exclusives. Lorsque "piaillages" et "toilette" alternent rapidement, la moitié de la durée de cette alternance est attribuée à chaque activité.

Les jeunes

La taille de ponte, ainsi que celle des couvées, a été établie par échantillonnage systématique (voir cinquième partie). Pour les oeufs, 40 nids ont été visités le 28 avril. Pour les couvées, 28 (dans les secteurs 2 et 3) et 39 nids (dans les trois secteurs) ont été examinés, les 11 et 15 mai respectivement.

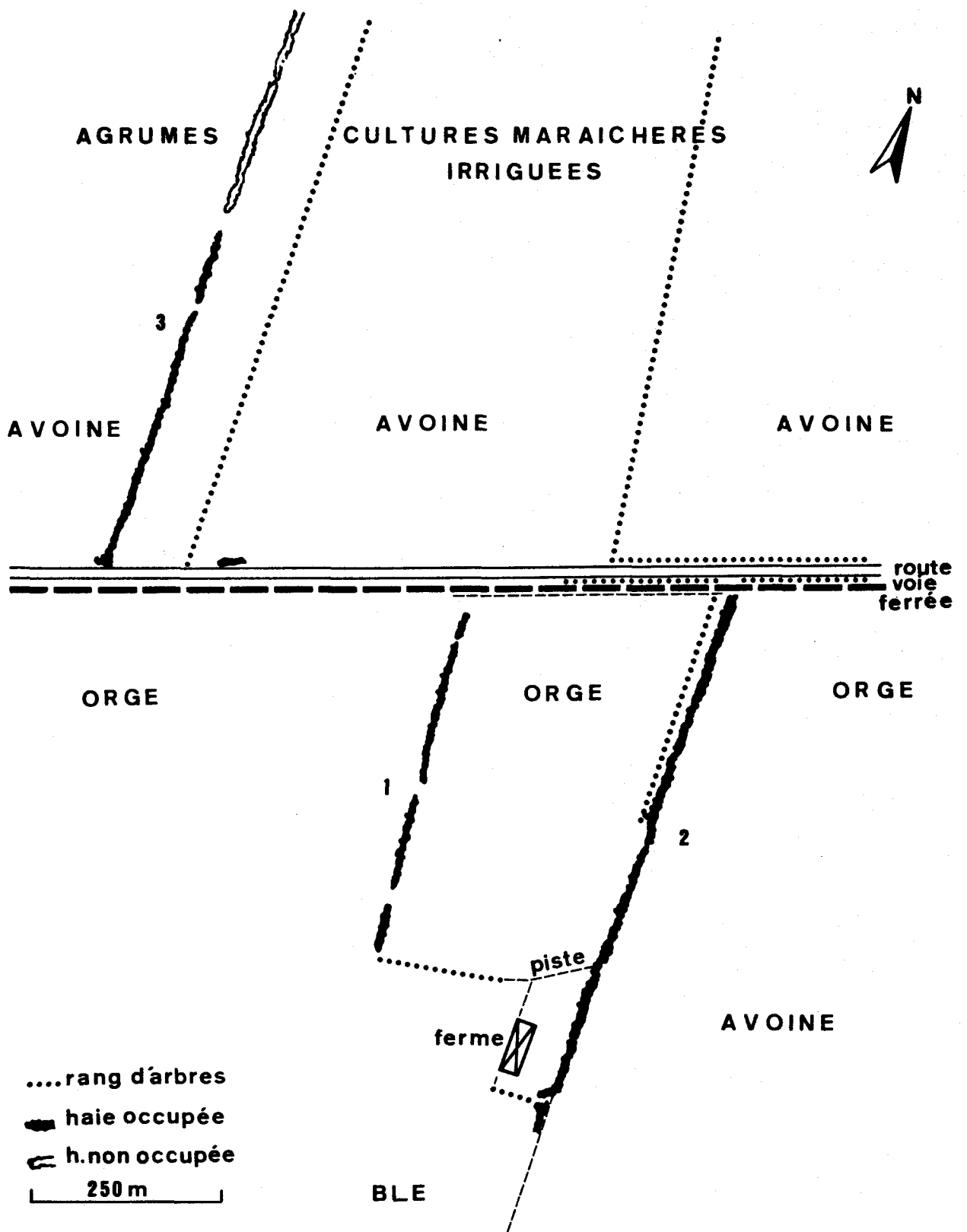


Fig. 6.1. Situation topographique de la colonie de reproduction étudiée (Es Sénia, 1983).

La croissance des jeunes moineaux espagnols a été suivie dans 7 nichées du secteur 1. Pris en différents points de la haie, ces nids étaient tous à moins de deux mètres de haut. A l'aide d'encre indélébile, leurs poussins ont été marqués individuellement sur les ongles ou le tarse. Mesuré à l'aide d'un dynamomètre Pesola à 0.25 g près, le poids des jeunes a été relevé tous les deux jours, ou presque, entre 17 et 18 heures.

La courbe de croissance a été établie à partir du poids des jeunes atteignant l'envol.

Le jour de l'éclosion, l'âge des poussins a été fixé à 0.5 jour; le jour suivant à 1.5 jour, etc. (cf. Seel, 1970). Dans 5 couvées sur 7, les oeufs étant déjà éclos lors de la première visite, l'âge des jeunes a dû être estimé (critères d'âge, voir quatrième partie).

Les besoins énergétiques des jeunes moineaux espagnols ont été calculés à partir d'équations concernant les jeunes moineaux domestiques. Pour justifier cette approche, une courbe de croissance de jeunes de cette espèce est également présentée. Dans ce cas, les pesées ont été effectuées d'avril à juin 1977 et en matinée, dans une colonie de Misserghin (voir quatrième partie). Relevés deux fois par semaine, les poids repris dans cette courbe concernent les jeunes de 22 nichées réussies.

Le nombre de jeunes produits par ponte éclos est plus difficilement quantifiable que le nombre d'oeufs pondus (voir cinquième partie). C'est pourquoi, le taux de réussite des nichées a fait l'objet de deux estimations séparées : une hypothèse faible (H I) et une forte (H II). H I, qui a été estimée le 15 mai, au moment de l'envol, équivaut à la moyenne du pourcentage minimum et du pourcentage maximum de nids réussis; le pourcentage minimum étant le pourcentage de nids donnant au moins un jeune à l'envol, et le pourcentage maximum étant le pourcentage de nids avec jeune(s) ou crottés. H II, enfin, est la moyenne de H I, et du pourcentage moyen de nids réussis du 11 mai, pourcentage calculé comme pour H I.

De plus, pour H I, le nombre moyen de jeunes à l'envol correspond à celui de l'échantillon du 15 mai, tandis que, pour H II, il équivaut à la moyenne des nombres moyens des échantillons du 11 et du 15 mai.

Données climatiques

Elles proviennent de la station météorologique de l'aéroport d'Es Sénia, situé à 5 km environ de la colonie d'étude. Dans cette station, la température de l'air et la force du vent sont relevées toutes les trois heures. La température moyenne de la nuit a été calculée à partir des relevés effectués entre 18 h et 6 h, et celle du jour, à partir de ceux enregistrés entre 6 h et 18 h. Quant au vent, il a été considéré comme une gêne sérieuse pour le vol, lorsque, dans deux relevés d'un même jour, il atteignait ou dépassait la vitesse de 9 m/s.

CARACTERISTIQUES DE LA POPULATION ETUDIEE

Importance de la population

4 678 nids ont été dénombrés. 33.8%, 28.8% et 37.4% de ceux-ci se trouvaient, respectivement, dans les secteurs 1, 2 et 3 (fig. 6.1). 14% de ces nids étant dépourvus de couche interne, la population de femelles a été estimée à 4 023 individus. Cette structure semble, en effet, associée à la présence d'une femelle. Enfin, la polygamie n'étant pas connue chez cette espèce, la population adulte a été évaluée à un minimum de 8 046 sujets.

Situation des nids

Ils se répartissaient sur toute la hauteur de la haie, mais avec une densité plus forte dans sa moitié supérieure.

Taille des pontes

La grandeur des pontes a varié entre 3 et 6 oeufs et dans 87.9% des cas, elle était de 4 ou 5 oeufs. La moyenne était de 4.79 oeufs par nid ($s = 0.65$, $n = 33$) et le mode de 5.

Succès de la reproduction

95.6% des oeufs ont éclos. Une partie des oeufs non éclos provient des 2.9% de pontes abandonnées. Le nombre de couvées donnant au moins un jeune à l'envol a été évalué à 50%, hypothèse faible (H I), ou à 53.4%, hypothèse plus optimiste (H II). Pour ces deux hypothèses, le nombre de jeunes produits par couvée réussie a été estimé respectivement à 1.85 et à 2.09.

Au total, par rapport à H I, H II implique, pour 3 906 pontes écloses, l'envol de 4 359 jeunes au lieu de 3 605, soit un supplément de 20.9%.

Prédation

Dans cette colonie, la présence d'une couleuvre, probablement *Elaphe scalaris*, a parfois été observée. En fin d'élevage, le héron garde-oeufs *Bubulcus ibis* y fut un prédateur régulier et grégaire (max. observé : 14 ex.).

Mortalité des adultes

Parmi les moineaux, le trafic routier fait un certain nombre de victimes. Comptées à trois reprises sur un itinéraire d'environ 1 km (tableau 6.1), elles sont en majorité des mâles, qui ont été tués pendant la construction des nids.

Tableau 6.1: Nombre de moineaux morts relevés sur un tronçon routier d'1 km.

Dates	Femelles	Mâles	Total
16 avril	2	15	17
28 avril	4	1	5
20 mai	2	0	2
Total	8	16	24

Chronologie du cycle de reproduction

Schématisée sur la figure 6.2, la chronologie des diverses étapes du cycle de reproduction peut être résumée comme suit.

Durant 9 jours, soit du 14 au 22 avril, la construction des nids a été très active. Ensuite, au début de l'incubation, son intensité a fortement diminué pour cesser complètement à la fin de ce stade et durant l'élevage des jeunes.

Des parades non suivies d'accouplement ont été observées durant la période de construction des nids, puis, à partir du 7 mai, durant la deuxième semaine d'élevage des jeunes.

Les accouplements accompagnés de parades, en revanche, n'ont été vus que du 15 avril au 1 mai. Ils précédaient ainsi de peu le début de la ponte, noté le 16 avril, et se sont achevés au début de l'éclosion des oeufs. Fortement synchronisées, ces deux dernières étapes ont duré respectivement 8 et 6 jours environ. Les envols, enfin, ont eu lieu du 12 au 16 mai. Quant à l'abandon de la colonie, il s'est produit entre le 22 et le 29 mai.

ANALYSE DES DIFFERENTES ACTIVITES

Construction

Les mâles ont passé plus de temps à construire que les femelles (fig. 6.3). Celles-ci ont surtout collaboré en fin de construction à l'aménagement interne du nid. Les deux sexes ont été plus actifs le matin que l'après-midi.

La structure, ainsi que les caractéristiques du nid, ont déjà été détaillées par Gavrilov (1963) et Bortoli (1969). Leurs descriptions valent également pour les nids d'Oranie.

Les matériaux utilisés étaient essentiellement des plantes adventices et accessoirement des feuilles d'acacia. Des tiges de céréales cultivées n'ont été trouvées qu'exceptionnellement et en très petit nombre. La couche interne, quant à elle, se composait de fleurs finement broyées et parfois de quelques plumes de duvet. Tous ces produits étaient généralement collectés à moins de 300 mètres de la colonie. Parfois, comme Gavrilov (1963) l'a également noté, une part de ceux-ci était simplement pillée dans le nid d'un voisin. Enfin, ajoutons encore que leur recherche s'effectuait souvent en groupe. Les oiseaux, semblait-il, préféreraient plutôt se joindre au groupe le plus proche que d'aller au plus près collecter seuls leurs matériaux.

Comportements agonistiques

Nos moineaux ont consacré peu de temps aux poursuites agressives (fig. 6.4). Cependant, chez les mâles, celles-ci ont été dans l'ensemble plus nombreuses que chez les femelles. De plus, chez eux, la fréquence de ce comportement a eu tendance à diminuer au fil des jours et, en fin d'incubation, il n'a plus été observé. Durant la période de construction du nid, la défense territoriale a également été assurée par des postures de menace comparables à celles décrites chez le moineau domestique (Summers-Smith, 1963). Celles-ci furent

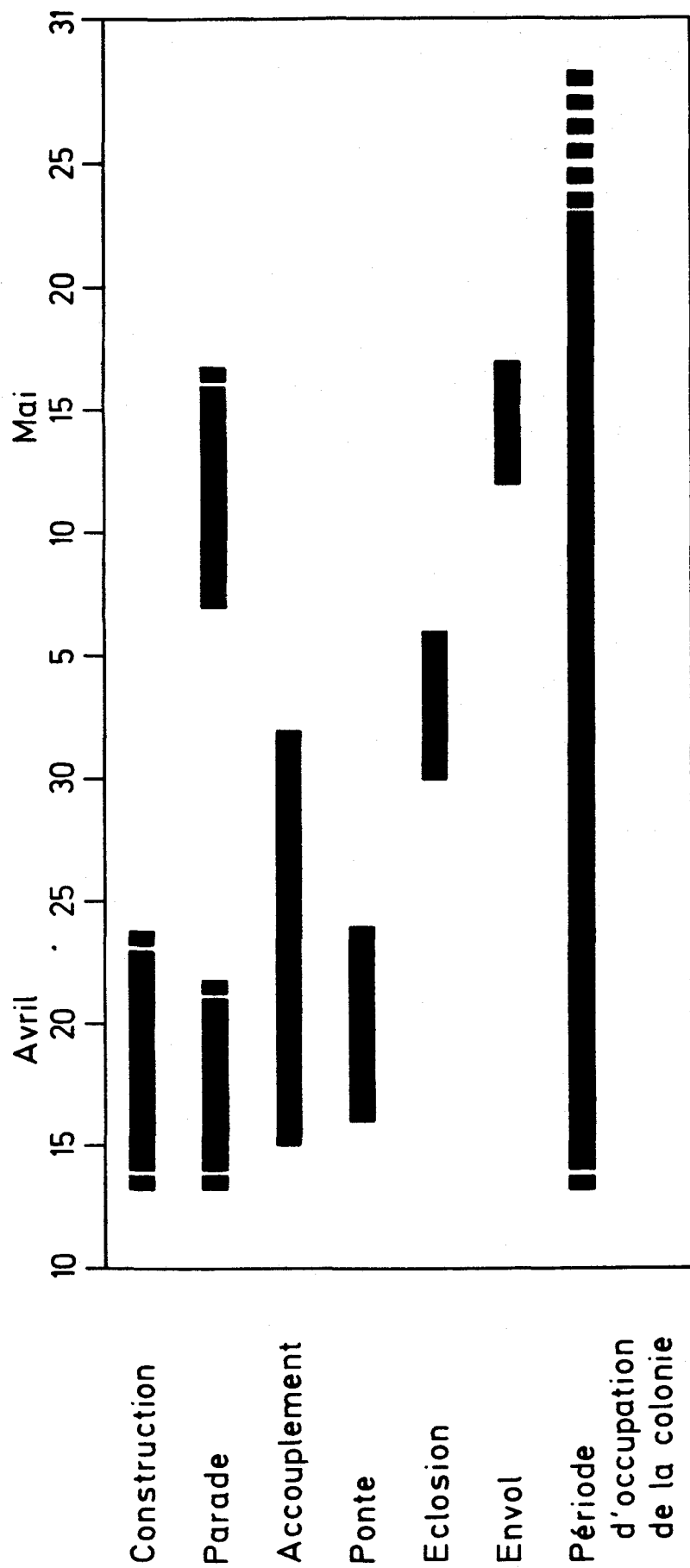


Fig. 6.2. Chronologie schématisée du cycle de reproduction de la colonie étudiée (Es Sénia, 1983)

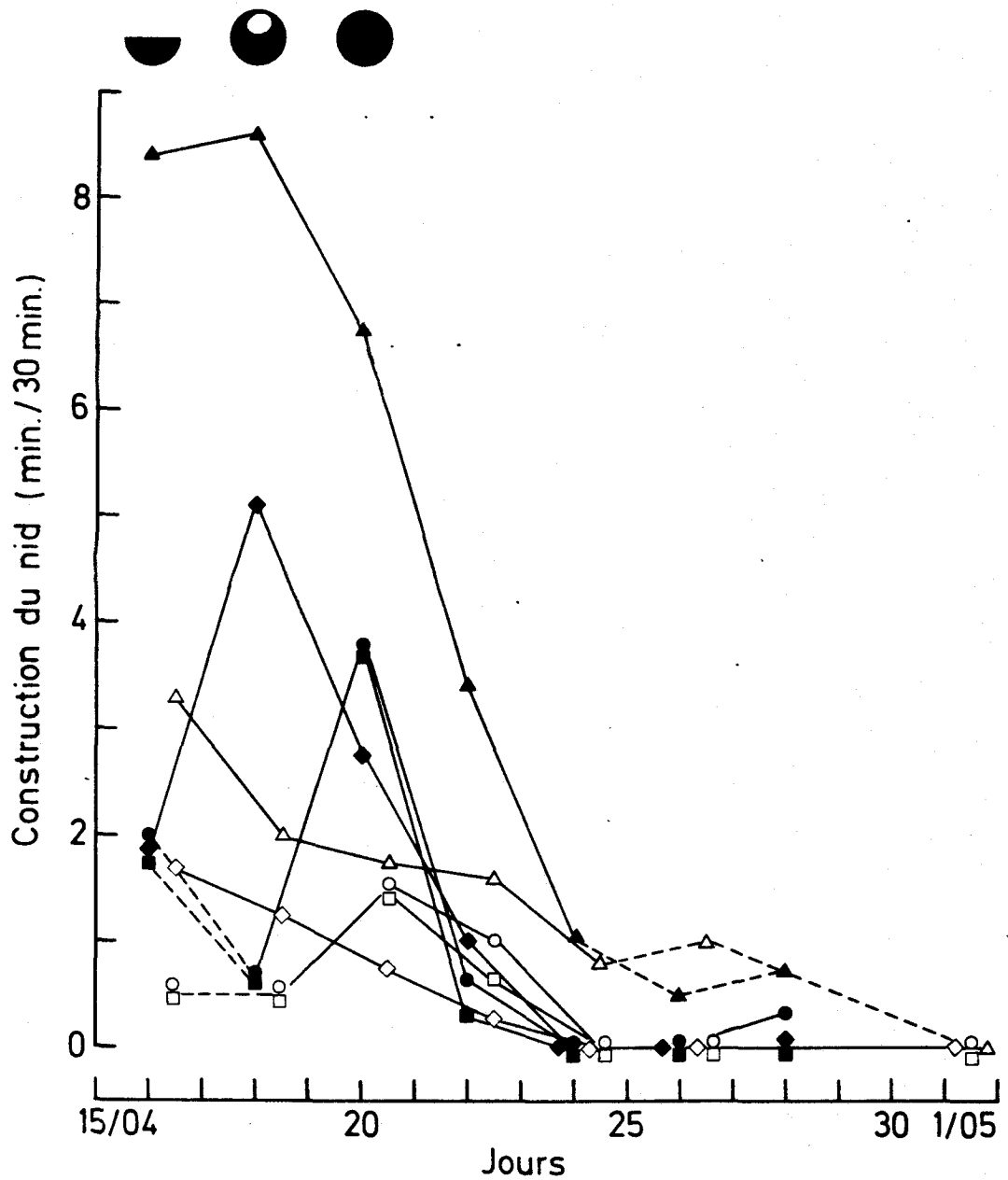


Fig. 6.3. Variation temporelle de la durée moyenne de l'activité de construction (4 nids observés). En haut de la figure : schéma d'évolution d'un nid. Symboles pleins : activité matinale, symboles creux : activité de l'après-midi. Mâles : losanges et triangles; femelles : carrés et cercles. Transport et agencement des matériaux : cercles et triangles. Agencement seul : carrés et losanges. Traits pointillés : échantillon de deux individus (taille des autres échantillons : voir tableaux 6.3 et 6.4).

tout aussi rares que les poursuites agressives. Par contre, comme on le verra plus loin, notre moineau recourt fréquemment aux joutes vocales pour signaler son nid.

Parades et accouplements

C'est avant le début de la ponte, et surtout l'après-midi, que le maximum de parades a été observé (fig. 6.5 a). Elles sont exécutées sur le nid même lorsqu'il est encore inachevé. Par après, pendant l'incubation, cette activité a fortement diminué d'intensité; dans notre échantillon, elle n'a plus été notée indépendamment des copulations. Toutefois, et surtout chez les mâles, elle a repris à la fin de la première semaine d'élevage, pour s'intensifier ensuite. A cette époque, il est d'ailleurs arrivé que des oiseaux paraden tout en apportant des proies aux jeunes.

Déjà décrite par Bortoli (1969), la parade sexuelle est illustrée par la fig. 6.6. Elle est accompagnée d'émissions vocales paraissant disyllabiques à l'ouïe humaine (Bortoli, 1969). Ces chants constitués par la répétition d'un motif complexe, varient très fort d'un individu à l'autre. Les motifs analysés jusqu'ici comprennent au moins deux parties, chacune fortement modulée en fréquence. Il semble, en outre, que la seconde partie soit habituellement centrée dans une bande de fréquence supérieure à la première. Une telle complexité de structure suggère que les moineaux puissent identifier leurs congénères comme voisin ou comme étranger. Ainsi, la fonction du chant ne serait pas limitée au seul signalement du nid et du mâle.

Effectués près du nid, les accouplements, que des parades bruyantes amorçaient, ont été observés aux différentes heures du jour, et ce jusqu'à l'éclosion des oeufs (fig. 6.5b). Après la ponte, leur fonction pourrait être de consolider les liens du couple.

Repos et incubation

Repos

Chez les deux sexes, avant l'élevage des jeunes, la fig. 6.7 suggère que le repos connaît deux maxima : un premier, pendant la période de construction du nid et un second, pendant l'incubation. Entre ces deux sommets se présente un minimum, qui est particulièrement marqué chez les mâles. Comme il était lié au maximum d'absences, on ne peut affirmer qu'il reflétait ipso facto un maximum d'activité, les oiseaux pouvant se reposer à distance du nid. De plus, le minimum de repos des femelles est apparu avant celui des mâles et a, semble-t-il, coïncidé avec le pic du début des pontes. Par ailleurs, dans notre échantillon, deux mâles sur quatre ont disparu à la fin de l'incubation. De ce fait, à cette même période, la durée de repos des femelles s'est accrue sensiblement.

Enfin, d'un point de vue quantitatif, les deux sexes ont consacré entre un et deux tiers de leur temps à cette occupation.

Le repos n'est toutefois pas synonyme d'inactivité complète. En effet, lorsqu'ils sont perchés, les oiseaux consacrent une partie de leur temps libre à crier et à faire leur toilette.

Cris

Ils paraissent de structure simple, mais de tonalité variable. En général, ils sont émis plus fréquemment par les mâles que les femelles (fig. 6.8). Chez les premiers, de la construction du nid à

la fin de la ponte, en matinée comme dans l'après-midi, le temps passé à crier près du nid a eu tendance à décroître. Pendant une partie de l'incubation, un mâle a continué de piailler fréquemment. Comme son nid était relativement isolé du reste de la colonie, il s'agissait apparemment d'un cas particulier. Les femelles, en revanche, ont présenté une tendance inverse car, dans l'ensemble, elles se sont montrées plus bruyantes après la fin de la ponte.

Toilette

Les séances de toilette ont fréquemment alterné avec des sessions de cris. Chez les mâles, la durée de cette activité ne semblait pas fluctuer dans un sens bien précis (fig. 6.9). Chez les femelles, par contre, elle a diminué durant l'incubation.

Incubation

L'incubation commence après la ponte du deuxième oeuf (Gavrilov, 1963). Dans notre échantillon, la figure 6.10 montre que le temps qui lui est consacré a rapidement atteint une valeur maximale d'environ 18 minutes par 1/2 heure. Une fois atteinte, et jusqu'à l'éclosion, cette durée a peu varié; en moyenne, sa valeur matinale était égale à celle de l'après-midi.

Durant le jour, les deux sexes peuvent se partager l'incubation. Dans ce cas, les oeufs ont été couverts 73% du temps (moyenne de deux couples). La part du mâle et celle de la femelle ont été sensiblement comparables : soit, respectivement, 53% et 47% du temps d'incubation. Le rôle du mâle, même s'il ne possède pas de plaque incubatrice, n'est donc pas négligeable. Lorsque la femelle couvait seule, le nid n'était occupé que 63% du temps (moyenne de deux cas).

En période d'incubation maximale, il y avait en moyenne 2.3 interruptions de couaison par 1/2 heure. Cette valeur a été obtenue en 16 heures d'observation et en excluant les absences inférieures à 30 secondes. Globalement, la durée moyenne de ces coupures était d'environ 4 minutes. Pour les pontes couvées par 1 seul adulte, elle était d'environ 6 minutes. Les femelles, comme les mâles, quittaient le nid pour des périodes moyennes de 6-7 minutes (amplitude : 0.5 à 16 minutes pour les femelles; 1 à 19 minutes pour les mâles). La distribution des absences des femelles présentait par ailleurs une forte asymétrie droite caractérisée par une classe modale de 8-9 minutes. Cette asymétrie résultait de dérangements car, chaque fois que le mâle apportait des matériaux au nid, sa compagne devait suspendre son incubation. Il est également arrivé qu'elle agisse ainsi pour chasser une congénère des parages du nid.

La nuit, seule la femelle semble assurer l'incubation (Gavrilov, 1963).

Couvaison et élevage des jeunes

Couvaison

Le temps consacré à la couvaison est fonction du développement des jeunes et des conditions climatiques. Ainsi, les premiers jours après l'éclosion, les jeunes étaient encore couvés près de la moitié du temps (fig. 6.11). Ensuite, la durée de couvaison a fortement diminué. Toutefois, le 9 mai, jour de vent fort et de ce fait plus froid, elle a brusquement repris une valeur élevée. Par contre,

l'après-midi du 11 et du 13 mai, jours aussi fort venteux, elle était tombée à zéro. Ce contraste s'explique aisément : une fois leurs plumes bien sorties des fourreaux, les jeunes n'ont probablement plus besoin d'être réchauffés. Chez le moineau espagnol, l'âge auquel le jeune devient capable d'une thermorégulation efficace n'est pas encore connu, mais peut-être est-il proche de celui du moineau domestique : 10.5 jours (Seel, 1969). Enfin, le 15 mai, un brin de pluie a poussé les adultes à garder quelque peu le nid.

Comme chez le moineau domestique (Summers-Smith, 1963), si les deux parents s'occupent de la couvaison des jeunes, le rôle de la femelle est toutefois prépondérant. Ainsi pour 6 nids, et pour 11 h 30' d'observation, les femelles couvaient les jeunes en moyenne 17 minutes/h, tandis que les mâles, en 9 h d'observation, s'en chargeaient, en moyenne, 7.3 minutes/h. De plus, pour chaque sexe, la variation individuelle et journalière du temps de couvaison était fort élevée.

Elevage des jeunes

Durant la première semaine d'élevage, le nombre moyen de nourrissages a eu tendance à croître (fig. 6.12). Ensuite, avec la levée du vent, il a très fortement diminué, puis avec l'arrivée d'un temps plus calme, a augmenté à nouveau. Habituellement chez de nombreux Passereaux, et chez le moineau domestique en particulier (Summers-Smith, 1963; Seel, 1969), la fréquence des becquées va croissant durant la première semaine d'élevage, puis atteint un plateau où elle se stabilise pratiquement jusqu'à l'envol des jeunes. Comparativement à ces résultats, la courbe des nourrissages dans notre colonie est atypique. Elle reflète ainsi une situation climatique perturbée dont les conséquences sur le succès de la reproduction seront analysées plus loin.

Les deux sexes ravitaillent les jeunes. Cependant, durant la première semaine d'élevage, pour cinq nids, les mâles ont nourri, en moyenne, 13.3 fois/h, en 6 h d'observation, tandis que pour les femelles cette fréquence n'était que de 8.3/h en 8 h d'observation. Dans la deuxième semaine, en revanche, pour 7 nids, le rôle des mâles avait fortement régressé : 4.3 nourrissages/h, en 3 h 30 d'observation, contre 8.3/h, en 9 h d'observation, pour les femelles. De plus, après le 11 mai, plus aucun mâle n'a alimenté les jeunes des 5 nids suivis.

Activités diverses

Vois

Comme il a été dit, la colonie étudiée s'intercalait entre un grand lac salé, au sud, et une zone de cultures irriguées, au nord (fig. 6.1). Cette situation particulière était intéressante car, en se plaçant près de la route, on pouvait par exemple compter les moineaux se dirigeant de l'îlot 1 vers la zone irriguée. Dans cette direction privilégiée, ces comptages permettaient ainsi d'estimer l'importance de l'activité de vol à différents moments du jour.

Repris au tableau 6.2, les résultats de ces comptages nous indiquent que, pendant l'incubation, cette activité était plus intense le matin. Par contre, pendant l'élevage, le nombre de moineaux en déplacement vers le nord culminait vers midi. Ce contraste peut s'interpréter comme suit : avant l'éclosion des jeunes, les adultes gagneraient surtout les points d'eau en début de journée; après celle-ci, par contre, ils limiteraient, en matinée, l'étendue

de leurs déplacements pour ravitailler au plus vite leur nichée. Durant les heures les plus chaudes de la mi-journée, cette tâche les réclamant moins, ils étendraient alors leur zone d'activité. Par ailleurs, la diminution journalière du nombre d'oiseaux en transit "nord" peut traduire la mortalité des adultes, ou l'abandon du nid par les oiseaux ayant raté leur reproduction. Vraisemblablement, elle est aussi liée à l'action du vent, qui, certains jours, entraînait fortement le vol. Enfin, le 15 mai, elle peut encore avoir résulté de l'envol des jeunes, qui - s'ils suivent les adultes dans leurs déplacements - ne les obligent plus à des allers-retours au nid.

Réactions aux prédateurs

La présence d'un prédateur dans la colonie provoque l'attroupement de plusieurs dizaines de moineaux qui le suivent et le houspillent de cris d'alarme (fig. 6.13). Plus rarement, on entend aussi le cri de détresse. Contre les serpents, les hérons gardeboeufs, ces réactions paraissent totalement dépourvues d'efficacité, tout au moins en ce qui concerne la protection des jeunes au nid. Les adultes peuvent, par contre, grâce à ces alertes se mettre hors d'atteinte du prédateur.

Tableau 6.2 : Nombre de moineaux volant de la colonie vers les cultures irriguées pendant 10 minutes (v : vent fort).

	Matin	Midi	Soir
<u>Incubation</u>			
22 avril	960	793	790
24 avril	792	655	758
26 avril	800	700	631
28 avril	737	607 (v)	732
<u>Elevage</u>			
7 mai	650	725	576
9 mai	421 (v)	620 (v)	477 (v)
11 mai	315 (v)	330 (v)	260 (v)
15 mai	213	280	213 (v)

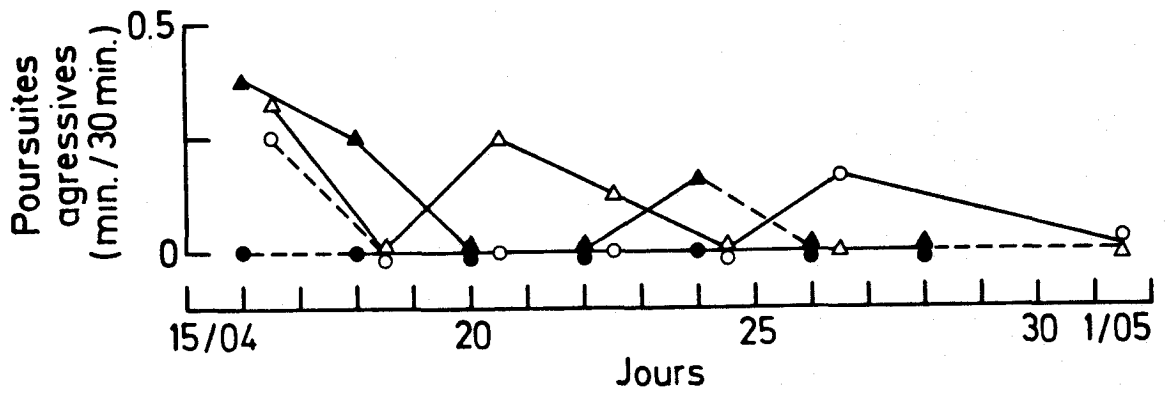


Fig. 6.4. Variation temporelle de la durée moyenne des poursuites agressives. Symboles pleins : activité matinale, symboles creux : activité de l'après-midi. Mâles : triangles, femelles : cercles. Traits pointillés : échantillon de deux ex.

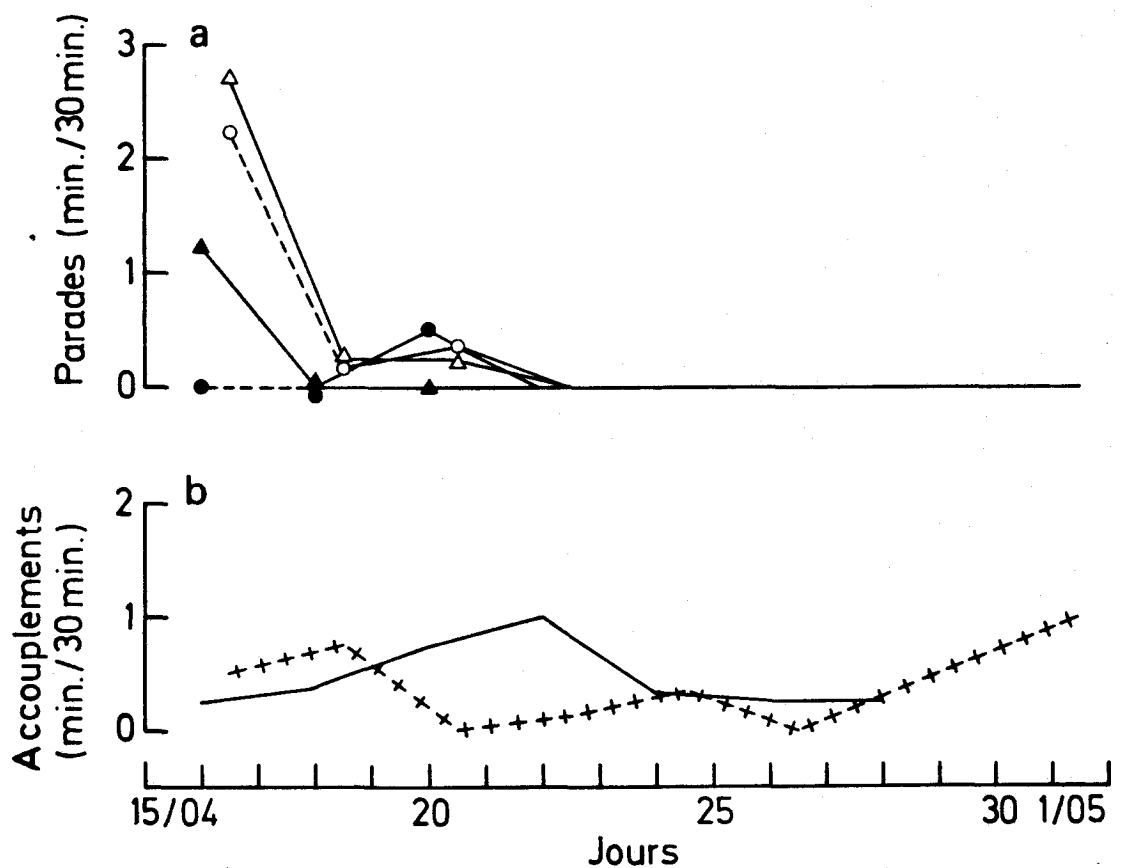


Fig. 6.5.a. Variation temporelle de la durée moyenne des parades non liées aux accouplements.

Symboles : voir fig. 6.4.

6.5.b. Variation temporelle de la durée moyenne des accouplements. Ligne : matin; croix : après-midi.



FREQUENCE (KHZ)

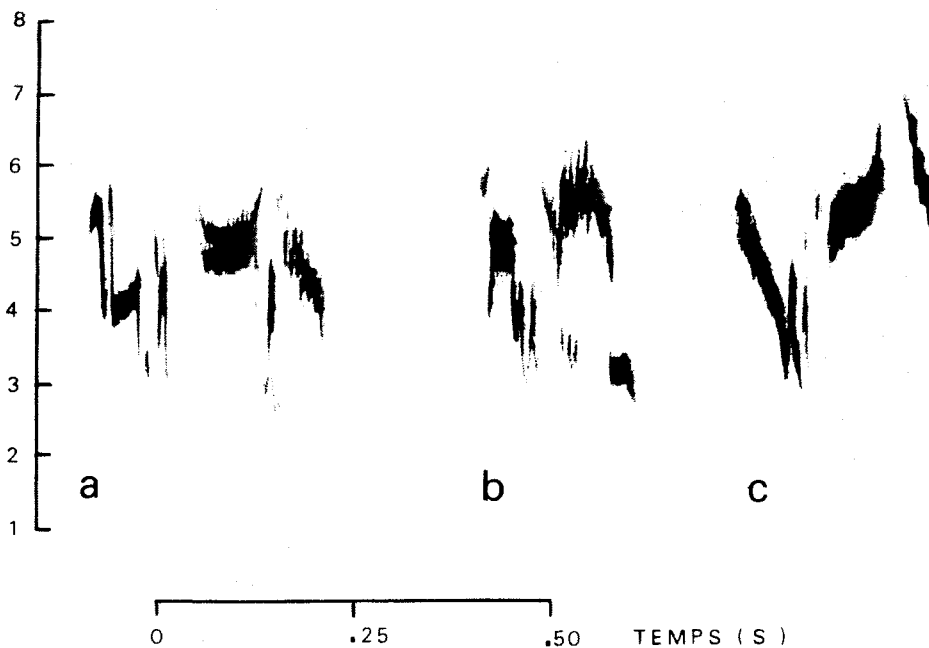


Fig. 6.6. En haut : moineau espagnol mâle paradant. Les ailes pendent et vibrent, la queue est relevée et étalée, le plumage est gonflé.

En bas : analyse fréquence/temps de trois motifs de chant, émis par trois mâles différents, dans la gamme de fréquence 80 à 8000 Hz . Lors de l'enregistrement, les mâles paraient et chantaient près de leur nid. a - Sidi Bakhti, 1976; b et c - Brédéah, 1983.

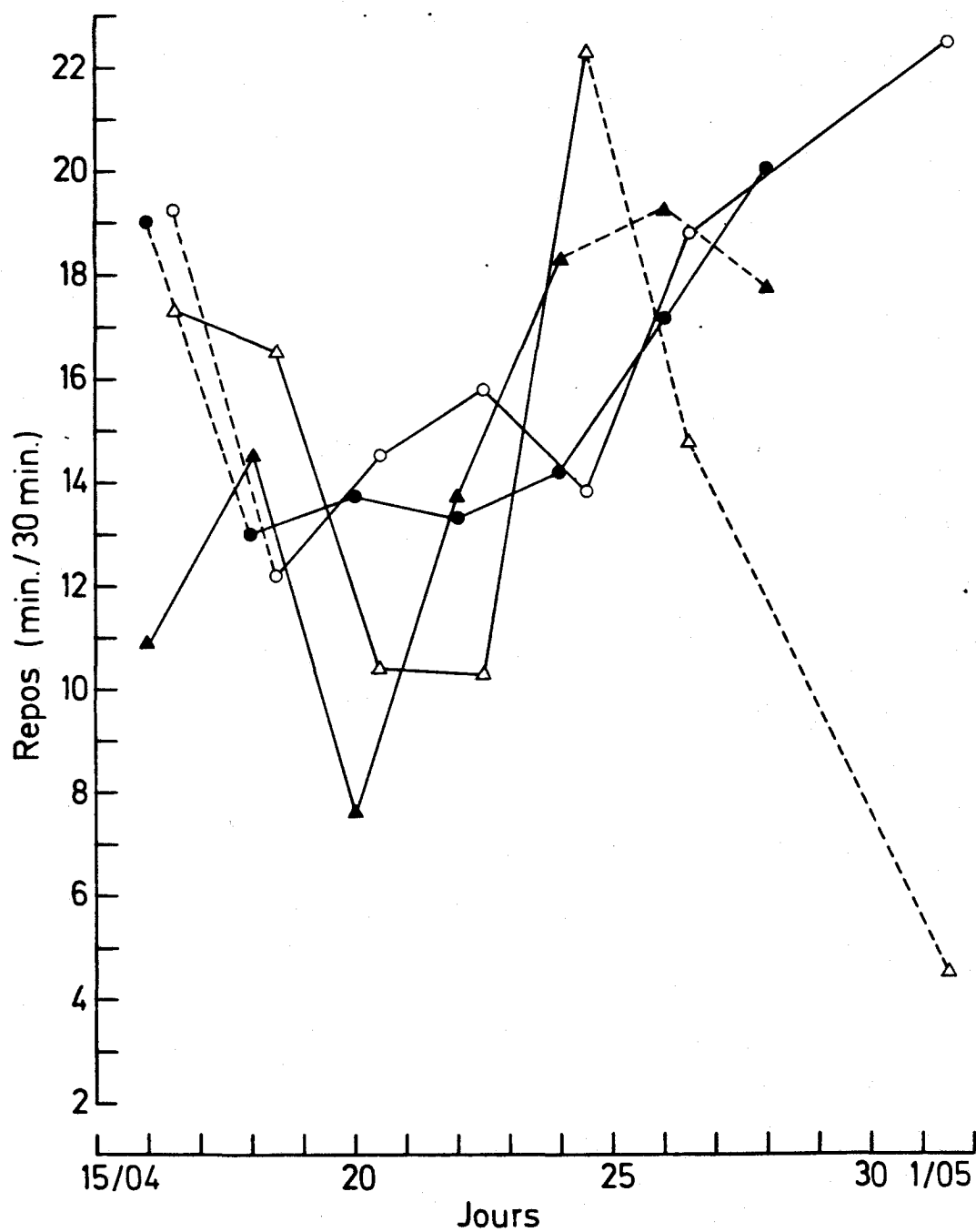


Fig. 6.7. Variation temporelle de la durée moyenne du repos.
Symboles : voir fig. 6.4.

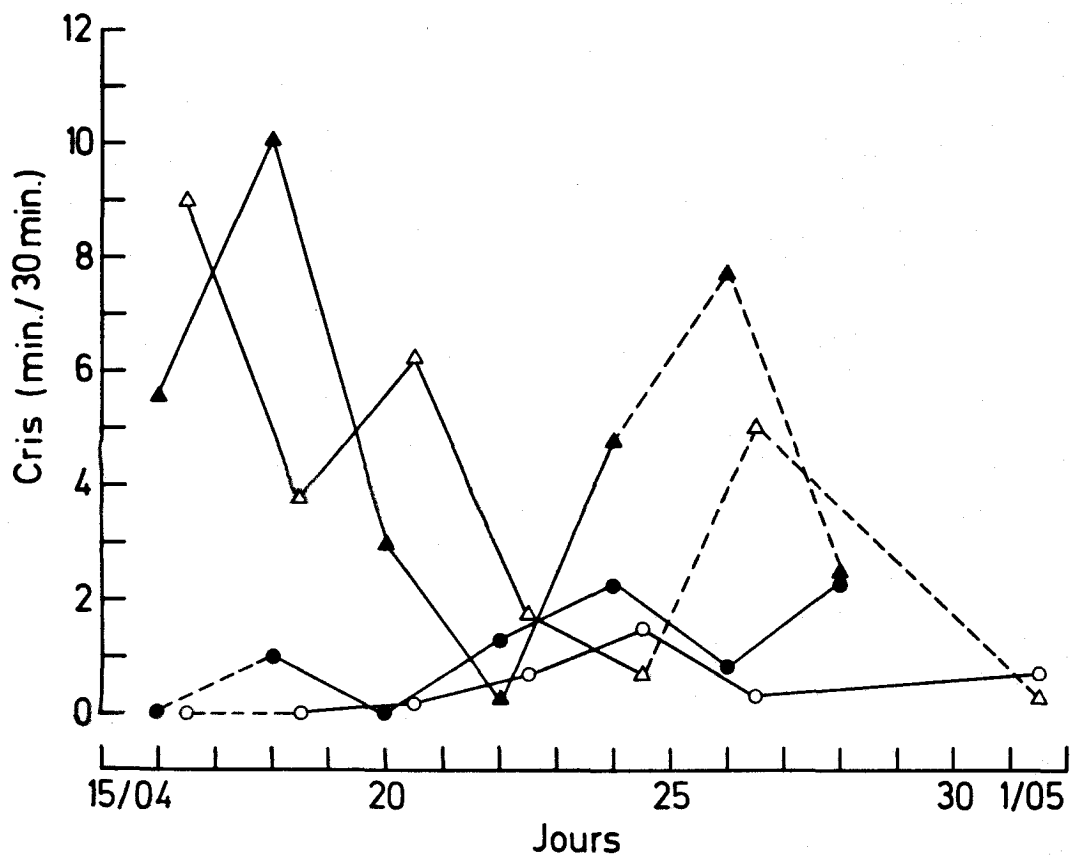


Fig. 6.8. Variation temporelle de la durée moyenne du piaillage.
Symboles : voir fig. 6.4.

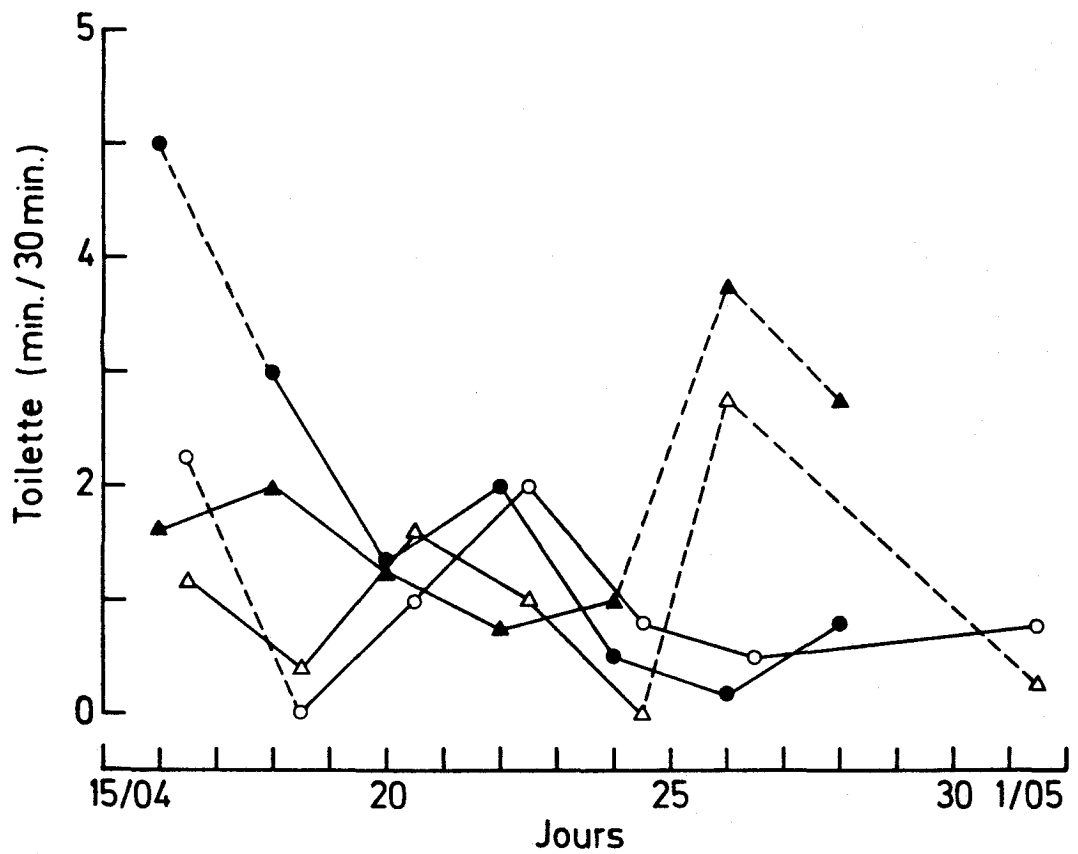


Fig. 6.9. Variation temporelle de la durée moyenne de la toilette.
Symboles : voir fig. 6.4.

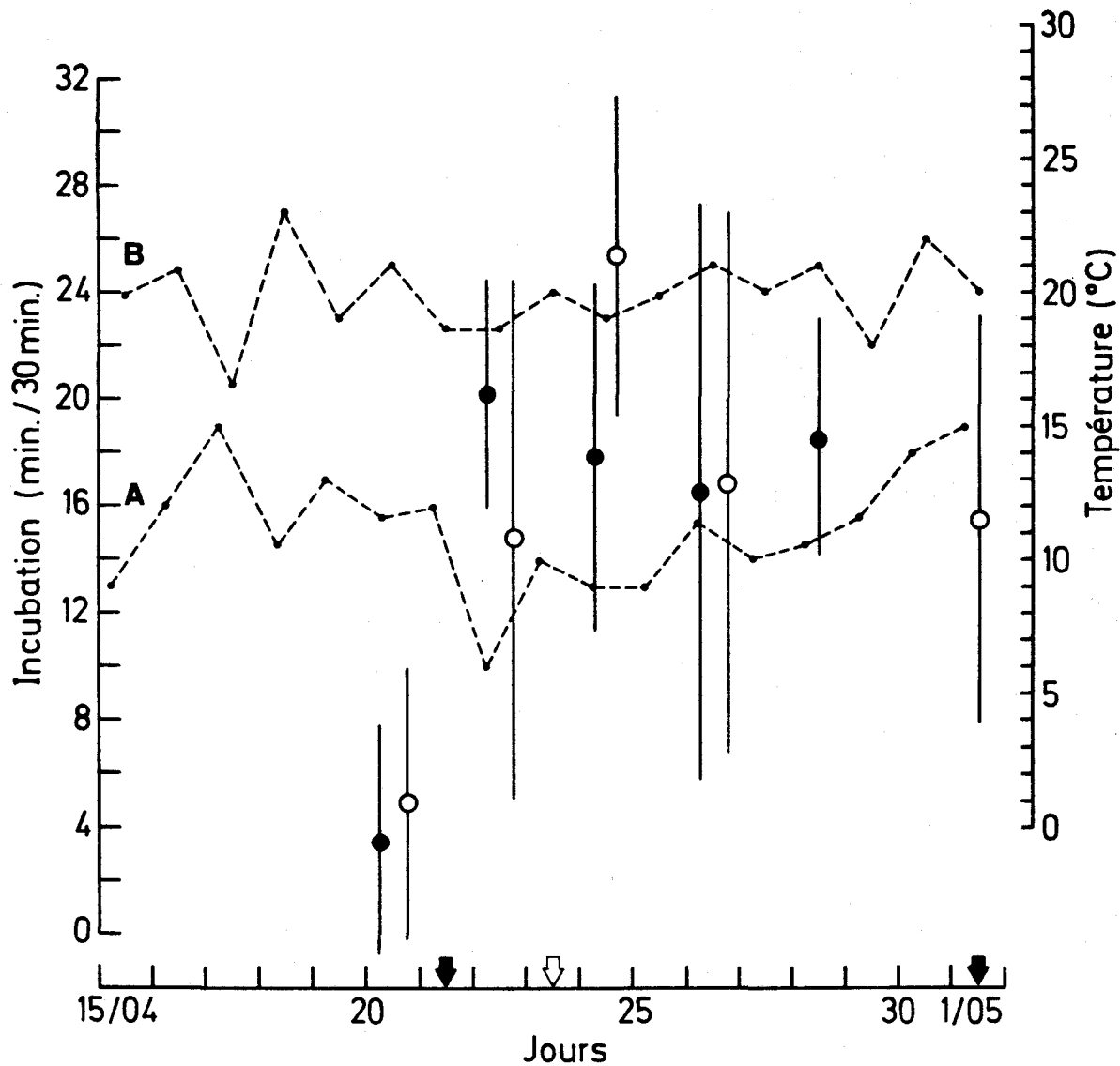


Fig. 6.10. Variation temporelle de la durée moyenne d'incubation (sexes confondus). Cercles pleins : moyennes du matin; cercles creux : moyennes de l'après-midi; moyenne + un écart type, n, taille de l'échantillon, = 4. A : température à 6h, B : température à 12 h. Flèches pleines : jour venteux; flèches creuses : 1/2 jour venteux (voir Méthodes).

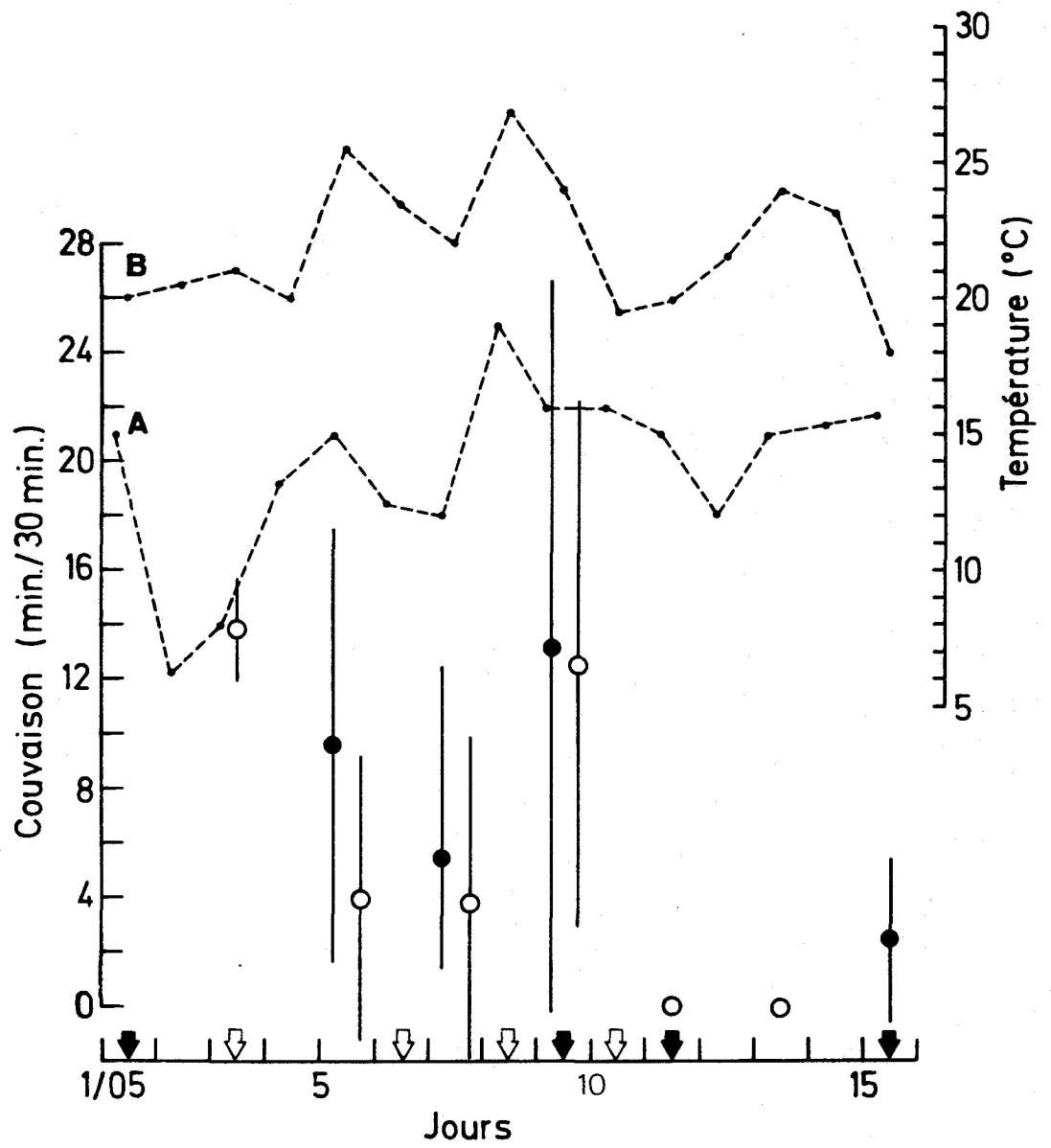


Fig. 6.11. Variation temporelle de la durée moyenne de couvaison (sexes confondus).
Symboles : voir fig. 6.10.

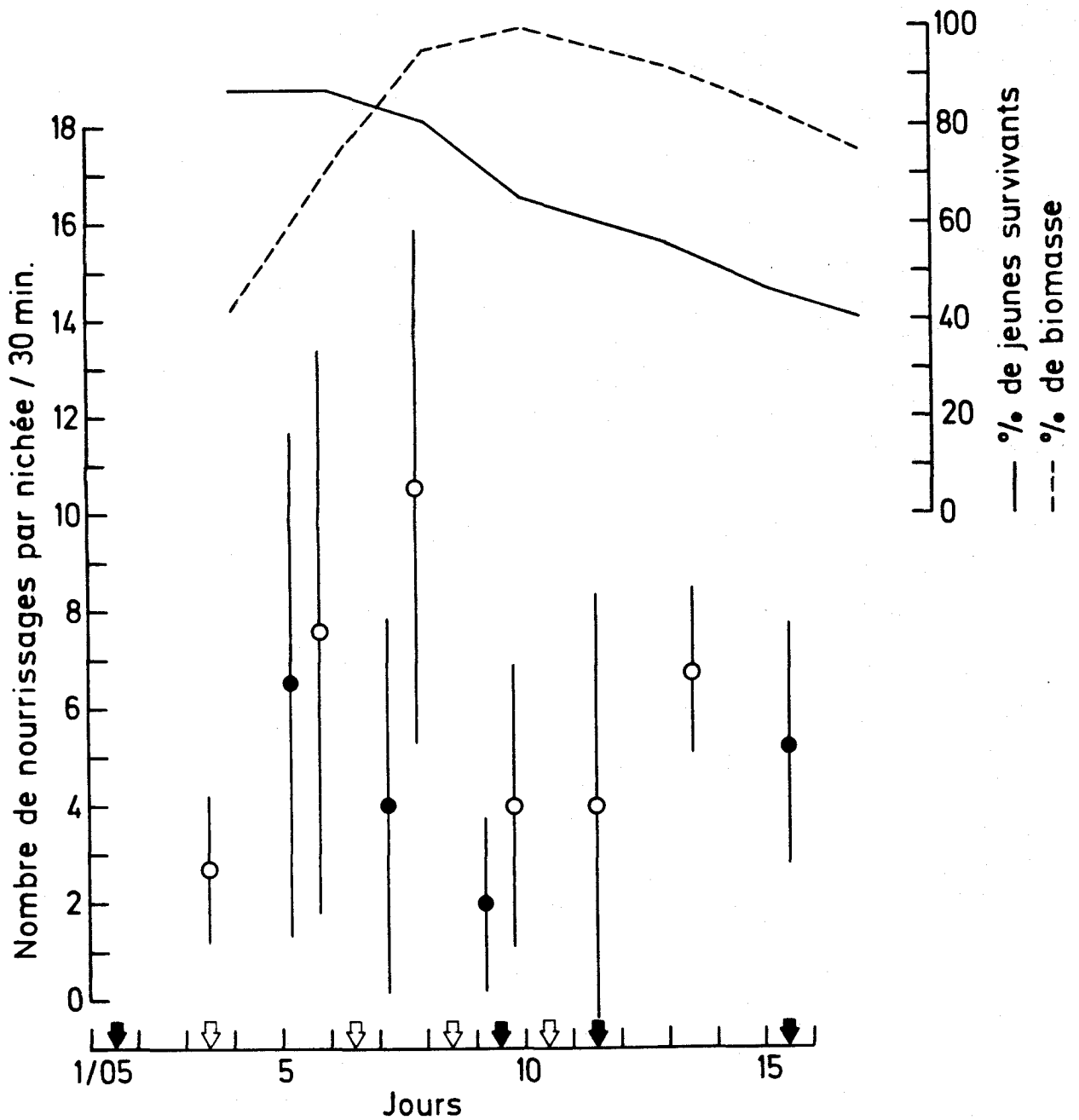
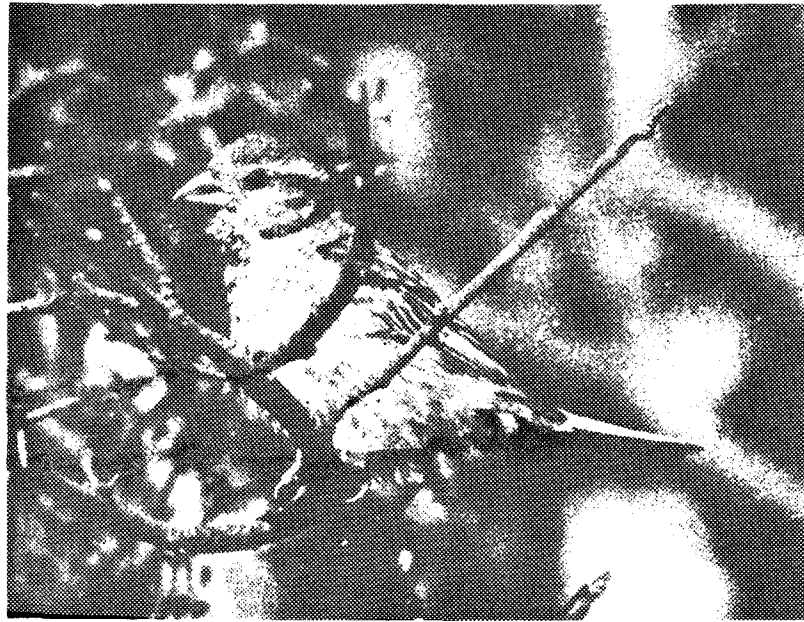


Fig. 6.12. En bas: variation temporelle du nombre moyen de visites au nid (5 nids observés). Symboles : voir fig. 6.10. En haut : courbe de survie des poussins et variation temporelle de leur biomasse (échantillon de 7 nichées).



FREQUENCE (KHZ)

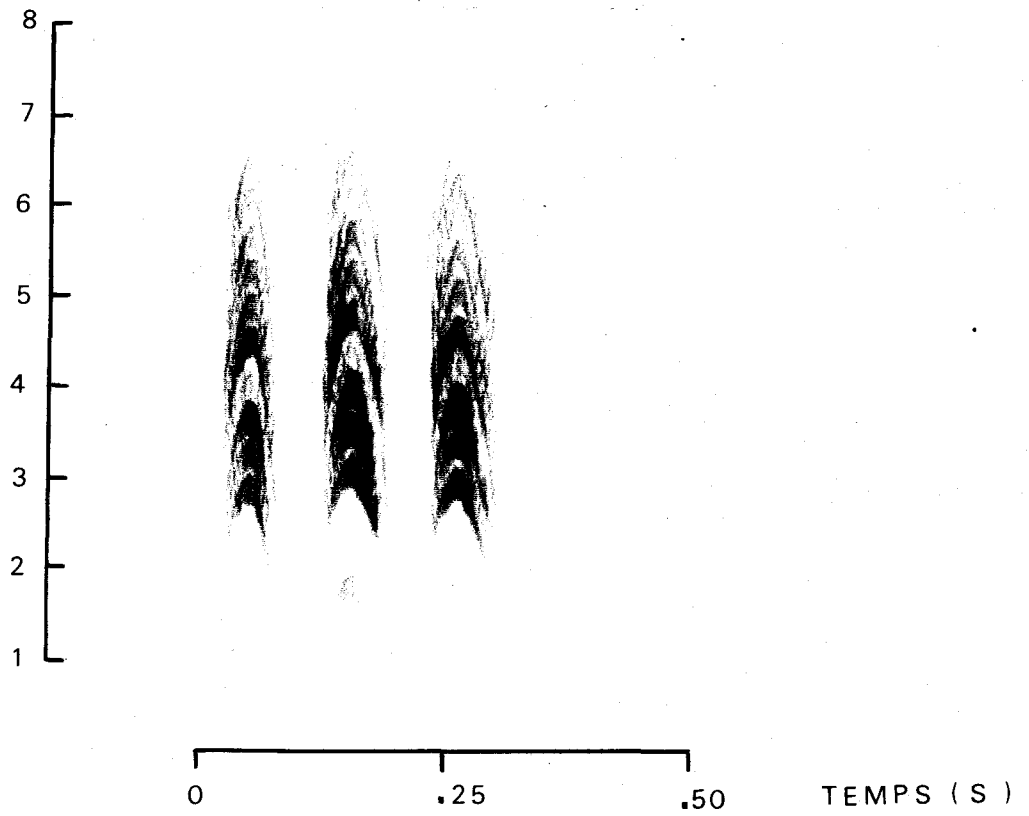


Fig. 6.13. En haut : moineau espagnol femelle en posture d'alarme (plumage gonflé).
En bas : analyse fréquence/temps d'une série de cris d'alarme (Aïn Tessa, 1983).

ESTIMATIONS DES BILANS ENERGETIQUES DES ADULTES

Remarques préliminaires

Pour chacune des trois principales phases du cycle de reproduction (construction, incubation des oeufs, élevage des jeunes) et pour chaque sexe, les coûts énergétiques des activités diurnes et nocturnes ont été estimés à partir des budgets d'activité (tableaux 6.3, 6.4, et 6.5)

Dans le cas des dépenses diurnes, les activités des moineaux ont été regroupées en deux grandes catégories. La première (A) concerne les activités à faible demande énergétique, comme le repos diurne, la toilette et les cris. La seconde (B), par contre, reprend les activités énergivores comme le vol, les parades et l'aménagement du nid.

Lorsque l'oiseau est absent des parages du nid, l'importance relative de ces deux grandes catégories est évidemment difficile à quantifier. C'est pourquoi trois estimations ont été calculées; elles supposent respectivement que 10, 20 et 40 % du temps d'absence ont été consacrés au vol ou à des activités énergivores. Ces estimations sont basées sur les résultats de différents auteurs. Selon Schartz et Zimmerman (1971), *Spiza americana*, par exemple, consacre aux longs trajets plus de 6.8 % des heures diurnes de l'été. Chez *Phainopepla nitens*, la durée de cette activité varie de 16 à 30 % (Walsberg, 1978), chez *Dendroica caerulescens* de 7 à 10 %, et chez *Vireo olivaceus* de 16 à 20 % (Holmes et al., 1979). Enfin, elle est d'environ 8 % chez la femelle d'*Empidonax minimus* (ibid) (le mâle de cette espèce nourrissant peu, son pourcentage n'est pas à considérer) et de 7 % chez *Mimus polyglottos* (Biedenweg, 1983)

De plus, dans les dépenses énergétiques de la femelle, il a été tenu compte des coûts de la formation et de l'incubation des oeufs et de la couvaison des jeunes. De ces dépenses, toutefois, a été déduite, pour les deux sexes, l'énergie sauvée grâce à la protection du nid.

Notons, enfin, que dans l'élaboration de ces bilans, la plupart des équations utilisées proviennent du travail de synthèse de Kendeigh et al. (1977).

Dépenses énergétiques nocturnes

L'estimation des dépenses énergétiques nocturnes dérive du taux de métabolisme standard, c'est-à-dire de la dépense d'énergie d'un oiseau inactif, jeûnant et exposé à des températures inférieures à la zone de thermoneutralité (Kendeigh et al., 1977). D'après ces auteurs, la relation entre ce taux et la température peut être décrite par l'équation générale :

$$M_h = a_h - b_h t \quad (1)$$

où : M_h est exprimé en Kcal /ois./h.

(avec ois. = oiseau et h. = heure)

a_h est la valeur de M_h à 0 °C.

b_h est le coefficient de température en Kcal /ois./h.

t est la température ambiante en °C.

Tableau 6.3: Budgets moyens d'activité de moineaux espagnols durant la construction du nid (Es Sènia, 1983).
M = matin, AM = après-midi. Budgets exprimés en % du temps d'observation.
Nombre de nids suivis = 4.

		Mâles				Moyenne	Moyenne journalière
		16 (a)	18	20	22		
Construction	M	27.9	28.8	22.5	11.3	22.6	14.8
	AM	11.1 (3) ^(b)	6.7	5.0	5.4	7.0	
Parade + accouplement	M	5.0	1.3	2.5	3.3	3.0	3.4
	AM	10.6 (3)	3.3	0.8	0.4	3.8	
Poursuite agressive + vol	M	2.1	2.9	1.3	0.8	1.8	2.1
	AM	1.7 (3)	1.3	5.0	2.1	2.5	
Petit vol	M	2.1	5.0	4.6	2.9	3.6	3.4
	AM	2.2 (3)	4.2	0.4	5.4	3.1	
Repos	M	36.3	48.3	25.4	45.8	39.0	42.2
	AM	57.8 (3)	55.0	34.6	34.2	45.4	
Absence	M	26.3	13.3	43.6	35.8	29.8	34.0
	AM	16.7 (3)	29.6	53.3	52.9	38.1	
Femelles							
Construction	M	6.7 (2) ^(b)	2.2	12.8	2.2	6.0	4.4
	AM	1.7 (2)	1.7	5.0	3.3	2.9	
Parade + accouplement	M	0.8 (2)	1.3	4.2	3.3	2.4	2.9
	AM	9.2 (2)	3.1	1.1	0.4	3.4	
Poursuite agressive + vol	M	0.8 (2)	0.6	0.6	0.0	0.5	0.7
	AM	0.8 (2)	0.6	1.1	1.1	0.9	
Petit vol	M	0.0 (2)	1.7	3.3	4.4	2.4	2.3
	AM	0.0 (2)	1.7	1.1	6.1	2.2	
Repos	M	63.3 (2)	43.3	46.1	44.4	49.3	50.2
	AM	64.2 (2)	40.6	48.3	52.7	51.4	
Absence	M	27.5 (2)	50.6	32.8	44.4	38.8	38.7
	AM	23.3 (2)	51.7	43.3	36.1	38.6	

(a) 16 avril, etc...

(b) () : taille de l'échantillon lorsqu'elle est inférieure à 4 pour les mâles et à 3 pour les femelles.

Tableau 6.4: Budgets moyens d'activité de moineaux espagnols durant l'incubation (Es Sènia, 1983).
M = matin, AM = après-midi; budgets exprimés en % du temps d'observation.
Nombre de nids suivis = 4.

		Mâles				Moyenne	Moyenne journalière
		24 (a)	26 (2) ^(b)	28 (2)	1 (a)(2)		
Construction	M	3.3	1.7	2.5		2.5	2.3
	AM	2.8	3.3		0.0	2.0	
Parade + accouplement	M	1.1	0.8	0.8		0.9	1.2
	AM	1.1	0.0		3.3	1.5	
Poursuite agressive + vol	M	0.6	0.0	0.8		0.5	0.9
	AM	0.0	1.7		2.2	1.3	
Petit vol	M	7.2	8.3	3.3		6.3	4.4
	AM	1.7	5.0		0.8	2.5	
Repos	M	61.1	64.2	59.2		61.5	53.8
	AM	74.4	49.2		15.0	46.2	
Absence	M	26.7	25.0	33.3		28.3	37.1
	AM	20.0	40.8		76.7	45.8	
Femelles							
Construction	M	0.0	0.0	1.1		0.4	0.2
	AM	0.0	0.0		0.0	0.0	
Parade + accouplement	M	1.1	0.8	0.8		0.9	1.2
	AM	1.1	0.0		3.3	1.5	
Poursuite agressive + vol	M	1.1	1.7	2.8		1.9	2.7
	AM	2.2	6.1		2.2	3.5	
Petit vol	M	7.2	1.7	5.0		4.6	3.2
	AM	2.2	1.7		1.7	1.9	
Repos	M	47.2	57.2	66.7		57.0	59.1
	AM	46.1	62.8		75.0	61.3	
Absence	M	43.3	38.9	23.9		35.4	33.8
	AM	48.3	29.4		18.9	32.2	

(a) Date : 24 avril...1 mai.

(b) () : taille de l'échantillon des mâles lorsqu'elle est inférieure à 3. Pour les femelles, elle vaut toujours 3.

Tableau 6.5: Durée du repos et nombre de visites au nid, durant l'élevage des jeunes, chez le moineau espagnol (Es Sénia, 1983).

M = matin, AM = après-midi. Durée exprimée en % du temps d'observation. Nombre de nids suivis : 5.

		Mâles (a)							Moyenne	Moyenne journalière
		3 (b)	5	7	9	11	13	15		
Repos	M (c)		6.7 (2)	3.9 (3)	35.0 (3)				15.2	21.2
	AM	61.7 (1)	12.8 (3)	0.0 (3)	34.4 (3)				27.2	
Nombre de visites par 1/2 h.	M		4.5 (2)	5.0 (3)	0.7 (3)				3.4	4.5
	AM	1.0 (1)	6.0 (3)	12.3 (3)	2.7 (3)				5.5	
Femelles										
Repos	M		34.2 (4)	29.4 (3)	46.7 (2)				29.8	26.0
	AM	56.7 (2)	13.0	22.8 (3)	37.1 (4)	2.2 (3)	1.7	8.8 (4)	22.2	
Nombre de visites par 1/2 h.	M		4.3 (4)	1.7 (3)	3.0 (2)				3.5	3.8
	AM	3.5 (2)	4.0	5.7 (3)	3.0 (4)	2.3 (3)	5.8	5.3 (4)	4.0	

(a) moyennes pour la période du 3 au 9 mai.

(b) 3 mai (etc.).

(c) () : taille de l'échantillon lorsqu'elle est inférieure à 5.

La valeur de M_h est fonction du poids de l'animal. Pour les passereaux, et à la température de 0 °C, il correspond à :

$$M_h = (3.457 W^{0.5277}) / 24$$

où W est le poids exprimé en grammes; soit, en moyenne, chez le moineau espagnol, 29.3 g ($s = 1.17$, $n = 12$; soit 7 mâles et 5 femelles capturés en avril-mai 1977 à Sidi Bakhti). Pour cet oiseau, M_h vaut donc 0.86 Kcal /ois./h.

Comme l'indique l'équation suivante, le coefficient de température est également lié au poids :

$$b_h = (0.00846 W^{0.5315}) / 24$$

Pour notre moineau, b_h s'élève à 0.02 Kcal /ois./h./°C

Finalement, et pour chaque phase du cycle, le coût du repos nocturne a été obtenu en multipliant la valeur de M_h à t °C par la durée de la nuit correspondante.

Ainsi calculées, ces dépenses nocturnes ont varié de 6.1 à 5.3 Kcal /ois./nuit (tableaux 6.6, 6.7 et 6.8).

Dépenses énergétiques diurnes

Pour les activités peu énergivores, l'estimation des dépenses se fonde sur le taux de métabolisme d'existence, c'est-à-dire sur les besoins énergétiques d'un oiseau captif maintenant un poids constant (Kendeigh et al., 1977). Pour les passereaux, à 0 °C, ce métabolisme varie comme suit avec le poids :

$$M_h = (4.969 W^{0.5105}) / 24$$

Chez le moineau espagnol, M_h vaut donc 1.1612 Kcal /ois./h. Quant au coefficient de température, il est donné par la relation :

$$b_h = (0.1909 W^{0.2162}) / 24$$

Soit, pour cette espèce, 0.0165 Kcal /ois./h./ °C

Les valeurs ainsi obtenues sont introduites dans l'équation (1). Le résultat de cette opération est ensuite multiplié par le nombre d'heures consacré à ces activités.

Cependant, pour les latitudes sud, cette estimation doit être corrigée. Il faut en effet soustraire du produit obtenu un pourcentage (PC) calculé comme suit :

$$PC = 10.870 - 0.7403 T + 0.0046 T^2$$

où T est la température moyenne de juin à août, soit à Es Sénia, 24.27 °C (Baldy, 1974).

Pour notre oiseau, ce correctif est donc de 4.4 %.

En fonction de la phase du cycle, du sexe, et de la durée retenue pour ces activités, l'estimation ainsi corrigée se situe dans une fourchette dont les extrêmes valent 6.7 et 10.1 Kcal /ois./jour. (tableaux 6.6, 6.7 et 6.8).

Concernant les activités énergivores, les dépenses (Mv) indépendantes de la température ambiante, sont évaluées à l'aide de

l'équation :

$$Mv = 0.4592 W^{0.67} \text{Kcal /h.}$$

où W est le poids exprimé en grammes.

Chez le moineau espagnol, cela nous donne 4.41 Kcal /h.

Dans ce cas, la fourchette des dépenses estimées a comme valeurs minimale et maximale 6.1 et 24.4 Kcal/ ois./ J.

Coût de la formation des oeufs

Un échantillon de 36 oeufs récolté dans trois colonies a permis d'estimer la longueur et la largeur moyenne d'un oeuf à respectivement 22.5 et 15.5 mm, et son poids à 2.9 g. Ce dernier a été calculé grâce à la formule établie par Dawson (1964) pour le moineau domestique :

$$W_o = 0.543 b^2 l.$$

où W_o est le poids frais exprimé en grammes.

b et l sont, respectivement, la longueur et la largeur de l'oeuf.

Quant à la valeur calorifique moyenne d'un oeuf (q), elle a été évaluée à 3.07 Kcal. grâce à la formule :

$$q = 1.124 W^{0.9438}$$

où W est le poids exprimé en grammes.

De plus, le calcul du coût de la ponte a postulé que (Kendeigh et al., 1977) :

- la formation des oeufs commence trois jours avant la ponte du premier oeuf.

- pour l'énergie déposée dans les oeufs, l'efficacité de conversion est de 77%.

A partir de ces postulats, l'équation suivante a été appliquée :

$$M = (q \times n) / 0.77 (n + d)$$

où : q = Kcal. par oeuf.

n = nombre d'oeufs, soit 4.79 en moyenne dans la colonie étudiée.

d = nombre de jours avant la ponte du premier oeuf.

On a ainsi obtenu une dépense de 19.01 Kcal par femelle, dépense étalée sur 7.79 jours.

Coût de l'incubation et de la couvaison

Pour le jour, comme pour la nuit, le coût horaire de l'incubation a été estimé en introduisant la valeur de la température ambiante dans l'équation :

$$M_h = (8.09 - 0.241 T_a) / 24$$

où : M_h est exprimé en Kcal /ois./h.

T_a est la température moyenne en °C de la période considérée.

Le coût horaire de cette activité est ensuite multiplié par sa durée.

Tableau 6.6: Dépense énergétique individuelle durant la construction du nid.

Repos nocturne (Kcal.) (1) : 6.1								
Mâle				Femelle				
Formation des oeufs (Kcal.) (2) : 19.1								
Incubation (Kcal.) (3) :								
-0.4				2.3				
Activité diurne perchée (A) (4) :				Activités diverses (B) (5) :				
	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)
	42.2		53.2		a. 20.4 b. 3.4 c. 34.0		a. 8.1 b. 2.3 c. 36.4	
C 1	72.8	8.1	86.0	9.6	27.2	15.9	14.0	8.2
C 2	69.4	7.7	82.4	9.2	30.6	17.8	17.6	10.3
C 3	62.6	7.0	75.1	8.4	37.4	21.8	24.9	14.5
Dépense totale (Kcal.) (6) :								
C 1	270.4		240.9					
C 2	284.9		256.4					
C 3	313.7		287.3					

- (1) Valeur journalière commune aux deux sexes.
 (2) Dépense étalée sur 7.79 jours (voir texte).
 (3) Dépense journalière de l'incubation diminuée du gain énergétique résultant de la protection du nid.
 (4) Pour "Durée journalière": $A.c_1 = 100 - B.c_1$ (etc...)
 (5) a - vols et autres activités énergivores; b - petits vols; c- absence.
 Pour "Durée journalière" : $B.c_1 = a + b + \frac{10.c}{100}$; $B.c_2 = a + b + \frac{20.c}{100}$; $B.c_3 = a + b + \frac{40.c}{100}$.
 (6) Dépense pour 9 jours de construction comportant 3 jours d'incubation (calculs effectués sur valeurs non arrondies à la première décimale).

Tableau 6.7: Dépense énergétique individuelle durant l'incubation.

Repos nocturne (Kcal.) (1) : 6.0								
Mâle				Femelle				
Incubation (Kcal.) (2) :								
- 0.1				2.2				
Activité diurne perchée (A) (3) :				Activités diverses (B) (4) :				
	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal.)
	53.8		59.2		a. 4.4 b. 4.4 c. 37.4		a. 4.1 b. 3.2 c. 33.5	
C 1	87.5	9.9	89.3	10.1	12.5	7.4	10.7	6.4
C 2	83.8	9.4	86.0	9.7	16.2	9.7	14.0	8.3
C 3	76.3	8.6	79.3	9.0	23.7	14.1	20.7	12.3
Dépense totale (Kcal.) (5) :								
C 1	186.2		196.9					
C 2	200.6		209.8					
C 3	229.5		235.7					

- (1) (2) (3) (4) Voir tableau 6.6, notes (1) (3) (4) (5).
 (5) Dépense pour 8 jours d'incubation.

Tableau 6.8 : Dépense énergétique individuelle durant l'élevage

Repos nocturne (Kcal.) (1) : 5.3				
Couvaison (Kcal.) (2)				
Mâle -0.05		Femelle 0.8		
Activité diurne perchée (A) (3)		Activités diverses (B)		
		Femelle (4)		
	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal)	Durée journalière (%)	Dépense journalière (Kcal)
	26.0			
C 1	90.0	10.0	10.0	6.1
C 2	80.0	8.9	20.0	12.2
C 3	60.0	6.7	40.0	24.4
Dépense totale (Kcal) (5) :				
	Mâle		Femelle	
C 1	321.3		333.2	
C 2	396.1		408.1	
C 3	545.9		557.9	

(1) (2) (3) Voir tableau 6.6, notes (1) (3) (4).

(4) Dépense d'activité du mâle supposée équivalente à celle de la femelle (voir texte).

(5) Dépense pour 15 jours d'élevage comportant 8 jours de couvaison; pendant 15 nuits, la femelle bénéficie de la protection du nid.

Le coût de l'incubation nocturne a été entièrement attribué à la femelle. Durant le jour, celle-ci prend aussi en charge la moitié du temps d'incubation, soit un minimum de 30.5%. N'ayant pas de plaque incubatrice, le mâle ne dépense probablement pas d'énergie dans cette tâche. Par contre, comme la femelle, il bénéficie de la protection du nid (voir plus loin).

Enfin, concernant la couvaison des jeunes, le coût horaire moyen par femelle a été assimilé à celui de l'incubation. Durant la première moitié de la période d'élevage, la durée de cette occupation a été estimée à 32 % des heures diurnes, soit 16% pour la femelle.

Economie d'énergie due au nid

Grâce à sa structure, le nid du moineau domestique est bien isolé (O'Connor, 1975). Il en va probablement de même chez son congénère, car son nid est fort semblable et, de plus, souvent accolé à d'autres.

En couvant les oeufs ou les jeunes, l'oiseau sauve ainsi une certaine quantité d'énergie. Pour une température (T) inférieure à 25 °C, ce gain vaut en Kcal /ois./h. :

$$M_h = (3.29 - 0.133 T) \cdot W \cdot 10^{-3}$$

où W est le poids exprimé en grammes.

Selon la phase du cycle de reproduction, ce gain a varié chez le mâle de 0.4 à 0.05 Kcal /ois./j., et chez la femelle de 0.6 à 0.3 Kcal /ois./j. Chez celle-ci, ce gain a été déduit du coût de l'incubation et de la couvaison. Ainsi corrigée, l'incubation lui a coûté de 2.3 à 2.2 Kcal /ois./j., et la couvaison 0.8 Kcal /ois./j. (tableaux 6.6, 6.7 et 6.8).

Mortalité des adultes

Chez le moineau domestique, la mortalité des adultes paraît plus forte lors de la reproduction qu'à d'autres moments du cycle annuel (Gramet, 1973). Cependant, même à cette époque, son taux mensuel reste inférieur à 10% (Summers-Smith, 1963; Gramet, 1973). Chez le moineau espagnol, ce taux n'est pas connu.

Par analogie avec celui de son congénère, pour les 32 jours d'étude, nous postulons qu'il se situe entre 5 et 10 %. Les dépenses énergétiques des adultes ont été calculées pour chacune des valeurs extrêmes de cette fourchette. Dans ces calculs, une réduction atteignant x % des effectifs d'adultes en fin de cycle a été assimilée à une diminution de x / 2 % pour toute la durée du cycle.

Bilan énergétique de la population d'adultes

Du début de la construction des nids à l'envol des jeunes, soit 32 jours, la population d'adultes a dépensé un total variant, selon les taux de mortalité et d'activité envisagés, de 6 009 Mcal à 8 566 Mcal (1 Mcal = 1000 Kcal).

Si la physiologie du moineau espagnol ressemble à celle du moineau domestique, l'alimentation compense probablement la plus grande part de ces dépenses énergétiques. Pendant la reproduction, en effet, ce dernier prélève très peu d'énergie sur ses réserves (Kendeigh, 1972).

En fonction du menu des adultes (voir deuxième partie), nous estimerons qu'en moyenne, 96% de cette énergie proviennent de produits

végétaux, surtout des grains de céréales, et 4% d'invertébrés, essentiellement des insectes. Pour un coefficient d'assimilation de 0.67 (Blem, in litt.), une valeur calorifique moyenne de 4.3 et de 5.5. Kcal /g de poids sec, respectivement pour les matières végétales et les insectes, ces dépenses ont donc exigé l'ingestion de 2002 à 2854 kg d'aliments végétaux et de 65 à 93 kg de nourriture animale (tableau 6.9).

ESTIMATIONS DES BILANS ENERGETIQUES DES POUSSINS

Eclosions

Dans l'échantillon des 7 nids suivis pour étudier la croissance des jeunes, les naissances se sont étalées sur 6 jours (fig. 6.14). Dans les autres échantillons (11 et 15 mai, voir méthodes), l'aspect des jeunes indiquait une durée d'éclosion comparable. C'est pourquoi, dans l'ensemble de la colonie, l'histogramme de la figure 6.14 a été pris comme modèle de distribution des naissances.

Croissance

Le patron de croissance pondérale des jeunes moineaux espagnols ressemble fort à celui des jeunes moineaux domestiques (fig. 6.15). Dans les deux cas, la courbe de croissance atteint un plateau à l'âge de 9.5 jours. Chez le moineau domestique et son congénère, ce poids asymptotique est respectivement de 21.9 et 22.2 g, soit 80.3 et 75.9 % du poids adulte. Chaque espèce présente aussi quelques individus plus chétifs : ils peuvent occuper le nid plus de 16.5 jours chez le moineau domestique, et 15.5 jours chez son congénère.

Comme chez la plupart des passereaux, la courbe de croissance pondérale des moineaux suit un patron logistique (Ricklefs, 1968). Ces courbes peuvent être linéarisées en calculant, pour chacun de leurs poids moyens un poids converti, C_w (Ricklefs, 1967) :

$$C_w = 1/4 \log_e (W/(1-W))$$

où W est exprimé en fraction décimale du poids asymptotique. Ainsi transformés, ces poids sont donnés sur la figure 6.16. La pente de la droite qui les réunit, dW/dt , vaut, chez le moineau domestique, 0.1095, et chez le moineau espagnol 0.1300. Quant au taux constant K de l'équation de croissance, il est égal à 4 dW/dt pour les espèces qui s'ajustent au modèle logistique (Ricklefs, 1967), soit 0.438 chez le moineau domestique et 0.520 chez le moineau espagnol. La valeur de ce taux nous permet de comparer les courbes de croissance des jeunes de ces deux espèces. Leur rapport indique ainsi, que la croissance pondérale des poussins de moineau espagnol a été 1.19 fois plus rapide que celle des moineaux domestiques.

Toutefois, cette différence n'est pas nécessairement spécifique. Au sein d'une espèce, selon la localité et le moment de la saison de reproduction, les paramètres de croissance peuvent en effet varier sensiblement. De plus, ils peuvent aussi varier, dans un même lieu, lorsque changent l'importance et la qualité des ressources alimentaires (Ricklefs, 1968; Pinowski et Myrcha, 1977). Dans notre cas, enfin, le contraste observé peut encore résulter de différences méthodologiques.

Besoins énergétiques journaliers

Chez les jeunes oiseaux, la croissance demande chaque jour une

quantité

d'énergie qui est fonction de leur poids :

$$M = 1.353 W^{0.8140} \quad (2)$$

où M est exprimé en Kcal /ois./j., et W est le poids en grammes.

Cette équation résulte de la synthèse de données provenant de Passer domesticus et de Dendrocygna autumnalis (Kendeigh et al., 1977). Les courbes de croissance des moineaux domestiques et des moineaux espagnols étant fort semblables, cette relation pouvait donc être utilisée pour établir le budget énergétique journalier des poussins de moineaux espagnols. Comme il existe des jeunes qui atteignent l'envol et d'autres qui meurent avant, il était nécessaire de calculer un budget énergétique propre à chacun de ces groupes. Dans ces mesures et à partir des données de l'échantillon de jeunes des 7 nids déjà mentionnés, le calcul d'un poids moyen journalier a permis, en outre, de tenir compte de l'étalement des éclosions.

Dans l'équation (2), l'introduction de ce poids moyen nous donne alors le budget énergétique journalier moyen, BEJM (tableau 6.12). Concernant les jeunes qui ne survivront pas cette opération présente un risque d'erreur, car l'équation (2) ne leur est peut-être pas applicable sans correctif.

Mortalité des poussins

Dans l'échantillon de référence (7 nichées), la mortalité a démarré le 4 mai - un jour avant la fin des éclosions - pour s'accroître après le 8 (fig. 6.12). Concernant l'ensemble de la population de poussins, j'ai postulé, pendant la période d'éclosion, une variation d'effectifs semblable à celle de l'échantillon de référence et, après celle-ci, une diminution régulière. Dans ce dernier cas, le taux de mortalité journalière a été obtenu en divisant le pourcentage perdu durant cette partie de l'élevage - pourcentage dont la valeur est fonction de l'hypothèse H I ou H II, voir méthodes - par la longueur de cette période. Connaissant ce taux, le pourcentage, ainsi que le nombre journalier de rescapés pouvaient être calculés.

En appliquant ce qui vient d'être dit, on obtient la variation d'effectifs que montre la figure 6.17, pour l'hypothèse H I (3605 jeunes à l'envol, voir méthodes).

Les bilans énergétiques de la population de poussins

Pour chacun des succès reproductifs estimés, H I et H II les bilans énergétiques de la population de poussins ont été calculés comme suit :

- dans le cas des poussins survivants jusqu'à l'envol, leur nombre a été multiplié par la somme des BEJM d'un individu.
- dans le cas des non-survivants, le nombre journalier des rescapés (cf. supra) a été multiplié quotidiennement par le BEJM correspondant.
- enfin, tous ces résultats partiels ont été additionnés.

Au total, l'investissement énergétique se serait élevé, dans le cas de H I à 1649 Mcal et, dans le cas de H II, à 1756 Mcal. Pour un coefficient d'assimilation de 0.67 (Blem, 1975) ou de 0.82 (Myrcha et al., 1973), la population de poussins aurait absorbé, respectivement, 2461 Mcal ou 2 011 Mcal pour H I et 2621 Mcal ou 2 141 Mcal, pour H II.

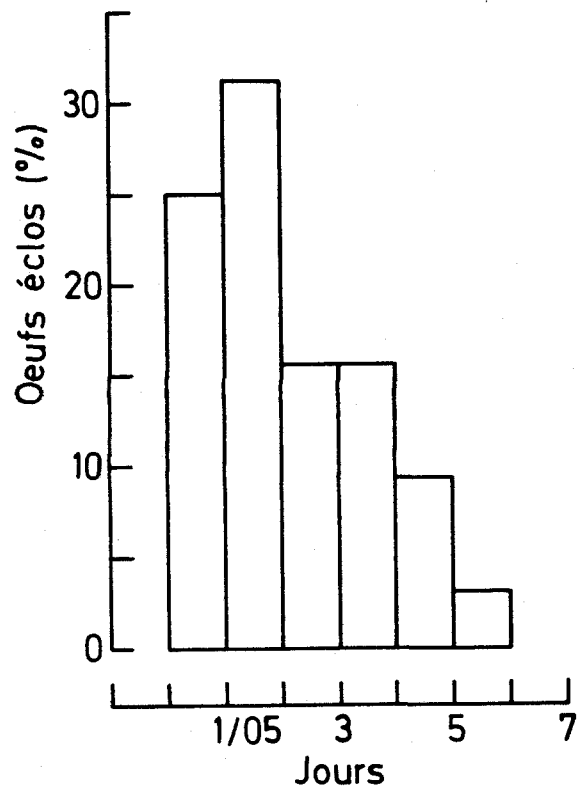


Fig. 6.14. Distribution des naissances dans un échantillon de 7 nids de moineaux espagnols.

Tableau 6.9 : Estimations de la quantité de nourriture (N, en Kg) prélevée pour les besoins de la population d'adultes durant 32 jours du cycle de reproduction (1)

Taux d'activité (2)	Taux de mortalité (3)			
	5 %		10 %	
	N.végétale	N.animale	N.végétale	N.animale
C.1	2040	67	2002	65
C.2	2311	75	2268	74
C.3	2854	93	2799	91

(1) Population estimée le premier jour à 8046 ex.

(2) Voir texte

(3) Pour une période de 32 jours.

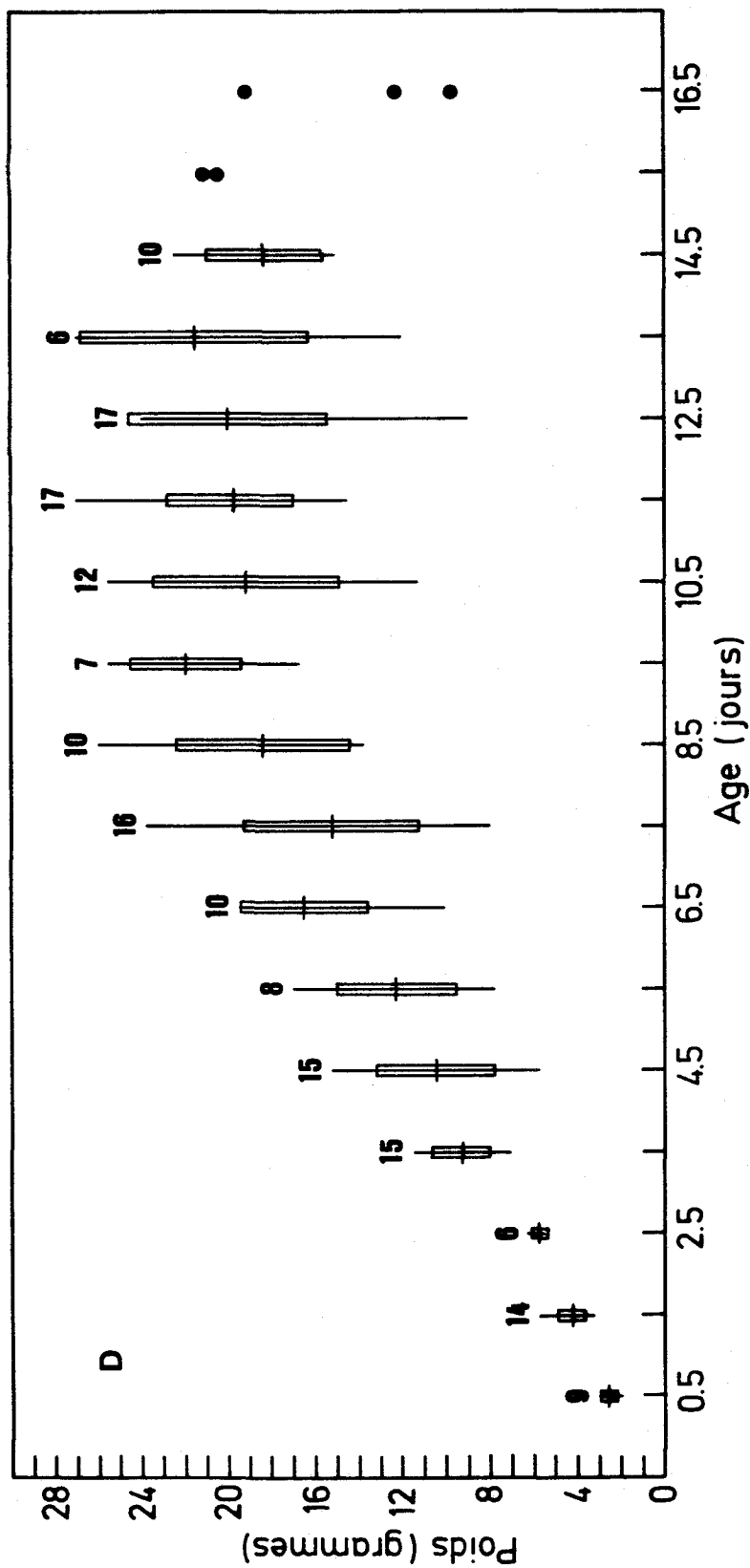


Fig. 6.15. Variation temporelle du poids moyen des poussins de moineaux domestiques (D) et de moineaux espagnols (H). Les lignes horizontales indiquent les moyennes, les verticales correspondent aux amplitudes et les rectangles aux écarts-types.

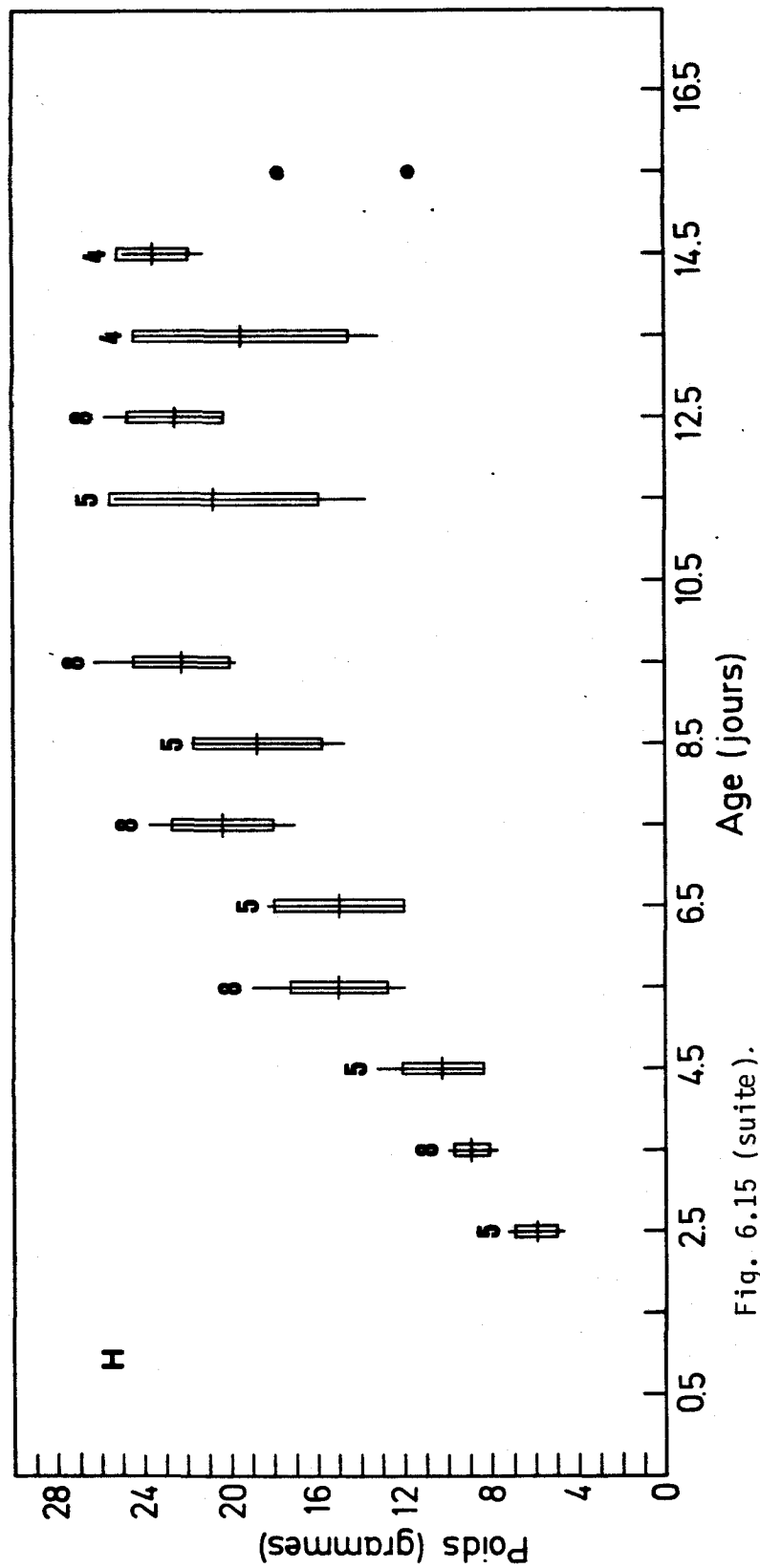


Fig. 6.15 (suite).

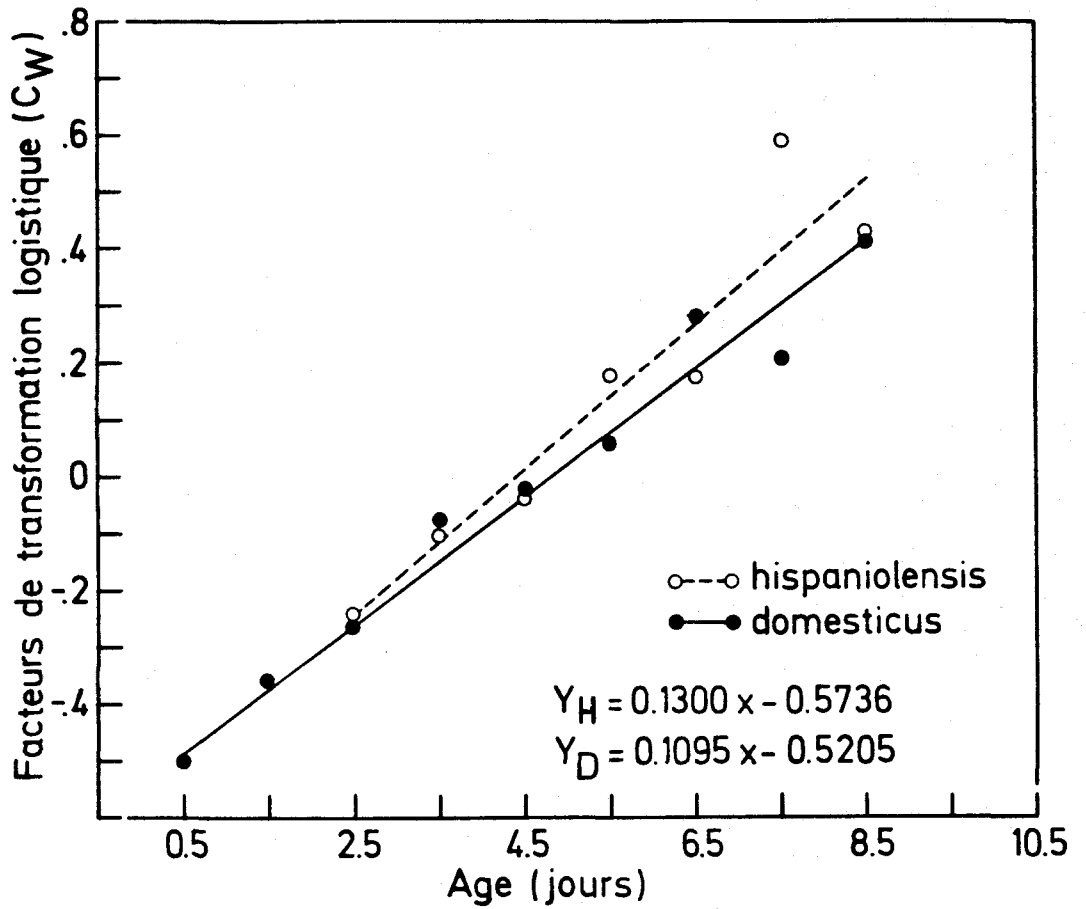


Fig. 6.16. Poids convertis (C_w) de poussins de moineaux domestiques (D) et de moineaux^wespagnols (H) durant la période de croissance (voir texte).

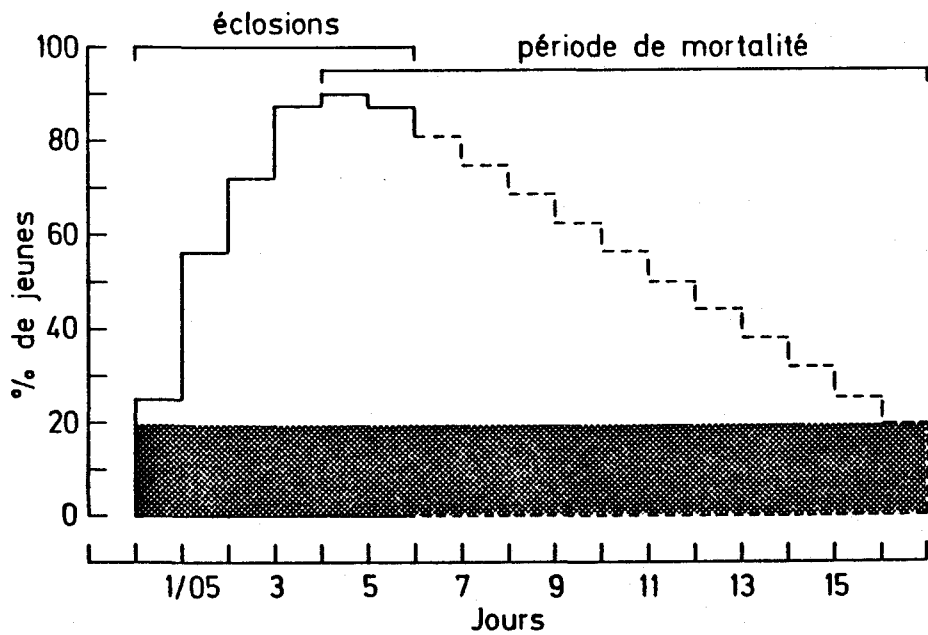


Fig. 6.17. Scénario de la variation temporelle des effectifs de la population de poussins.
En clair : poussins non survivants, en noir : poussins atteignant l'envol.

Tableau 6.10: Budget énergétique journalier moyen d'un poussin de moineau espagnol atteignant (A), ou non (B), l'envol.

Jours	0.5 (a)	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	7.5	8.5	9.5	10.5	11.5	12.5	13.5	14.5 ^(c)	15.5	16.5
A ^(b)	3.48 (5)	5.15	6.81 (5)	7.25 (13)	9.13	11.00(13)	12.68	14.36(13)	15.19	16.03(13)	16.23	16.42	16.61(13)	16.60	16.59(13)	16.55	16.51(13)
B ^(b)	3.48 (5)	3.63	3.77	3.92 (15)	5.08	6.24(15)	7.29	8.34(13)	9.67	11.01 (8)	10.81	10.61	10.41 (5)	11.76	13.10 (2)	13.10 (d)	

(a) Jour des premières éclosions (30 avril).

(b) Kcal /oiseau/jour (taille de l'échantillon); les valeurs non suivies d'une parenthèse sont interpolées.

(c) Certains jeunes ont déjà quitté le nid : leur poids est supposé inchangé depuis leur dernière pesée.

(d) Valeur extrapolée graphiquement.

La nourriture végétale et la nourriture animale ont fourni ces calories. Une évaluation de leur importance respective a donc été tentée. Pour cela, la valeur calorifique moyenne des insectes a été estimée à 5.5. Kcal/g (Kale in Kendeigh et al., 1977), et celle des grains et autres végétaux à 4.3. Kcal/g de poids sec (Kendeigh et al., 1977). De plus, il a été tenu compte de ce que l'apport végétal, faible au début de la période d'élevage, croît avec l'âge des poussins (voir troisième partie). Etant encore mal documentée, sa croissance a été supposée régulière et variant entre 10 et 40 %, ou entre 20 et 80 %, de la nourriture ingérée.

En fonction de ces deux hypothèses, le tableau 6.11 présente la part des deux grandes catégories d'aliments dans la satisfaction des besoins énergétiques des jeunes. Quel que soit le succès de la reproduction, si l'apport végétal varie au cours de la croissance de 10 à 40 %, les besoins estimés en végétaux et en insectes, sont, respectivement, de 31 et de 69 % environ. Par contre, si cet apport va de 20 à 80 %, la part des végétaux ($\approx 59\%$) dépasse alors celle des insectes ($\approx 41\%$). Enfin, concernant le succès de la reproduction, on constate que 21% de jeunes en plus à l'envol (différence de succès entre H I et H II) n'augmenteraient la consommation de la population de poussins que d'environ 6%, soit $\approx 7\%$ pour les végétaux et $\approx 5\%$ pour les insectes. En d'autres termes, de faibles variations dans l'apport alimentaire peuvent se répercuter fortement au niveau du nombre de jeunes produits. Au sein d'une même couvée, une telle régulation démographique doit être favorisée par l'asynchronisme des éclosions.

DISCUSSION

Budgets d'activité et bilans énergétiques : limites méthodologiques

A la question posée dans l'introduction, les résultats acquis jusqu'à présent apportent une réponse préliminaire. Conséquence de problèmes méthodologiques, les estimations des dépenses énergétiques restent cependant perfectibles.

Cela tient, notamment, à ce que la durée de chaque activité n'a pas été mesurée avec une précision maximale. Une erreur, à ce niveau, affecte surtout la mesure de la durée des comportements brefs. Dans l'évaluation des dépenses énergétiques, toutefois, le regroupement de plusieurs activités peut atténuer ce type de biais.

La taille restreinte de certains échantillons limite aussi la portée de ses résultats. De plus, l'observation de l'activité des moineaux n'a couvert qu'une partie du jour. Dès lors, les moyennes obtenues ne sont peut-être pas représentatives de l'ensemble de la journée. Toutefois, concernant la fréquence des nourrissages, l'erreur ainsi commise est peut-être négligeable. Chez le moineau domestique, en effet, d'après les résultats de Summers-Smith (1963 : 84), le nombre horaire de nourrissages est en moyenne de 14.7 pour la journée, et de 14.6 pour la partie du jour correspondant à mes heures d'observation.

D'autre part, la conversion de budgets d'activité en budgets énergétiques entraîne aussi des approximations. Cela est dû tout d'abord aux équations utilisées dans le calcul des dépenses énergétiques qui proviennent principalement d'études réalisées chez le moineau domestique, espèce proche mais néanmoins différente du moineau espagnol (voir première partie). Cela est dû, ensuite à

notre ignorance du coût de certaines activités. C'est le cas, par exemple du coût des petits vols qui a été assimilé à celui du vol, ou encore de celui de la toilette qui a été confondu avec celui du repos. Dans l'état actuel de nos connaissances, cette faiblesse méthodologique ne peut être évitée (Kendeigh et al., 1977).

Toutes les tendances dégagées dans les lignes qui suivent, devront donc être vérifiées sur un échantillon de nids plus important.

Bilans énergétiques

Au cours du cycle de nidification, mâle et femelle ont dépensé plus d'énergie pendant la phase de construction du nid que pendant celle d'incubation des oeufs. Celle-ci apparaît donc comme une période de récupération. Pendant l'élevage des jeunes, l'estimation minimale des dépenses énergétiques des adultes est vraisemblablement trop faible, car il est improbable que le coût de l'élevage soit inférieur à celui de l'incubation. Chez *Phainopepla nitens*, Walsberg (1978) indique en effet que la dépense journalière d'énergie d'oiseaux couvant équivaut à $\approx 75-80\%$ de celle des adultes nourrissant leurs poussins. De son côté, Thiollay (1981), chez *Haliaeetus vocifer*, estime que la charge d'une nichée accroît les dépenses énergétiques d'un adulte de 19 à 29%. Si ces résultats sont transposables aux moineaux, l'hypothèse C.2 (tableau 6.8) serait une meilleure estimation des dépenses énergétiques des adultes en train de nourrir, car C.2 implique des dépenses qui sont de 22.5 % supérieures à celles de C.1.

Lors des différentes phases du cycle de reproduction, les dépenses énergétiques semblent aussi varier d'un sexe à l'autre. Ainsi, pendant la construction du nid, les mâles ont dépensé $\approx 9 - 12\%$ d'énergie en plus que les femelles, et lors de l'incubation $\approx 3 - 5\%$ en moins.

La population étudiée comportait deux classes d'âge : des adultes et des poussins. Connaissant la composition de leur nourriture, la comparaison de leurs besoins énergétiques respectifs permet d'évaluer leur impact sur les cultures. Pour effectuer cette comparaison, nous prendrons la valeur minimale de leur différence, c'est-à-dire l'écart entre l'estimation minimale des besoins énergétiques des adultes et l'estimation maximale de ceux des poussins. Dans ce cas, l'estimation minimale implique un taux de mortalité adulte de 10% et l'hypothèse d'activité C.1, tandis que l'autre concerne l'hypothèse H II et une consommation de nourriture végétale variant, au cours de la croissance, de 20 à 80%. Pour chacune de ces estimations, un coefficient de conversion alimentaire de 0.67 a été adopté. De cette comparaison, il ressort qu'en 32 jours, la population d'adultes (8046 ex. au départ) aurait consommé 2002 kg d'aliments végétaux, essentiellement des grains de céréales, et 65 kg d'insectes, tandis qu'en 17 jours, les poussins (18 426 à la naissance et 4 358 à l'envoi) auraient reçu 321 kg d'aliments végétaux et 226 kg d'insectes. En d'autres termes, les poussins auraient requis 14% de la consommation totale des produits végétaux et 78% de celle des insectes. Au Kazakhstan, pendant la saison de nidification, les besoins énergétiques des poussins et des juvéniles du moineau espagnol s'élèvent à 23% environ de ceux de la population (Wiens et Dyer, 1977). Dans ce cas également, les jeunes sont partiellement insectivores (Gavrilov, 1963). Chez le moineau domestique, pendant le cycle de reproduction, la consommation des adultes en nourriture végétale est environ 15 fois supérieure à celle des jeunes élevés jusqu'à l'indépendance (Kendeigh et al., 1977).

En conclusion, c'est la satisfaction des besoins énergétiques des moineaux adultes qui est cause des plus grandes pertes en grains

dans les champs de céréales. D'un point de vue agronomique, c'est un résultat qu'il convient de souligner, car une protection des céréales précoces, basée sur le dénichage des poussins, a peu de chances de limiter fortement ces pertes.

Incidence du vent

Parmi les facteurs climatiques, seul le vent semble avoir fortement influencé le succès de la reproduction. Comme nous l'avons vu la diminution de la fréquence des nourrissages va de pair avec l'augmentation de sa vitesse. Cette réduction n'a probablement pas été compensée par l'apport de proies plus grandes, car elle s'est accompagnée d'une diminution du nombre de jeunes.

Par vent fort, le vol exige sans doute un supplément d'énergie important, que les oiseaux ne peuvent peut-être pas fournir, ou qu'ils doivent compenser par une augmentation du temps de repos. La taille de la nichée serait ainsi limitée par les capacités physiques des parents. Cette hypothèse a reçu un début de confirmation chez une espèce au moins : l'aigle pêcheur (Thiollay, 1981). Chez le moineau domestique, les résultats de Seel (1969, 1970) suggèrent aussi une limite énergétique aux capacités parentales : selon cet auteur, la fréquence des nourrissages n'augmente plus dans les nichées de plus de trois jeunes. Pour Seel, cependant la fatigue des adultes n'en serait pas responsable. Il s'agirait plutôt d'une adaptation procurant un maximum de nourriture sans attirer l'attention des voisins par des va-et-vient trop fréquents. Personnellement, je préfère retenir l'hypothèse de la fatigue parentale, car elle a le mérite d'être plus facilement vérifiable. En outre, chez cette espèce, elle s'accorde bien avec un taux de mortalité adulte plus fort en période de reproduction (Gramet, 1973). Chez l'hirondelle de fenêtre, le taux de survie est plus faible pour les femelles qui font deux couvées (Bryant, 1979); encore une observation qui suggère des capacités parentales limitées.

Le vent, par ailleurs agit peut-être aussi sur l'activité des arthropodes proies. S'il la freine, comme le fait la température, il pourrait les rendre moins vulnérables à leurs prédateurs. En ce qui concerne la température, cet effet a été observé chez la mésange charbonnière chassant des araignées (Avery et Krebs, 1984).

Le vent mérite encore une dernière remarque : dans les différentes colonies de moineaux d'Oranie, il n'a pas pu perturber la reproduction de la même manière. Dans beaucoup d'entre elles, en effet, l'élevage des jeunes au nid s'était achevé début mai, donc avant l'arrivée des jours venteux (cf. cinquième partie, le synchronisme régional de la reproduction).

Parades

Comme le moineau domestique (Seel, 1969; obs. pers.) le moineau espagnol mâle recommence à parader dans la seconde moitié de la période d'élevage des jeunes. Chez les deux espèces, la posture adoptée ressemble à celle utilisée lors de la formation du couple. Chez le mâle, la réapparition de ce comportement et son intensification accompagnent, semble-t-il, une diminution de son rôle dans l'élevage des jeunes : à la fin de cette phase, les cinq femelles observées nourrissaient seules. Les mâles disparus n'étaient probablement pas tous morts car, dans le même temps, de nombreux mâles paraient en différents points de la haie.

D'après Seel (1969), un tel comportement stimulerait la femelle à se reproduire à nouveau et le plus tôt possible. Cette stimulation faciliterait ainsi un maximum de pontes par saison de reproduction. Une telle fonction serait également avantageuse pour le moineau espagnol, car son habitat ne reste, semble-t-il, pas longtemps favorable à la reproduction. Mais ce comportement peut aussi avoir des effets négatifs, notamment sur la production de jeunes : une nichée nourrie par la seule femelle a probablement un taux de réussite plus faible qu'une nichée ravitaillée par les deux adultes, surtout lorsque les conditions climatiques sont défavorables. C'est le cas, par exemple, chez la rousserolle verderolle (Dowsett-Lemaire, 1981) et le martin-pêcheur (Libois-Hallet, 1984). Dès lors, ce comportement ne joue-t-il pas aussi le rôle d'un facteur de régulation de la taille des nichées et, dans l'affirmative, n'est-il pas influencé par la densité de la population ?

Remarques finales

Si l'impact potentiel d'une population de moineaux espagnols a pu être approximativement évalué, il reste encore à le préciser et à le traduire en termes d'impact réel. Pour cela, il faudra notamment considérer les aspects qualitatifs de la consommation, c'est-à-dire évaluer la quantité de grains gaspillée et celle mangée sur le sol après la récolte. Est également souhaitable une meilleure connaissance des variations du régime alimentaire des jeunes et des adultes, en particulier sous l'angle du rapport grains/proies et sous celui des ressources alimentaires disponibles et accessibles. Enfin, les déprédations aviaires n'étant pas localisées au hasard (voir deuxième partie), les variations de leurs patrons de distribution méritent aussi d'être mieux documentées (Wiens et Dyer, 1977).

SEPTIEME PARTIE

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GENERALES

DISCUSSION GENERALE

Cette discussion est centrée sur certains résultats de l'analyse de la reproduction des moineaux, qui, jusqu'à présent, n'avaient pas retenu suffisamment notre attention. Elle aborde aussi certains problèmes liés aux stratégies reproductives des moineaux, ainsi qu'aux stratégies adaptatives des oiseaux granivores.

Chronologie de la reproduction

Début de la nidification

L'examen des conditions climatiques et des dates de reproduction durant les trois années d'études, suggère qu'un printemps chaud et sec, comme il le fut en 1977 et 1983, provoque une nidification plus précoce des moineaux espagnols et des moineaux domestiques. La durée du jour ne serait donc pas le seul facteur responsable de son déclenchement. Chez le moineau domestique, les travaux de Threadgold (1960) confirment ces conclusions en montrant que l'effet de la longueur du jour sur le cycle testiculaire de cette espèce peut être modifié par la température et l'ensoleillement, la température ayant la plus grande importance.

Dans la reproduction de cet oiseau, les études de terrain ont aussi souligné le rôle de ce dernier facteur climatique (Pinowski, 1968; Seel, 1968 b; Mackowicz et al., 1970). Mais, au moment de la formation des oeufs, il n'explique probablement pas toute la variation locale dans le début des saisons de reproduction (Murphy, 1978).

Température et pluviosité sont des facteurs qui agissent aussi sur l'aspect de la végétation. Celui-ci pourrait donc à son tour, en informant les oiseaux de l'opportunité de se reproduire, les stimuler à le faire (Morel et Bourlière, 1955; Morel et Morel, 1973). Ce lien possible entre développement de la végétation et début de la ponte a été étudié chez quatre espèces de mésanges : la charbonnière, la bleue, la nonnette et la noire (Schmidt, 1984). Pour ces espèces, c'est avec l'apparition des feuilles des espèces d'arbres les plus communs de la région que ce début semble le mieux synchronisé. Mais ce synchronisme n'implique pas que la vue de la pousse des feuilles stimule la ponte des oeufs, car, à quelques exceptions près, les mésanges commencent à pondre avant cette poussée (ibidem).

D'autre part, les conditions climatiques printanières influencent aussi la quantité de nourriture disponible et accessible aux oiseaux.

Lorsque celle-ci est élevée, la date de ponte du premier oeuf est plus précoce. C'est en effet la conclusion qui se dégage des expériences d'addition de nourriture qu'ont menées, respectivement, Källander (1974) sur la mésange charbonnière, Yom-Tov (1974) sur la corneille noire, von Brömssen et Jansson (1980) sur la mésange boréale et sur la mésange huppée.

La qualité de la nourriture est aussi un facteur à prendre en considération, car il pourrait influencer la physiologie de la femelle. Chez le quelea, par exemple, Jones et Ward (1976) considèrent que l'installation réussie d'une colonie dépend d'une disponibilité suffisante en ressources protéiniques pour les femelles. Celles-ci pourraient alors accumuler les réserves nécessaires pour débiter et soutenir l'effort de la production d'oeufs. Pour ces auteurs, ces ressources doivent provenir des insectes, car la nourriture végétale, si elle fournit suffisamment de calories aux oiseaux, n'est pas assez riche en protéines. Cela vaut peut-être aussi pour le moineau domestique, car les femelles de cette espèce trouvent les insectes fort attractifs (Pinowska, 1975).

Fin de la nidification

La fin de la saison de reproduction mérite aussi quelques remarques. Chez le moineau domestique, elle ne semble pas essentiellement hâtée par de fortes températures et la diminution de la capacité de travail qui en résulte (Murphy, 1978). Selon cet auteur, la quantité et la qualité de la nourriture peuvent être des facteurs plus importants. En faveur de cette hypothèse, on dispose déjà de plusieurs observations : par exemple, l'étalement de la reproduction de Passer luteus, liée apparemment à une saison des pluies prolongée (Morel et Morel, 1973), ainsi que, dans des conditions alimentaires favorables, l'extension de la nidification de Passer montanus (Wong, 1983). Cette hypothèse n'est cependant pas généralisable à toutes les espèces. Ainsi, Ploceus cucullatus, en volière, cesse de nicher à la fin de l'été quelle que soit l'abondance de nourriture et de matériaux pour le nid (Collias et Collias, 1970). Il en va sans doute de même dans la nature, car ses colonies sont déjà inactives en mai alors que la saison sèche n'arrive pas avant juillet (Hall, 1970).

Chez le moineau domestique, en saison anormalement sèche, la nidification ne semble pas s'achever plus rapidement. Cette conclusion, toutefois, ne vaut peut-être pas pour tous les couples. Les deuxièmes pontes, en effet, furent moins nombreuses en année sèche. Mais le climat n'en est probablement pas le seul facteur responsable : un rajeunissement de la population peut aussi avoir provoqué cette réduction. Pour clarifier ce problème et ceux précédemment évoqués, une étude à plus long terme est donc nécessaire.

Reproduction coloniale

Défini comme "une concentration importante de nids d'une même espèce en un endroit donné" (Morel et Morel, 1973), ce mode de reproduction présente de nombreuses variantes (Wiens et Johnston, 1977). D'après ces derniers auteurs, son développement est étroit-

tement associé aux caractères du milieu tels que les sites de nidification et la distribution des ressources alimentaires. Le système social des parents pour collecter la nourriture des jeunes l'influence aussi (Morel et Morel, 1973). Reprenant les idées de Crook et de Lack, résumées par Wiens et Johnston (1977), et celles de Morel et Morel (1973), la figure 7.1 schématise ces interactions. Ainsi, lorsque la nourriture est distribuée plus ou moins régulièrement et/ou limitée en quantité, les individus ont intérêt à s'alimenter seuls et à se disperser pour nicher. Si leurs nids sont facilement accessibles aux prédateurs, cette dispersion accroît en outre leur sécurité. D'après les résultats des expériences de Tinbergen et al. (1967), l'espacement des nids peut en effet constituer une forme de camouflage.

Lorsqu'une espèce peut rendre ses nids moins accessibles à la prédation (nids cryptiques, ou construits dans des arbres), une nidification en colonie lâche peut être avantageuse, car ses membres peuvent alors organiser une défense commune des nids. Anderson et Wiklund (1980) interprètent dans ce sens le meilleur succès reproductif des couples coloniaux de Turdus pilaris.

En revanche, lorsque la nourriture est distribuée en taches plus ou moins imprévisibles, l'alimentation grégaire est théoriquement plus profitable que l'alimentation solitaire (Horn, in Blondel, 1979), surtout si les individus disposent d'un jabot où stocker la nourriture qu'ultérieurement ils régurgiteront aux jeunes. De plus, dans les endroits où les sites préférés de nidification sont peu accessibles aux prédateurs, l'alimentation grégaire peut s'accompagner d'une nidification coloniale. Une concentration de nids importante peut d'ailleurs constituer une protection contre la prédation. Dans ce cas, en effet, le volume de la proie est tel que les prédateurs sont dépassés par l'évènement. Le moineau espagnol (cette étude) et le Quelea quelea (Morel, 1968) offrent des exemples d'une telle possibilité.

Des organisations coloniales différentes peuvent aussi se présenter dans le même milieu. A cet égard, le cas de nos deux moineaux est particulièrement exemplaire (voir cinquième partie), mais il n'est pas unique: ce genre de contraste s'observe en effet chez d'autres espèces, par exemple entre Ploceus cucullatus et Quelea quelea (Morel et Morel, 1973), ainsi qu'entre Agelaius phoeniceus et A. tricolor (Orlans, 1961). Dans ce dernier cas, une espèce, A. phoeniceus, est territoriale. Chez Passer hispaniolensis, Quelea quelea et Agelaius tricolor, les nids sont non seulement concentrés mais aussi en nombre très important.

D'une espèce à l'autre, leur organisation spatiale peut cependant présenter des différences notables. La densité des nids par arbre de Passer hispaniolensis, par exemple, évoque un peu celle de Quelea quelea. Mais la distribution des arbres, en revanche, est plutôt comparable à celle des colonies de Ploceus cucullatus: elle est en effet fort souvent linéaire. Les colonies de moineaux espagnols réalisent ainsi un compromis entre une densité maximale et une dispersion maximale des nids. Ce compromis permet une alimentation grégaire tout en réduisant la longueur des déplacements. En périphérie d'une colonie allongée, la diminution de la nourriture due aux déprédations doit en effet s'amortir plus rapidement que dans le voisinage d'une colonie circulaire.

Synchronisme de la reproduction

Dans beaucoup de colonies d'oiseaux granivores, la reproduction est fortement synchronisée. C'est le cas par exemple chez Agelaius tricolor (Orians, 1961; Payne, 1969), Passer hispaniolensis (Gavrilov, 1963; cette étude), Quelea quelea (Ward, 1965; Jones et Ward, 1976). Chez d'autres espèces coloniales, en revanche, cette synchronisation est beaucoup moins marquée : c'est le cas, notamment chez Passer domesticus (Seel, 1968; cette étude), Passer luteus et Ploceus cucullatus (Morel et Morel, 1973). Cette dichotomie schématisée en fait une réalité plus complexe et beaucoup moins rigide. Nos deux moineaux en offrent un bel exemple, car le synchronisme de la reproduction des petites colonies de moineaux espagnols est comparable à celui de certaines colonies de son congénère (Alonso, 1983). Ce synchronisme ne varie pas seulement dans l'espace, il fluctue aussi d'une année à l'autre : ainsi, chez Passer montanus (Pinowski, 1966) et chez Sturnus vulgaris (Tahon et al, 1978), il est beaucoup plus net les années de beau temps.

Cette synchronisation présente-t-elle un avantage sélectif positif ou bien n'est-elle que le résultat proximal d'une forte tendance grégaire ? Enfin, ne s'agirait-il pas d'une réponse commune à des facteurs de déclenchement de la reproduction (Emlen et Demong, 1975) ? En étudiant ce problème chez Riparia riparia, un insectivore, ces derniers auteurs ont montré que le succès reproducteur moyen est fonction du degré de synchronisme intracoloniaux. Ce dernier présente donc un intérêt adaptatif. Toujours selon ces auteurs, grâce à l'alimentation grégaire, ce synchronisme maximalise la possibilité de découvrir une nourriture localisée. De ce point de vue, les derniers nicheurs seraient désavantagés. Ils se retrouvent pour ainsi dire seuls et, par conséquent, privés des bénéfices potentiels de ces découvertes grégaires.

Ces conclusions s'appliquent-elles aussi aux oiseaux dits granivores, mais insectivores pour nourrir leurs jeunes ? En d'autres termes, leurs colonies jouent-elles le rôle de centre d'information ? Dans un tel centre, les individus ignorant la localisation des taches de nourriture pourraient s'associer aux oiseaux plus avertis en la matière et profiter ainsi de leur expérience (Ward, 1965). Pour Quelea quelea, cette hypothèse a reçu un début de confirmation, car un groupe dans lequel seuls quelques individus ont une expérience préalable exploite immédiatement la plus profitable de deux sources de nourriture offerte (De Groot, 1980).

La réduction des pertes dues à la prédation peut constituer un autre avantage du synchronisme de la reproduction. Chez Agelaius phoeniceus, par exemple, l'impact de la prédation est proportionnellement plus important après le pic de la nidification que pendant celui-ci (Robertson, 1973).

Par ailleurs, le synchronisme de la reproduction existe aussi chez des espèces qui, comme le moineau friquet, ne sont pas grégaires pour nourrir leurs jeunes (Pinowski, 1966). Dans ce cas, il résulte probablement de facteurs à action immédiate ("proximate factors"). Cela explique sans doute que la reproduction du friquet soit plus fortement synchronisée les années de beau temps.

Stratégies reproductives des moineaux

Les données actuellement disponibles indiquent que la fécondité du moineau espagnol est plus faible que celle de son congénère. Cela suggère que le moineau domestique investit moins dans la survie des adultes que l'autre espèce. En d'autres termes, le moineau espagnol semble avoir une stratégie reproductive qui tend plus vers le type K que celle du moineau domestique. A première vue, cela paraît contredire la théorie de Mac Arthur et Wilson (1967), car le premier vit dans le milieu le plus contraignant. Mais cela s'explique : par son comportement nomade, le moineau espagnol dispose d'une réponse efficace aux contraintes du milieu. De plus, chez lui, mue et reproduction ne se recouvrent pas comme elles le font chez le moineau domestique : il s'agit là d'un fait qui avantage probablement le nomadisme (Alonso, 1984 b).

Par ailleurs, ce n'est pas la première fois que la théorie de Mac Arthur et Wilson est ainsi nuancée. En effet, Barbault (1976) nous avait déjà expliqué que les lézards sont surtout des stratèges K dans les milieux arides au climat imprévisible et des stratèges r dans les milieux tropicaux stables. De leur côté, Blondel et Isenmann (in Blondel, 1979) ont montré que, par rapport aux populations continentales, les populations insulaires de Parus caeruleus et de Parus ater diminuent leur effort de reproduction. L'adoption de traits démographiques du type K est aussi invoquée pour Parus montanus en Finlande (Orell et Ojanen, 1983). D'après ces auteurs, lorsque les conditions du milieu se détériorent, cette mésange tend en effet à suspendre son effort reproductif. En Belgique, dans les Hautes Fagnes, lorsque les conditions climatiques sont particulièrement mauvaises, il arrive même que la nidification de Fringilla coelebs se bloque complètement (Mairy, 1969). Ces deux derniers exemples nous montrent de surcroît que l'adoption de traits démographiques du type K peut aussi n'être que passagère.

Stratégies adaptatives des oiseaux granivores

Les stratégies adaptatives des oiseaux granivores intègrent différentes composantes. Il est donc logique de vouloir les analyser globalement. A partir de 21 caractères morphologiques, écologiques et éthologiques, Wiens et Johnston (1977) ont tenté une telle approche pour 26 espèces plus ou moins granivores. Pour traiter leur matrice de données (tableau 7.1), ils ont eu recours à l'analyse en composantes principales.

Dans une partie restreinte de l'espace des trois premières composantes, leurs résultats montrent que les espèces commensales ou pestes constituent quatre pics adaptatifs différents. Il s'agit des modes Passer-Columba, Quelea, Corvus et Agelaius-Spiza.

Le mode Passer-Columba. Il concerne les moineaux domestiques, espagnols et friquets, ainsi que le pigeon biset. Tous ces oiseaux partagent une forte tendance à former des bandes et à constituer des dortoirs, parfois en compagnie d'autres espèces. Tous ont au moins un jabot fonctionnel et, potentiellement, peuvent renouveler rapidement leur population. Ils nichent d'habitude dans les constructions humaines, sont très éclectiques dans le choix du site de leur nid, et occupent les zones de transition entre milieux différents. Ils ne montrent jamais de dimorphisme de taille corporelle important, ni de polygamie.

Le mode Corvus. Les trois espèces de corvidés considérées (choucas des tours, corbeau freux, corneille noire) ne sont que sporadiquement granivores. Elles sont éclectiques dans le choix du site de nidification et apprécient les milieux de transition. Enfin, elles ne font qu'une seule ponte et n'ont pas de jabot distinct.

Le mode Agelaius-Spiza. Les deux Agelaius et Spiza americana n'ont pas de jabot distinct, ne sont pas strictement granivores, ne sont pas éclectiques dans le choix des sites de nid. Par contre, ils sont polygames, et ils fréquentent les milieux de transition.

Le mode Quelea. Cette espèce révèle un comportement grégaire particulièrement marqué. A la différence du groupe Passer-Columba, elle ne niche cependant pas dans les édifices et ne montre pas d'éclectisme dans le choix du site de nidification.

D'après Wiens et Johnston (1977), ce type d'analyse permet certaines prévisions. Ainsi, si l'on accroît les ressources en grains de certains milieux, les espèces proches des pics adaptatifs ont des chances d'acquiescer le statut de commensal ou de peste.

Cette synthèse des stratégies adaptatives des oiseaux granivores mérite cependant quelques remarques. Ainsi, la matrice de données sur laquelle elle repose est entachée d'imprécisions et d'erreurs. L'absence de contraste, au niveau du bec, entre le moineau domestique et le moineau espagnol est une première lacune à signaler (voir première partie). En outre, sur le plan de la nourriture animale, l'existence d'une différence entre le moineau domestique et le moineau espagnol n'est pas prouvée. En hiver, en effet, ce type de nourriture ne semble jouer de rôle important ni chez le moineau domestique (Keil, 1972 ; Pinowska, 1975), ni chez son congénère (voir troisième partie).

D'autre part, la nidification dans les cavités des constructions n'est pas l'apanage du seul moineau domestique. Comme cela a déjà été dit (cinquième partie), le moineau espagnol peut aussi y nicher.

De plus, cette matrice de données ignore le comportement nomade de cette dernière espèce, comportement qui la rapproche ainsi de Quelea quelea.

Quant à la tendance du moineau domestique à s'associer en bandes mixtes, elle ne me paraît pas évidente.

Enfin, toujours dans cette matrice de données, Petronia petronia est considéré comme un migrateur. Cela n'est vrai, semble-t-il, qu'au Proche-Orient (Heinzel et al., 1972). En Europe et en Afrique du Nord, par contre, cette espèce a la réputation d'être sédentaire (Peterson et al., 1971; Heim de Balsac et Mayaud, 1962).

Lors de la projection des espèces dans l'espace des trois premières composantes, ces lacunes sont évidemment des sources de distorsions.

Cette synthèse souffre aussi d'un excès de simplification et de rigidité. En effet, chaque variable n'étant codée qu'au moyen de deux classes, les nuances traduisant la situation réelle ne peuvent

être exprimées. Une variable comme le mode de reproduction colonial, par exemple, recouvre en fait des réalités fort différentes, notamment en ce qui concerne l'importance des effectifs de nicheurs et leur organisation spatio-temporelle (voir par exemple Morel et Morel, 1973).

En conclusion, ce genre de synthèse me semble prématuré. Et cela est dû en grande partie à nos connaissances encore trop fragmentaires des stratégies adaptatives des différents granivores.

Des synthèses moins ambitieuses sont cependant possibles, car quelques granivores ont été bien étudiés. Ainsi, on peut par exemple comparer la "parenté" écologique de quelques oiseaux de deux zones semi-arides, l'une tropicale et l'autre méditerranéenne. En l'occurrence, j'ai choisi Passer luteus, Ploceus c. cucullatus et Quelea quelea pour la première, Passer domesticus et Passer hispaniolensis pour la seconde. Chacune des cinq espèces a été caractérisée par trente variables. Celles-ci ont été codées en 2, 3 ou 4 modes (tableau 7.2). La matrice de données (annexe 7.1) résultant de ce codage a ensuite été soumise à un programme d'analyse de groupes (P2M du logiciel BMPD, Dixon et Brown, 1977).

La figure 7.2 présente le phénogramme obtenu par ce procédé. L'existence de deux groupes y apparaît clairement. L'un comporte les trois Passer, l'autre Quelea quelea et Ploceus c. cucullatus. Dans le premier, Passer domesticus et Passer luteus sont au même niveau ; cela suggère "l'équivalence écologique" de ces deux moineaux. Vu leur parenté phylétique, il ne s'agit évidemment pas d'une simple convergence. Passer hispaniolensis, de son côté, occupe une position intermédiaire entre ces deux Passerinae et les deux Ploceinae. Celle-ci est plus proche du premier taxon que du second : cela tient à leur parenté ainsi qu'aux conditions bioclimatiques de l'Oranie. Celles-ci, en effet, ne permettent sans doute pas le développement de stratégies adaptatives entièrement similaires à celles observées en Afrique tropicale. Au Kazakhstan (Gavrilov, 1963), le moineau espagnol établit des colonies de plusieurs dizaines de milliers de nids : ce fait plaide en faveur d'une possibilité de plus grande convergence écologique entre le moineau espagnol et, par exemple, Quelea quelea. Il traduit aussi toute la souplesse des stratégies adaptatives.

Tableau 7.1 : La matrice de données de Wiens et Johnston (1977) : occurrence (X) et absence (tiret) de caractères chez une variété d'espèces plus ou moins granivores (1).

Species	Morphology		Dietary opportunism			Distribu-tional opportunism		Reproductive biology			Social organization										
	Large bill	Crop	Sexual size dimorphism	Eats grass seeds	Seed opportunism	Animal food only in breeding season	Animal food at any time	Migrant	Nomadic	Ecologically ecotonal	Single brooded	Edificial nesting	Nest site versatility	Rapid population turnover	Feeding flocks outside breeding season	Feeding flocks during breeding	Associates in mixed flocks	Feeding flocks > 5000	Roosting centers	Colonial breeding	Polygynous
<i>Tympanuchus cupido</i>	-	X	X	X	X	X	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	-	X	
<i>Colinus virginianus</i>	-	X	X	X	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-
<i>Columba livia</i>	-	X	-	X	X	-	-	-	-	X	-	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-
<i>Eremophila alpestris</i>	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-
<i>Corvus frugilegus</i>	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-
<i>C. monedula</i>	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-
<i>C. corone</i>	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	-	X	-	X	-	-	-
<i>Agelaius phoeniceus</i>	X	-	X	-	X	-	X	X	X	X	-	X	-	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>A. tricolor</i>	-	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	-	-	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X
<i>Passer domesticus domesticus</i>	-	X	-	X	X	-	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-
<i>P. d. bactrianus</i>	-	X	-	X	X	X	-	X	-	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-
<i>P. montanus</i>	-	X	-	X	X	X	-	X	-	X	-	X	X	X	X	-	X	-	X	X	-
<i>P. hispaniolensis</i>	-	X	-	X	X	X	-	X	-	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-
<i>P. ammodendri</i>	X	X	-	X	X	X	-	X	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Quelea quelea</i>	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	-
<i>Petronia petronia</i>	-	X	-	X	X	X	-	X	-	X	X	-	-	X	X	X	-	X	X	X	-
<i>Spiza americana</i>	X	-	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	-	X	X	X	-	X	X	X	X
<i>Carduelis tristis</i>	-	-	-	-	X	-	-	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-
<i>Acanthis flammea</i>	-	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	X	X	-	X	-	X	-	-
<i>Emberiza citrinella</i>	-	X	-	X	-	X	-	X	X	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	-	-
<i>Coccothraustes vespertinus</i>	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamospiza melanocorys</i>	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-
<i>Amphispiza belli</i>	-	-	-	-	X	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melospiza melodia</i>	-	X	-	X	X	-	X	X	-	X	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-
<i>Calcarius lapponicus</i>	-	X	-	X	-	-	X	X	-	-	X	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-

(1) En gras, données méritant des corrections.

Tableau 7.2 : Classes utilisées pour chaque variable.

VARIABLE	CLASSE 1	CLASSE 2	CLASSE 3	CLASSE 4
Poids (g)	10 - 20	20 - 30	30	
Statut du couple	monogame	polygame		
Mode de reproduction	solitaire	colonial		
Durée de la saison de reproduction	courte	moyenne	longue	
Dispersion des arbres occupés	ponctuelle ou en succession linéaire	en surface	mixte	
Nombre moyen de nids dans la colonie	de quelques dizaines à plus d'une centaine	de quelques centaines à plusieurs milliers	plus de 10.000	
Nombre moyen de nids par arbres	de un à quelques-uns	de quelques dizaines à plusieurs centaines	de quelques-uns à plusieurs milliers	
Comportement :				
- en dehors de la période de reproduction	nomade	sédentaire		
- pendant la période de reproduction	nomade	sédentaire	mixte	
Synchronisme de la reproduction	faible	fort		
Nids dans les constructions	jamais ou parfois	le plus souvent		
Nids près d'un point d'eau	parfois	toujours		
Nids dans les arbres épineux	parfois	le plus souvent		
Nids :				
- forme	coupe	boule		
- entrée	apico-latérale	tournée vers le bas		
- mode de construction	à partir d'une plateforme	à partir d'un anneau		
- matériaux utilisés	branchettes de bois mort	feuilles ou tiges vertes		
- mise en place des matériaux	entassement	tissage		
- chambre intérieure	oui	non		
Parents construisant :				
- partie extérieure	mâle	femelle	mâle et femelle	
- chambre intérieure	mâle	femelle	mâle et femelle	aucun

Tableau 7.2 :(suite).

VARIABLE	CLASSE 1	CLASSE 2	CLASSE 3	CLASSE 4
Reproduction :				
- Taille modale de ponte	moins de 3	3 ou 4	plus de 4	
- incubation	femelle	mâle et femelle		
- élevage	surtout la femelle	mâle et femelle		
- durée moyenne de l'élevage au nid (en jours)	moins de 16	plus de 16		
- nombre journalier de nourrissages des jeunes (en jours)	moins de 20	plus de 20		
- mode du nourrissage des poussins	régurgitation et directement	régurgitation		
- type de nourriture des poussins	essentiellement insectes	insectes + graines		
- lieu de collecte de la nourriture	à proximité de la colonie	à distance de la colonie		
- système social des parents pour collecter la nourriture	solitaire ou petits groupes	grégaire		

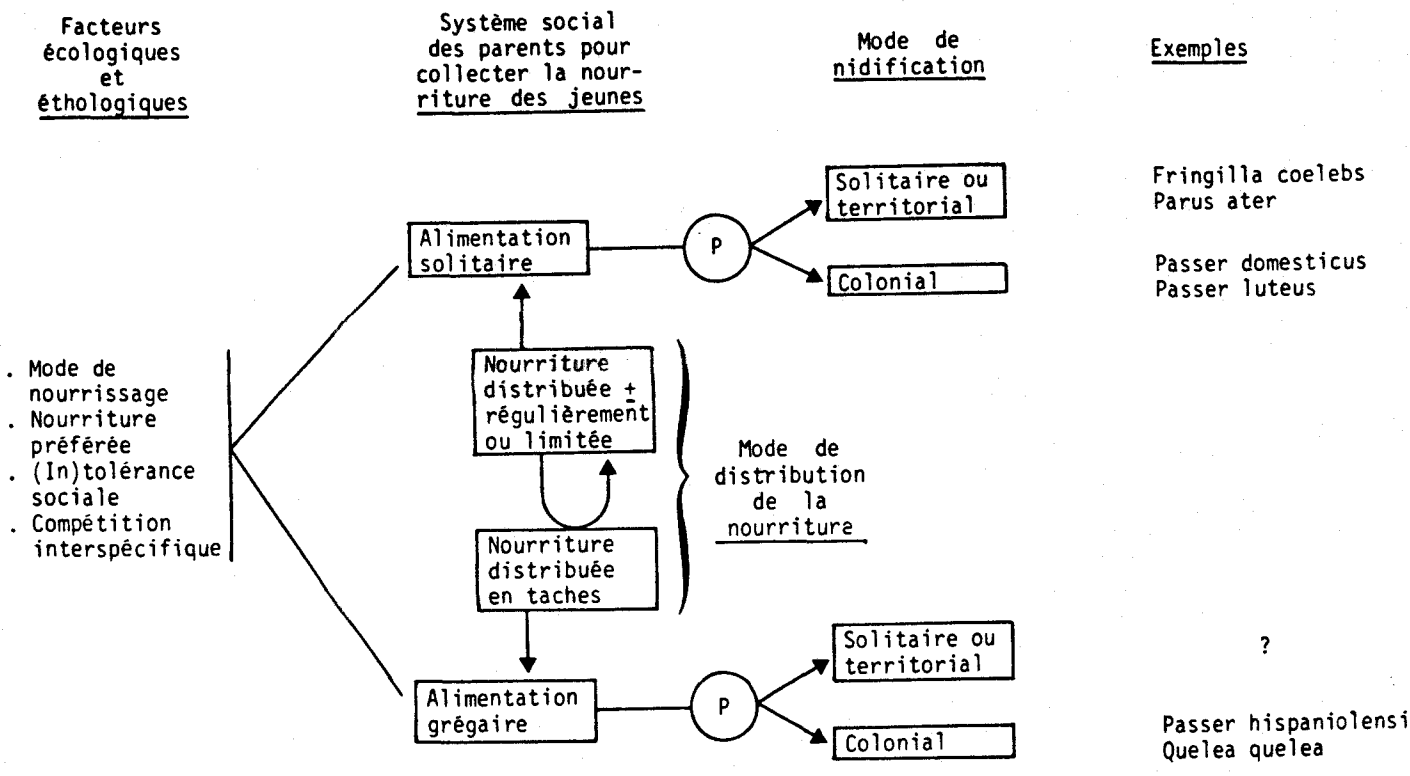


Fig. 7.1 : Schéma des filières de nidification.

P = prédation.

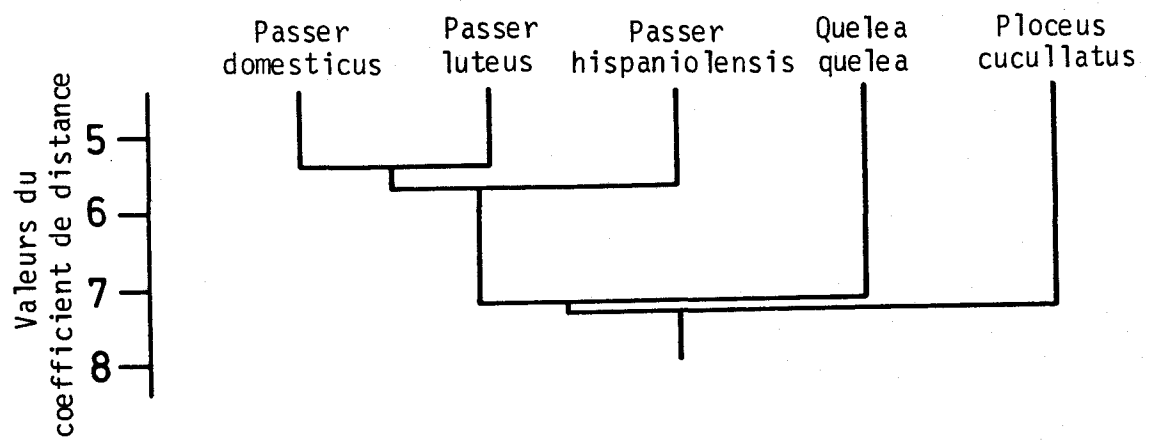


Fig. 7.2 Dendrogramme réalisé grâce à la méthode des relations moyennes, avec utilisation du coefficient de distance.

CONCLUSIONS GENERALES ET RESUME

L'explosion démographique de cette fin du XXème siècle oblige l'homme à accroître les rendements agricoles. Faute de pouvoir résoudre le vrai problème, c'est-à-dire l'évolution numérique de sa propre espèce, il tente d'atteindre partiellement cet objectif en s'opposant aux ravageurs des cultures.

Pour être efficace, cette opposition doit être basée sur une connaissance suffisante de leurs systèmes d'exploitation. Elle seule, en effet, permettra de développer une stratégie de protection des récoltes, bref une réponse aux déprédateurs qui soit écologiquement et économiquement acceptable.

Dans une première approche, l'étude de ces systèmes peut passer, par exemple, par l'analyse des stratégies alimentaires et reproductives des ravageurs présumés. En ce qui concerne les moineaux d'une zone semi-aride, l'ouest algérien, c'est ce que j'ai tenté de faire dans ce travail.

Prologue indispensable, la première partie de celui-ci traite de la morphologie externe des moineaux. L'examen du plumage des mâles, ainsi qu'une analyse biométrique de cinq caractères morphologiques, confirment l'existence, en Oranie, de deux populations de moineaux phénotypiquement distinctes, une qui peut être qualifiée de Passer domesticus et l'autre de P. hispaniolensis. Ce contraste n'empêche toutefois pas certaines similitudes : les mâles des deux taxa présentent, en effet, une variation géographique parallèle de la longueur des rémiges et des rectrices.

La deuxième partie aborde le problème des dégâts dûs aux oiseaux granivores dans les champs de céréales. Il ressort de cette analyse que :

- certaines parcelles ont plus de "chances" que d'autres de subir des déprédations importantes de la part des oiseaux granivores,
- lorsqu'elles n'avoisinent pas une colonie, le pouvoir attractif de ces parcelles est lié à leur rendement en grains, ainsi qu'à la présence de perchoirs dans leurs parages,
- à l'intérieur des parcelles, les déprédateurs attaquent de préférence les épis proches des arbres et ceux portés par de longs pieds.

Consacrée à l'étude du régime alimentaire, la troisième partie montre que :

- pour leur jeunes, les moineaux domestiques et les m. espagnols sont des omnivores à tendance prédatrice marquée, leur tendance végétarienne s'accroissant en fin d'élevage,
- la hiérarchie des catégories de proies peut varier avec l'âge des poussins, la situation de la colonie et la saison, par contre la structure du menu est similaire chez les deux moineaux et leurs deux classes d'âge,
- la répartition des proies entre les diverses catégories taxinomiques indique que les moineaux sont des prédateurs généralistes. Un cas de forte spécialisation a cependant été enregistré chez le m. espagnol.

- en saison de reproduction, les moineaux espagnols adultes, essentiellement végétariens, consomment surtout des céréales. Dans leur alimentation, le rôle des invertébrés est quantitativement secondaire.

La troisième partie, ainsi que la deuxième, suggèrent aussi que la stratégie alimentaire des moineaux peut s'interpréter en termes d'image de recherche et de rentabilité.

La reproduction des moineaux domestiques et des m. espagnols a été comparée dans la quatrième partie de cette étude. Cette comparaison nous indique que :

- les colonies du m. espagnol ne sont souvent occupées que le temps d'un cycle de reproduction, celui-ci y est aussi beaucoup plus synchronisé que chez son congénère,
- en année sèche, la date médiane de la première ponte du m. espagnol a été plus hâtive que celle de son congénère nichant près de l'homme,
- chez nos deux moineaux, la taille moyenne de ponte a varié avec la saison, ainsi que chez le m. espagnol, le nombre de jeunes à l'envol;
- chez le m. domestique, la taille de ponte et le succès à l'éclosion peuvent varier avec l'année.

La cinquième partie nous apprend en outre que :

- le choix du site de reproduction du m. espagnol dépend davantage des caractéristiques physiques du support des nids (hauteur et densité des végétaux) que de sa nature. Pour la première ponte, il se situe toujours, en Oranie, près de champs de céréales,
- régionalement, la reproduction du m. espagnol est synchronisée, mais son succès varie fort d'une colonie à l'autre,
- sa nidification peut présenter un caractère itinérant, preuve supplémentaire de son opportunisme.

L'estimation des bilans énergétiques d'une colonie de moineaux espagnols est abordée dans la sixième partie de ce travail. A partir de l'activité des adultes, de la croissance des jeunes, d'équations liant les dépenses d'énergie au poids de l'animal et à la température, de la connaissance du régime alimentaire, d'un coefficient d'assimilation de la nourriture, cette estimation nous indique que, du début de la construction des nids à l'envol des jeunes, la satisfaction des besoins énergétiques des adultes est responsable des plus grandes pertes en grains dans les champs de céréales. Des observations effectuées dans cette colonie, il se dégage un autre résultat méritant d'être souligné : lors de l'élevage des jeunes, quelques jours très venteux peuvent hypothéquer fortement le succès des nichées.

En résumé, cette étude a permis de décrire et de comparer deux types de stratégie adaptative. L'une d'elles, utilisée par le moineau domestique, peut sans modulations importantes être adoptée dans deux habitats différents. L'autre par contre, utilisée par le moineau espagnol, n'est concevable que dans un milieu où la nourriture est surabondante, au moins momentanément.

Contrairement aux prévisions de la théorie de Mac Arthur et Wilson (1967), cette analyse montre une nouvelle fois qu'une espèce animale peut s'adapter à un milieu contraignant en adoptant des traits démographiques des stratégies "K".

Il serait néanmoins souhaitable de poursuivre l'étude des oiseaux granivores, car nos connaissances de leurs stratégies démographiques sont encore loin d'être suffisantes. Dans cette optique, il conviendrait notamment d'approfondir l'analyse de leurs taux de mortalité afin d'élucider leur relation avec les taux de fécondité.

BIBLIOGRAPHIE

- ALONSO, J.C., 1983 (1984)
Estudio comparado de los principales parametros reproductivos de Passer hispaniolensis y Passer domesticus en Espana centro-occidental.
Ardeola, 30 : 3-21.
- ALONSO, J.C., 1984a
Contribucion a la biologia del gorrion moruno, Passer hispaniolensis (Temm.) en La Peninsula iberica y sus relaciones ecologicas con el gorrion comun, Passer domesticus (L.).
Thèse de doctorat, université de Madrid.
- ALONSO, J.C., 1984b
Zur Mauser spanischer Weiden-und Haussperlinge (Passer hispaniolensis und domesticus).
J. Orn., 125 : 209-223.
- ANDERSON, T.R., 1977
Reproductive responses of sparrows to a superabundant food supply.
Condor, 79 : 205-208.
- ANDERSON, M. et C.G. WIKLUND, 1980
Nest predation selects for colonial breeding among fieldfares Turdus pilaris.
Ibis, 122 : 363-366.
- AVERY, M.I. et J.R. KREBS, 1984
Temperature and foraging success of great tits Parus major hunting for spiders.
Ibis, 126 : 33-38.
- BACHKIROFF, Y., 1953
·Le moineau steppique au Maroc.
Service de la défense des Végétaux, Rabat.
- BAHRMANN, U., 1976
Die relative Sexualdifferenz in der Ordnung der Passeriformes (Aves).
Zool. Abt. Mus. Tierk. Dresden, 34 : 1-34.
- BALDY, Ch., 1974
Contribution à l'étude fréquentielle des conditions climatiques. Leurs influences sur la production des principales zones céréalières d'Algérie.
I.N.R.A., Versailles.
- BARBAULT, R., 1976
La notion de stratégie démographique en écologie.
Bull. Ecol., 7 : 373-390.
- BARBAULT, R., et C. LECORDIER, 1977
Limitation, stabilisation et régulation des populations naturelles : les théories.
Rev. Quest. Scient., 148 : 3-20.

- BARNARD, C.J., 1980
 Flock feeding and time budgets in the house sparrow (Passer domesticus L.)
Anim. Behav., 28 : 295-309.
- BELLATRECHE, M., 1979
 Contribution à l'étude des moineaux : Passer domesticus L., Passer hispaniolensis Temm., Leurs hybrides; et leurs dégâts dans la Mitidja.
 Thèse d'Ingénieur, Alger.
- BELLATRECHE, M. 1981
 Quelques données sur la biologie et l'écologie des moineaux (Passer domesticus L., Passer hispaniolensis Temm. et leurs hybrides) de la Mitidja.
 Coll. Nat. Rech. Bio., Alger.
- BIEDENWEG, D.W., 1983
 Time and energy budgets of the Mockingbird (Mimus polyglottos) during the breeding season.
Auk, 100 : 149-160.
- BIGELOW, R.S., 1965
 Hybrid zones and reproductive isolation.
Evolution, 19 : 449-458.
- BLEM, C.R., 1975
 Energetics of nestling house sparrows Passer domesticus.
Comp. Biochem. Physiol., 52 A : 305-312.
- BLONDEL, J., 1962
 Migration pré-nuptiale dans les Monts des Ksour (Sahara septentrional).
Alauda, 30 : 1 - 29.
- BLONDEL, J., 1967
 Réflexions sur les rapports entre prédateurs et proies chez les rapaces. - I. Les effets de la prédation sur les populations de proies.
La Terre et la Vie, 21 : 5-62.
- BLONDEL, J., 1975
 La dynamique des populations d'oiseaux. In : Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres.
 Lamotte, M. et F. Bourlière (eds.) : 97-151.
 Masson, Paris.
- BLONDEL, J. 1979
Biogéographie et écologie.
 Masson, Paris.
- BOAG, P.T. et P.R. GRANT, 1978
 Heritability of external morphology in Darwin's Finches.
Nature, 274 : 793-794.

- BORTOLI, L., 1969
 Contribution à l'étude du problème des oiseaux granivores en Tunisie.
Bull. Fac. Agron., 22-23 : 37-153.
- BORTOLI, L., 1974
 Les oiseaux granivores en Afrique tropicale avec référence spéciale à Quelea quelea. Le milieu et les dégâts.
Intern. Stud. Sparrows, 7 : 37-75.
- BRYANT, D.M., 1975
 Breeding biology of house martins Delichon urbica in relation to aerial insect abundance.
Ibis, 117 : 180-216.
- BRYANT, D.M., 1979
 Reproductive costs in the house martin (Delichon urbica).
J. Anim. Ecology, 48 : 655-675.
- CHARNOV, E.L. et J.R. KREBS, 1974
 On clutch size and fitness.
Ibis, 116 : 217-219.
- CODY, M.L., 1966
 A general theory of clutch size.
Evolution, 20 : 174-184.
- COLLIAS, N.E. et E. COLLIAS, 1970
 The behaviour of the west african village weaverbird.
Ibis, 112 : 457-480.
- COLEMAN, J.D., 1974
 Breakdown rates of foods ingested by starlings.
J. Wildl. Manage., 38 : 910-912.
- COULSON, J.C., 1966
 The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull Rissa tridactyla.
J. Anim. Ecol., 35 : 269-279.
- CUSTER, T.H. et F.A. PITELKA, 1975
 Correction factors for digestion rates for prey taken by snow buntings (Plectrophenax nivalis).
Condor, 77 : 210-212.
- DA CAMARA-SMEETS, M., 1978
Contribution à l'étude écologique en vue du contrôle des oiseaux granivores : le cas de Ploceus cucullatus au Tchad.
 Thèse de doctorat, Faculté des Sciences, Université Catholique de Louvain.
- DA CAMARA-SMEETS, M., 1982
 Nesting of the village weaver Ploceus cucullatus.
Ibis, 124 : 241-251.
- DAGNELIE, P. 1969-1970
Théorie et méthodes statistiques.
Applications agronomiques (2vol.).
 Presses Agron., Gembloux.

- DAGNELIE, P., 1975
Analyse statistique à plusieurs variables.
 Presses Agron. Gembloux.
- DAWSON, D.G., 1964.
 The eggs of the house sparrow.
Notornis, 11 : 187-189.
- DAWSON, D.G., 1967
 Roosting sparrows (Passer domesticus) Killed by rainstorm, Hawke's bay, New Zealand.
Notornis, 14 : 208-210.
- DAWSON, D.G., 1970
 Estimation of grain loss due to sparrows (Passer domesticus) in New Zealand.
N.Z.J. Agric. Res., 13 : 681-688.
- DE GRAZIO, J.W., J.F. BESSER, J.L. GUARINO, C.M. LOVELESS, et J.L. OLDMEYER, 1969
 A method for appraising blackbird damage to corn.
J. Wildl. Manage., 33 : 988-994.
- DE GROOT, P., 1980
 Information transfer in a socially roosting weaver (Quelea quelea, Ploceinae) : an experimental study.
Anim. Behav., 28 : 1249-1254.
- DILLERY, D.G., 1965
 Post-mortem digestion of stomach contents in the savannah sparrow.
Auk, 82 : 281.
- DIXON, W.J. et M.B. BROWN, (eds), 1977
BMDP-77. Biomedical computer programs, P-series.
 Univ. California Press, Berkeley.
- DOWSETT-LEMAIRE, F., 1981
 Eco-ethological aspects of breeding in the marsh warbler, Acrocephalus palustris.
Rev. Ecol (Terre et Vie), 35 : 437-491.
- DUNN, E.K., 1972
 Effect of age on the fishing ability of sandwich terns, Sterna sandvicensis.
Ibis, 114 : 360-366
- DUPUY, A., 1969
 Catalogue ornithologique du Sahara algérien.
ORFO, 29 : 225-241.
- DYER, M.I., 1975
 The effects of red-winged blackbirds (Agelaius phoeniceus L.) on biomass production of corn grains (Zea mays L.).
J. appl. Ecol., 12 : 719-726.
- DYER, M.I. et P. WARD, 1977
 Management of pest situations
 In : Granivorous birds in ecosystems.
Piñowski J. et Kendeigh S.C. (eds.) : 267-300
 Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- EMBERGER, L., 1942
Le projet d'une classification des climats du point de vue phyto-
géographique.
Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 77 : 97-124.
- EMLÉN, S.T. et N.J. DEMONG, 1975
Adaptative significance of synchronised breeding in a colonial
bird : a new hypothesis.
Science, 188 : 1029-1031.
- ESCOBAR, J.V. et J.A. GIL-DELGADO , 1984
Estrategias de nidificación en Passer domesticus.
Donana, Acta Vertebrata, 11 : 65-78.
- GABRIEL, K. R. et R.R. SOKAL., 1969
A new statistical approach to geographic variation analysis.
Systematic Zool. 18 : 259-278.
- GARTSHORE, R.G., R.J. BROOKS, J.D. SOMERS et F.F. GILBERT., 1979
Temporal change in gullet food passage in penned red-winged
blackbirds (Agelaius phoeniceus) : significance for research
in feeding ecology.
Can. J. Zool., 57 : 1592-1596.
- GAUSSEN, H. et F. BAGNOULS., 1953
Saison sèche et indice xérothermique.
Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 88 : 193- 239.
- GAVRILOV, E.I., 1963
The biology of the eastern spanish sparrow, Passer hispaniolensis
transcaspicus Tschusi, in Kazakhstan.
J. Bombay N.H.S., 60 : 301-317.
- GAVRILOV, E.I., 1968
A possible regulation mechanism of the sex ratio in the Passer
hispaniolensis Temm.
Intern. Stud. Sparrows 2 : 20-24.
- GENDRE, F., 1976
L'analyse multivariée.
Droz, Genève.
- GIBAN, J., 1951
Recherches sur l'action du chloralose ou glucochloral chez les
oiseaux.
Ann. Epiphyties, 1 : 1-30.
- GRAMET, Ph., 1973
Structure et dynamique d'une population de moineaux domestiques,
Passer domesticus (L.). Résultats préliminaires.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivo-
rous birds.
Kendeigh S.C. et J. Pinowski (eds) : 181-193. PWN - Polish Scien-
tific publishers, Warszawa.
- GRANETT, Ph., J.R. TROUT, D.H. MESSERSMITH, et Th. M. STOCKDALE, 1974
Sampling corn for bird damage.
J. Wildl. Manage., 38 : 903-909.

- GRANT, P.R., 1972
 Centripetal selection and the house sparrow.
Syst. Zool., 21 : 23-30.
- HALL, J.R., 1970
 Synchrony and social stimulation in colonies of the black-headed weaver Ploceus cucullatus and vieillot's black weaver Melanopteryx higerimus.
Ibis, 112 : 93-104.
- HARRISON, W.D., 1961
 The significance of some plumage phases of the house sparrow, Passer domesticus (Linnaeus) and the spanish sparrow, Passer hispaniolensis (Temminck).
Bull. Brit. Ornithol. Club, 81 : 96-103 et 119-124.
- HARRISON, C., 1975
 A field guide to the nests eggs and nestlings of european birds.
 Collins, London.
- HAYNE, D.W., 1946
 The relationship between number of ears opened and the amount of grain taken by redwings in cornfields.
J. Agr. Res., 72 : 289-295.
- HEIM DE BALSAC, H. et N. MAYAUD, 1962
 Les oiseaux du Nord-ouest de l'Afrique.
 Lechevalier, Paris.
- HEINZEL, H.; FITTER, R. et J. PARSLow, 1972
 Oiseaux d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient.
 Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- HELMIG J.T., et K.A. COUNCIL (eds), 1979
 SAS user's guide, 1979 edition.
 SAS Institute Inc., Raleigh.
- HENRY, C., 1977
 Le nourrissage des jeunes chez la rousserolle effarvatte. (Acrocephalus scirpaceus)
 I. Description du regime et effort de chasse des parents.
Gerfaut, 67 : 369-394.
- HENRY, C., 1978a
 Le nourrissage des jeunes chez la rousserolle effarvatte Acrocephalus scirpaceus, II. La sélection des proies.
Gerfaut, 68 : 25-52.
- HENRY, C., 1978b
 Caractéristiques du régime alimentaire des jeunes phragmites des joncs Acrocephalus schoenobaenus.
Alauda, 46 : 75-85.

- HENRY, C., 1979
Ecologie d'une communauté de passereaux paludicoles.
 Thèse de doctorat, Université d'Orléans.
- HOLLING, C.S., 1959
 The components of predation as revealed by a study of small mammal
 predation of the European pine sawfly.
Can. Entom., 91 : 293-320.
- HOLMES, R.T., C.P. Black et T.W. SHERRY, 1979
 Comparative population bioenergetics of three insectivorous passer-
 ines in a deciduous forest.
Condor, 81 : 9-20.
- HUNT, W.G. et R.K. SELANDER, 1973
 Biochemical genetics of hybridisation in european house mice.
Heredity, 31 : 11-33.
- JADOT, R. et R. OGER, 1975
 L'estimation de l'intensité des attaques de jaunisse de la betterave.
Bull. Tech. Agron. Gembloux, 10 : 177-184.
- JARVINEN, A., 1983
 Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland.
Ann. Zool. Fennici, 20 : 129-149.
- JEUNIAUX, Ch., 1962
 Digestion de la chitine chez les oiseaux et les mammifères.
Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 92 : 27-45.
- JONES, P.J. et P. WARD, 1976
 The level of protein reserve as the proximate factor controlling
 the timing of breeding and clutch-size in the red-billed quelea
Quelea quelea.
Ibis, 118 : 547-574.
- JOHNSTON, R.F., 1969a
 Taxonomy of house sparrows and their allies in the Mediterranean
 basin.
Condor, 71 : 129-139.
- JOHNSTON, R.F. 1969b
 Character variation and adaptation in European sparrows.
Syst. Zool., 18 : 206-231
- JOHNSTON, R.F., 1973
 Evolution in the house sparrow. IV. Replicate studies in phenetic
 covariation.
Syst. Zool., 22 : 219-226.

- JOHNSTON, R.F. et R.C. FLEISHER, 1981
Overwinter mortality and sexual size dimorphism in the house sparrows.
Auk 98 : 503-511.
- JOHNSTON, R.F. et W.J. KLITZ, 1977
Variation and evolution in a granivorous bird : the house sparrow.
In : Granivorous birds in ecosystems.
Pinowski, J. et S.C. Kendeigh (eds.) : 15-51.
Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- JOHNSTON, R.F. et R.K. SELANDER, 1964
House sparrows : rapid evolution of races in North America.
Science, 3618 : 548-550.
- JOHNSTON, R.F. et R.K. SELANDER, 1971
Evolution in the house sparrow. II. Adaptive differentiation in
North American populations.
Evolution, 25 : 1-28.
- JOHNSTON, R.F. et R.K. SELANDER, 1973
Evolution in the house sparrow. III. Variation in size and sexual
dimorphism in Europe and North and South America.
Amer. Natur., 107 : 373-390.
- JOHNSTON, R.F., D.M. NILES et S.A. ROHWER, 1972.
Herman Bumpus and natural selection in the house sparrow, Passer
domesticus. Evolution, 26 : 20-31.
- JONES, P.J. et P. WARD, 1976
The level of reserve protein as the proximate factor controlling
the timing of breeding and clutch-size in the red-billed quelea
Quelea quelea.
Ibis, 118 : 547-574.
- KALLANDER, H. 1974
Advancement of laying of great tits by the provision of food.
Ibis, 116 : 365-367.
- KEIL, W., 1972
Investigations on food of house - and tree sparrows in a cereal -
growing area during winter.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivo-
rous birds.
Kendeigh, S.C. et J. Pinowski (eds) : 253-262.
PWN-Polish Scientific publishers, Warszawa.
- KENDEIGH, S.C., 1973
Monthly variations in the energy budget of the house sparrow
throughout the year.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivo-
rous birds, Kendeigh, S.C. et J. Pinowski (eds.) : 17-43. PWN -
Polish Scientific publishers, Warszawa.
- KENDEIGH, S.C., V.R. DOL'NIK et V.M. GAVRILOV, 1977
Avian energetics.
In : Granivorous birds in ecosystems.
Pinowski, J. et S.C. Kendeigh (eds.) : 127-204. Cambridge Univ.
Press, Cambridge.

- KENDEIGH, S.C., J.A. WIENS et J. PINOWSKI, 1977
 Epilogue. In : Granivorous birds in ecosystems.
 Pinowski, J. et S.C. Kendeigh (eds.) : 341-344.
 Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- KERAUTRET, L., 1967
 Observations ornithologiques dans le Nord de la Grande-Kabylie
 (Algérie) (Mars 1961-août 1962).
ORFO, 37 : 221-239.
- KLUIJVER, H.N., 1951
 The population ecology of the great tit, Parus m. major L.
Ardea, 39 : 1-135.
- LACK, D., 1954
The natural regulation of animal numbers
 Oxford, Univ. Press.
- LACK, D., 1966
Populations studies of birds.
 Oxford, Univ. Press.
- LACK, D., 1968
Ecological adaptations for breeding in birds.
 Methuen, London.
- LEDANT, J.P., J.P. JACOB, P. JACOBS, F. MAHLER, B. OCHANDO et J. ROCHE,
 1981
 Mise à jour de l'avifaune algérienne.
Gerfaut, 71 : 295-398.
- LIBOIS-HALLET, C., 1984
Modulation de la stratégie alimentaire d'un prédateur : Ecoéthologie
 de la prédation du martin-pêcheur, Alcedo atthis (L. 1758) en période
 de reproduction.
 Thèse de doctorat, FUNDP.
- MACKOWICZ, R., J. PINOWSKI et M. WIELOCK., 1970
 Biomass production by house sparrow (Passer d. domesticus L.)
 and tree sparrow (Passer m. montanus L.) populations in Poland.
Ekol. Pol., 23 : 465-501.
- MAIRY, F., 1969
 Developpements anormaux de la territorialité et de la nidification
 d'une population de pinsons des arbres (Fringilla coelebs) sur le
 plateau des Hautes-Fagnes.
Le Gerfaut, 59 : 48-69.
- MAC ARTHUR, R.H. et E.O. WILSON., 1967
The theory of Island biogeography.
 Princeton Univ. Press, Princeton.
- MAKATSCH, W., 1957
 Beobachtungen auf einer Frühjahrsreise durch Algerien.
Vogelwelt, 78 : 19-31.
- MANIKOWSKI, S. et M. DA CAMARA-SMEETS., 1979
 Estimating bird damage to sorghum and millet in Tchad.
J. Wildl Manage., 43 : 540-544.
- MAYR, E., 1974
Populations, espèces et évolution.
 Hermann, Paris.

- Mc GILLIVRAY, W.B., 1980
Nest grouping and productivity in the house sparrow.
Auk, 97 : 396-399.
- Mc GILLIVRAY, W.B., 1981
Climatic influences on productivity in the house sparrow.
Wilson Bull., 93 : 196-206
- MIRZA, Z.B., 1974
A preliminary study of the breeding, food, sexual dimorphism and distribution of the spanish sparrow, Passer hispaniolensis Temm. in Lybia.
Intern. Stud. Sparrows, 7 : 76-87.
- MIRZA, Z.B., A. KORA, L.S. Sadik et K. DAHNOUS, 1975
A study of the breeding populations and food of spanish sparrow, Passer hispaniolensis Temm., in Tripoli and Azizia, Libyan Arab Republic.
Intern. Stud. Sparrows, 2 : 117-123.
- MEISE, W., 1936
Zur Systematik und Verbreitungs-geschichte der Haus - und Weiden-Sperlinge, Passer domesticus (L.) und hispaniolensis (T.).
J. Orn, 84 : 631-672.
- MERSCH, G., 1973
Sélection de variables en analyse discriminante.
Ann. Soc. Scient. Brux., 87 : 299-309.
- MOREL, G., 1968
L'impact écologique de Quelea quelea (L.) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce plocéidé.
Terre et Vie, 1 : 69 - 98.
- MOREL, G. et F. BOURLIERE, 1955
Recherches écologiques sur Quelea quelea quelea (L.) de la basse vallée du Sénégal. I. Données quantitatives sur le cycle annuel.
Bull. Inst. fr. Af. Noire, 17 : 617-663.
- MOREL, M. Y. et G. MOREL, 1973
Eléments de comparaison du comportement reproducteur colonial de trois espèces de Plocéidés : Passer luteus, Plœceus cucullatus et Quelea quelea, en zone semi-aride de l'ouest-africain.
O.R.F.O., 43 : 314-329.
- MOREL, G.J. et M.Y. MOREL, 1976
Nouvelles observations sur la reproduction du moineau doré Passer luteus en zone semi-aride de l'ouest africain.
Terre et vie : 493-520.
- MOOK, J.H., L.J. MOOK et H.S. HEIKENS,, 1960
Further evidence for the role of "searching images" in the hunting behaviour of titmice.
Arch. Néerl. Zool., 13 : 448-465.
- MORTON, E.S., 1971
Nest predation affecting the breeding season of the clay-colored robin, a tropical song bird.
Science, 171 : 920-921.

- MURPHY, E.C., 1978
Breeding ecology of house sparrows : spatial variation.
Condor, 80 : 180-193.
- MURPHY, E.C. 1979
Seasonal variation in reproductive output of house sparrows : the determination of clutch size.
Ecology, 59 : 1189-1199.
- MURTON, R.K. et N.J. WESTWOOD, 1974
An investigation of photo-refractoriness in the house sparrow by artificial photoperiods.
Ibis, 116 : 298-313.
- MURTON, R.K. et N.J. WESTWOOD , 1977
Avian breeding cycles.
Clarendon Press, Oxford.
- MYRCHA, A., J. PINOWSKI et T. TOMEK , 1973
Energy balance of nestlings of tree sparrows, Passer m. montanus (L.) and house sparrows, Passer d. domesticus (L.).
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Kendeigh, S.C. et J. Pinowski (eds) : 59-83. PWN - Polish Scientific publishers; Warszawa.
- NAIK, R.M., 1974
Recent studies on the granivorous birds in India.
Int. Stud. Sparrows, 7 : 21-25.
- NORTH, C.A., 1973
Population dynamics of the house sparrow, Passer domesticus (L.) in Wisconsin, USA.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Kendeigh, S.C. et J. Pinowski (eds.) : 195-210.
PWN - Polish Scientific publishers, Warszawa.
- ORELL, M. et M. OJANEN, 1983
Breeding biology and population dynamics of the willow tit Parus montanus.
Ann. Zool. Fennici, 20 : 99-114.
- ORIAN, G.H., 1960
Autumnal breeding in the tricolored blackbird.
Auk, 77 : 379-398.
- O'CONNOR, R.J., 1975
The influence of brood size upon metabolic rate and body temperature in nestling blue tits Parus caeruleus and house sparrows Passer domesticus.
J. Zool. (London), 175 : 391-403.
- PACKARD, G.C., 1967
House sparrows : evolution of populations from the Great Plains and Colorado Rockies.
Syst. zool., 16 : 73-89.

- PALMER, T.K., 1972
The house finch and starling in relation to California's agriculture.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Kendeigh, S.C. et J. Pinowski (eds.) : 275-290.
PWN - Polish Scientific publishers, Warszawa.
- PATTERSON, I.J., 1965
Timing and spacing of broods in the black-headed gull (Larus ridibundus).
Ibis, 107 : 433-459.
- PAYNE, R.B., 1969
Breeding seasons and reproductive physiology of tricolored blackbirds and redwinged blackbirds.
University of California Publications in Zoology, 90 : 1-137.
- PEIPONEN, V., 1957
Wechselt der Birkenzeisig, Carduelis flammea (L.), sein Brutgebiet während des Sommers ?
Ornis Fennica, 34 : 41-64.
- PERRINS, C.M., 1965
Population fluctuations and clutch-size in the great tit, Parus major L.
J. Anim. Ecol., 34 : 601-647.
- PERRINS, C.M. et P.J. JONES, 1974
The inheritance of clutch size in the great tit (Parus major L.)
Condor, 76 : 225-229.
- PERRINS, C.M. et D. MOSS, 1974
Survival of young great tits in relation to age of female parent.
Ibis, 116 : 220-224.
- PETERSON, R., G. MOUNTFORT et P.A.D. HOLLAND, 1984
Guide des oiseaux d'Europe.
Delachaux et Niestlé, Neuchâtel.
- PIECHOCKI, H., 1954
Statistische Feststellungen an 20 000 Sperlingen (Passer d. domesticus).
J. Orn., 95 : 297-305.
- PINEAU, J. et M. GIRAUD-AUDINE, 1977
Note sur les oiseaux nicheurs de l'extrême nord-ouest du Maroc : reproduction et mouvements.
Alauda, 45 : 75-103.
- PINKOWSKI, B.C., 1977
Breeding adaptations in the eastern bluebird.
Condor, 79 : 289-302.
- PINOWSKA, B., 1975
Food of female house sparrows (Passer domesticus L.) in relation to stages of the nesting cycle.
Pol. Ecol. Stud., 3 : 211-225.

- PINOWSKA, B. et J. PINOWSKI, 1977
Fecundity, mortality, numbers and biomass dynamics of a population of the house sparrow, Passer domesticus (L.)
Intern. Stud. Sparrows, 10 : 26-43.
- PINOWSKI, J., 1966
Der Jahreszyklus der rutkolonie beim Feldsperling (Passer m. montanus L.).
Ekol. Pol., 9 : 145-172.
- PINOWSKI, J. 1968
Fecundity, mortality, numbers and biomass dynamics of a population of the tree sparrow (Passer m. montanus L.)
Ekol. Pol., 16 : 1-58.
- PINOWSKI, J. et S.C. KENDEIGH, 1977
Granivorous birds in ecosystems. Their evolution, populations, energetics, adaptations, impact and control (International Biological Programme).
Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PINOWSKI, J. et A. MYRCHA, 1977
Biomass and production rates. In : Granivorous birds in ecosystems.
Pinowski, J. et S.C. Kendeigh (eds) : 107-126.
Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PINOWSKI, J. et M. WIELOCH, 1973
Energy flow through nestlings and biomass production of house sparrow, Passer d. domesticus (L.) and tree sparrow, Passer m. montanus (L.) populations in Poland.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Kendeigh, S.C. et J. Pinowski (eds.) : 151-163.
PWN - Polish Scientific publishers, Warszawa.
- PITELKA, F.A., R.T. HOLMES, et S.F. Jr. MACLEAN, 1974
Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers.
American Zoologist, 14: 185-204.
- RICKLEFS, R.E., 1967
A graphical method of fitting equations to growth curves.
Ecology, 48 : 978-983.
- RICKLEFS, R.E., 1968
Patterns of growth in birds.
Ibis, 110 : 419-451.
- RISING, J.D., 1972
Age and seasonal variation in dimensions of house sparrows, Passer domesticus (L.), from a single population in Kansas.
In : Productivity, population dynamics and systematics of granivorous birds. Kendeigh S.C. et J. Pinowski (eds) : 327-336.
PWN - Polish scientific publishers, Warszawa.
- ROBERTSON, R.J., 1973
Optimal niche space of the redwinged blackbird : spatial and temporal patterns of nesting activity and success.
Ecology, 54 : 1085-1093.

- ROYAMA, T., 1966.
Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of
nestling great tits Parus major.
Ibis 108 :313 -347.
- ROYAMA, T., 1970
Factors governing the hunting behaviour and selection of food by
the great tit (Parus major L.)
J. Anim. Ecol. 39 : 619-668.
- SACARRAO, G.F., 1973
Passer hispaniolensis (T.) em Portugal, com breve introdução ao es-
tudo das relações ecológicas com Passer domesticus (L.)
Arquivos do Museu Bocage, 4 : 1-28.
- SACARRAO, G.F. et A.A. SOARES, 1975
Algumas observações sobre a biologia de Passer hispaniolensis (Temm.)
em Portugal.
Estudos sobre a fauna portuguesa, 8 : 1-14.
- SCHARTZ, R. et J. Zimmerman, 1971
The time and energy budget of the male Dickcissel (Spiza americana)
Condor, 73 : 65-76.
- SCHERNER, E.R., 1974
Untersuchungen zur popularen Variabilität des Haussperlings
(Passer domesticus).
Vogelwelt, 95 : 41-60.
- SCHMIDT, K.H., 1984
Frühjahrstemperaturen und Legebeginn bei Meisen (Parus).
J. Orn., 125 : 321-331.
- SCHOENER, T.W., 1971
Theory of feeding strategies.
Ann. Rev. Ecol. Syst., 2 : 369-404.
- SCHULZE-HAGEN, K., 1984
Bruterfolg des Sumpfrohrsängers (Acrocephalus palustris) in
Abhängigkeit von der Nistplatzwahl.
J. Orn., 125 : 201-208.
- SEEL, D.C., 1968a
Breeding seasons of the house sparrow and tree sparrow Passer
spp. at Oxford.
Ibis, 110 : 129-144
- SEEL, D.C., 1968b
Clutch-size, incubation and hatching success in the house sparrow
and tree sparrow Passer spp. at Oxford.
Ibis, 110 : 270-282.
- SEEL, D.C., 1969
Food, feeding rates and body temperature in the nestling house
sparrow Passer domesticus at Oxford.
Ibis, 111: 36-47.

- SEEL, D.C., 1970
Nestling survival and nestling weights in the house sparrow and tree sparrow Passer spp. at Oxford.
Ibis, 112 : 1-14.
- SELANDER, R.K. et R.F. JOHNSTON, 1967
Evolution in the house sparrow.
I. Intrapopulation variation in North America.
Condor, 69 : 217-258.
- SHORT, L.L., 1969
Taxonomic aspects of avian hybridization.
Auk, 86 : 84-105.
- SLAGSVOLD, T., 1980
Egg predation in woodland in relation to the presence and density of breeding fieldfares, Turdus pilaris.
Orn. Scand., 11 : 92-98.
- SMITH, J.N. et R. ZACH, 1979
Heritability of some morphological characters in a song sparrow population.
Evolution, 33 : 460-567.
- SUMMERS-SMITH, D., 1963
The house sparrow.
Collins, London.
- SUMMERS-SMITH, D. et J.D.R. VERNON, 1972
The distribution of Passer in northwest Africa.
Ibis, 114 : 259-262.
- SVENSSON, L., 1975
Identification guide to European Passerines.
Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- TAHON, J., Ch. TORREKENS et J. GIGOT, 1978
Données récoltées lors du baguage au nichoir de pulli d'étourneaux sansonets (Sturnus vulgaris) en Belgique.
1. Résultats de 1976 et 1977.
Parasitica, 34 : 122-182.
- TEMPLETON, A.R., 1981
Mechanisms of speciation - A Population genetic approach.
Ann. Rev. Ecol Syst., 12 : 23 - 48.
- THEARLE J.P., 1968
Urban bird problems.
In : The problems of birds as pests.
Murton et Wright, Londres et New-York.
- THIOLLAY, J.M., 1981
Capacités prédatrices et budgets d'activité chez l'aigle pêcheur, Haliaeetus vocifer.
Rev. Ecol. (Terre et Vie), 35 : 537 - 562.

- THREADGOLD, L.T., 1960
A study of the annual cycle of the house sparrow at various latitudes.
Condor, 62 : 190-201.
- TINBERGEN, L., 1960
The natural control of insects in pinewoods. Part. I.
Arch. Néerl. Zool, 13 : 265-343.
- TINBERGEN, J.M., 1981
Foraging decisions in starling (Sturnus vulgaris L.).
Ardea, 69 : 1-67.
- TINBERGEN, N., M. IMPEKOVEN et D. FRANCK, 1967
An experiment of spacing-out as a defence against predation.
Behaviour, 28 : 307-321.
- VAN DER ELST, D., 1981
Nidification du moineau domestique (Passer domesticus) dans les arbres, en Wallonie.
Aves, 18 : 123-128.
- VON BROMSSEN, A et C. JANSSON, 1980
Effects of food addition to willow tit Parus montanus and crested tit P. cristatus at the time of breeding.
Ornis Scand., 11 : 173 - 178.
- WALSBERG, G.E., 1978
Brood size and the use of time and energy by the Phainopepla.
Ecology, 59 : 147-153.
- WARD, P., 1965
The breeding biology of the black-faced dioch Quelea quelea in Nigeria.
Ibis, 107 : 326-349.
- WARD, P., 1971
The migration patterns of Quelea quelea in Africa.
Ibis, 113 : 275-297.
- WARD, P., 1972
Protein levels in breeding Queleas.
Ibis, 114 : 444-445.
- WIENS, J.A. et M.I. DYER, 1977
Assessing the potential impact of granivorous birds in ecosystems.
In : Granivorous birds in ecosystems.
Pinowski, J. et S.C. Kendeigh (eds.) : 205-266.
Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WIENS, J.A. et R.F. JOHNSTON, 1977
Adaptative correlates of granivorous birds.
In : Granivorous birds in ecosystems.
Pinowski, J. et S.C. Kendeigh (eds.) : 301-340.
Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- WILLIAMS, G.C., 1966
Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of
Lack's principle.
Amer. Natur., 100 : 687-692.
- WILLSON, M.F., 1971
Seed selection in some North American finches.
Condor, 73 : 415-429.
- WILLSON, M.F., 1979
Reviews : Prairie warbler ecology.
Ecology, 60 : 237-238.
- WILSON, E.O., 1975
Sociobiology.
Harvard Univ. Press, Cambridge.
- WOOLLER, R.D. et J.N. DUNLOP, 1981
Annual variation in the clutch and egg sizes of silver gulls
Larus novaehollandiae.
Australian Wildl. Res., 8 : 431-433.
- WONG, M., 1983
Effect of unlimited food availability on the breeding biology of
wild Eurasian Tree Sparrows in West Malaysia.
Wilson Bull., 95 : 287-294.
- YATES, F., 1981
Sampling methods for censuses and surveys.
Charles Griffin et Company LTD, Londres et High Wycombe.
- YOM-TOV, Y., 1974
The effect of food and predation on breeding and success, clutch
size and laying date of the crow (Corvus corone L.).
J. Anim. Ecol., 43 : 479-498.

A l'agronome qui veut protéger les récoltes des dégâts d'oiseaux, un bref historique de la "lutte contre les moineaux" pourrait être utile.

Menée en Algérie à l'échelon national, cette lutte vise à réduire les effectifs de leurs populations. C'est pourquoi, d'année en année, l'Institut National de la Protection des Végétaux (I.N.P.V.) organise des campagnes hivernales d'empoisonnement de ces oiseaux. Dans ce pays, ce type d'action n'est d'ailleurs pas récent : il existait déjà avant son accès à l'indépendance, en 1962. La technique utilisée n'a pas changé : il s'agit toujours de répandre des grains imprégnés d'un toxique, le glucochloral en l'occurrence, dans les endroits fréquentés par les moineaux. Le produit en question contient deux isomères : l'un agit comme somnifère et, si la dose ingérée est suffisante l'autre a une action létale (Giban, 1951). Mise au point en Europe, cette technique était destinée à réduire certaines populations de moineaux domestiques, une espèce sédentaire (voir par ex. Thearle, 1968). Sans étude préalable, elle a été transférée en Algérie, c'est-à-dire dans un contexte écologique et culturel différent.

Concernant le contexte écologique tout d'abord, il est bien évident que le climat du nord de l'Algérie n'est pas celui de l'Europe tempérée. Les gelées nocturnes notamment y sont rares. Le froid ne peut dès lors seconder l'action du toxique. De plus, les déprédateurs des récoltes ne sont pas exactement les mêmes : à côté du moineau domestique, il y a aussi le moineau espagnol, un oiseau au comportement nomade.

Mis en évidence par l'application de cette "lutte" anti-moineaux, le contexte culturel constitue un autre problème. Pour l'aborder, un mot sur l'organisation de la lutte est nécessaire. Comme nous l'avons vu, celle-ci dépend de l'I.N.P.V. qui, de ses bureaux d'Alger et via ses quatre stations d'Avertissements Agricoles, lance ses campagnes. Ces stations, grâce à leurs techniciens, s'occupent alors de la préparation des grains toxiques et de leur distribution ultérieure aux domaines agricoles, c'est-à-dire aux grandes fermes d'état. Ceux-ci, enfin, ont théoriquement la charge de répandre les grains aux endroits ad hoc et de ramasser les oiseaux morts ou endormis.

Pour tenter d'évaluer les résultats de ce type d'action, les stations d'Avertissements Agricoles devraient être informées des lieux et dates d'épandage des grains. Mais à ce niveau, le bât blesse : ces informations ne leur sont d'habitude pas communiquées. A cet égard, un fait est très significatif : lors d'une de ces campagnes, et pour obtenir ces renseignements, plus de 200 enveloppes timbrées accompagnées d'explications en arabe dialectal, ont été adressées à la Station d'Avertissements Agricoles de Misserghin. Elles ont été remises aux travailleurs de ces domaines pour obtenir les renseignements relatifs à l'épandage des grains. Aucune de ces enveloppes n'est revenue... Cet échec montre probablement l'inadéquation d'un service administratif de facture occidentale à son utilisateur potentiel, le domaine socialiste autogéré. Souligner cet aspect des choses n'est pas porter un jugement de valeur, mais simplement faire le constat d'une certaine réalité. Les responsables algériens en sont d'ailleurs conscients, car ils placent de plus en plus d'ingénieurs techniciens à la direction des grands domaines agricoles.

La mise en place de ce chaînon manquant peut certes améliorer le fonctionnement de la machine technico-administrative. Elle ne suf-

fira cependant pas à résoudre le problème de la protection des céréales. Une stratégie de gestion des déprédateurs doit encore être mise sur pied. Dans cette optique, les agronomes pourraient utilement lire - et méditer longuement si possible - le texte de Dyer et Ward (1977), intitulé "Management of pest situation".

Annexe 1a.1: Liste des localités indiquées sur les figures 1a.2 et 1a.3.

- | | |
|--|--|
| 1. Plaine de l'Habra | 49. Ouargla (SS-V; Johnston, 1969a, JPJ) |
| 2. Plaine du Sig | 50. Témacine (SS-V; JPJ) |
| 3. Plaine de la Macta | 51. Touggourt (SS-V; Johnston, 1969a, JPJ) |
| 4. Plaine de la Sebkhâ d'Arzew | 52. Zaouïa (SS-V) |
| 5. Lac des Garabas | 53. Si Rached (JPJ) |
| 6. Vallée de l'oued Sig | 54. Ben Naceur (JPJ) |
| 7. Vallée de l'oued Tlélat | 55. El Oued (SS-V; JPJ) |
| 8. Près d'Oran (SS-V) | 56. El Hamraya (JPJ) |
| 9. Brédéah | 57. Biskra (SS-V; Johnston, 1969a, JPJ) |
| 10. Vallée de l'oued Atchane | 58. El Kantara (SS-V) |
| 11. Vallée de l'oued Médiouni | 59. Lambèse (SS-V) |
| 12. Vallée de l'oued Mélah | 60. Batna (SS-V) |
| 13. Près de Béni-Saf | 61. Constantine (SS-V; Johnston, 1969a) |
| 14. Près d'Aïn-Tolba | 62. Hamman Meskoutine (Johnston, 1969a) |
| 15. Vallée de la Tafna | 63. Aïn Mokra (SS-V) |
| 16. Vallée de la Tafna et de l'Isser | 64. Annaba (SS-V; Johnston, 1969a) |
| 17. Vallée de la Tafna | 65. Boughzoul (JPJ) |
| 18. Béni-Abbès (SS-V; Dupuy, 1969): | 66. Boghari (SS-V) |
| 19. Daiat Tchour (SS-V) | 67. Médéa (SS-V) |
| 20. Taghit (SS-V; JPJ) | 68. Alger (SS-V) |
| 21. Abadla | 69. El Harrach (JPJ) |
| 22. Béchar (SS-V; JPJ) | 70. Alger (aéroport) (SS-V) |
| 23. Bou-Aïech (SS-V) | 71. Kabylie (Kérautret, 1967) |
| 24. Béni-Ounif | 72. Près El Harrach (Bellatreche, 1981). |
| 25. Figuig (SS-V) | |
| 26. Près de Djenien | |
| 27. Moghrar | |
| 28. Aïn-el-Hadjadj (JPJ) et Monts des Ksours (Blondel, 1962) | |
| 29. Aïn-Séfra (JPJ) | |
| 30. Chélala | |
| 31. El Bayadh | |
| 32. Ghassoul | |
| 33. Brézina (Courbet) | |
| 34. Tadjemout (SS-V) | |
| 35. Laghouat (SS-V; Johnston, 1969a, JPJ) | |
| 36. Oued Tadmit (JPJ) | |
| 37. Messaad (SS-V; Johnston, 1969a) | |
| 38. Djelfa (JPJ) | |
| 39. Tilghempt (SS-V) | |
| 40. Berriane (JPJ) | |
| 41. Guerara (SS-V) | |
| 42. Ghardaïa (SS-V; JPJ) | |
| 43. El Goléa (SS-V) | |
| 44. Timimoun (JPJ) | |
| 45. Adrar (SS-V) | |
| 46. In Salah (SS-V) | |
| 47. Igosten (SS-V) | |
| 48. Djanet (SS-V) | |

Observateurs autres que l'auteur :

JPJ = J.P. Jacob
 SS-V = Summers-Smith et Vernon (1972).

Les données non datées ont été récoltées entre 1976 et 1978.

Annexe 1b.1 : Données biométriques concernant 5 dimensions linéaires de moineaux espagnols et de moineaux domestiques à Misserghin (novembre 1976 à janvier 1977).

		Moineau espagnol				Moineau domestique			
		N	Ecart	\bar{x}	s	N	Ecart	\bar{x}	s
Aile	Ma	17	76 - 82	79.7	1.57				
	Ms	12	75 - 80	78.3	1.29	19	77 - 82	79.3	1.56
	Fa	19	71 - 79	76.4	1.83				
	Fs	11	75 - 79	76.7	1.01	30	74 - 79	76.8	1.63
Queue	Ma	17	57 - 62	60.3	1.53				
	Ms	12	56 - 60	58.3	1.30	19	57 - 63	59.7	1.53
	Fa	19	51 - 59	56.6	1.92				
	Fs	11	53 - 59	55.6	1.57	30	54 - 60	56.9	1.57
Tarse	Ma	17	18.7 - 20.9	19.8	0.54				
	Ms	12	19.0 - 20.5	19.8	0.55	19	17.8 - 20.6	19.4	0.67
	Fa	19	18.2 - 20.5	19.5	0.69				
	Fs	11	18.7 - 21.2	19.5	0.67	30	18.1 - 20.7	19.4	0.69
Longueur du bec	Ma	17	9.5 - 11.4	10.2	0.46				
	Ms	12	9.4 - 10.5	10.0	0.35	19	9.0 - 10.3	9.5	0.34
	Fa	19	9.3 - 10.5	10.1	0.35				
	Fs	11	9.6 - 10.5	10.0	0.27	30	8.9 - 10.5	9.8	0.33
Epaisseur du bec	Ma	17	8.2 - 9.3	8.7	0.29				
	Ms	12	8.2 - 9.1	8.6	0.25	19	7.4 - 8.5	8.0	0.27
	Fa	19	8.3 - 9.1	8.6	0.22				
	Fs	11	8.4 - 8.8	8.5	0.12	30	7.6 - 8.7	8.1	0.25

Abréviations : N - nombre d'oiseaux examinés; \bar{x} - moyenne arithmétique, s - écart-type; Ma, Fa - mâles et femelles adultes, Ms, Fs - mâles et femelles sub-adultes.

Annexe 1c.1 : Données biométriques concernant 3 dimensions linéaires de moineaux domestiques et de moineaux espagnols (mâles) (1)

Moineau domestique									
	Aile			Queue			Epaisseur du bec		
	N	\bar{x}	s	N	\bar{x}	s	N	\bar{x}	s
Oued Rhiou	17	76.8	1.38	16	57.6	1.26	17	8.6.	0.30
Misserghin	24	77.5	1.68	24	59.5	1.87	13	8.5	0.36
Bou-Tlélis	11	77.7	1.37	9	58.3	1.50	10	8.4	0.29
Béchar	8	78.5	1.85	8	57.9	2.23	8	8.3	0.28
Moineau espagnol									
Oued Rhiou	21	77.0	1.25	19	57.5	1.61	21	8.9	0.22
Misserghin a	20	78.6	1.57	20	60.2	1.57	20	9.0	0.30
Misserghin b	35	77.3	1.79						
Misserghin c	12	78.8	1.29						
Misserghin b,c				47	58.8	1.90	47	8.7	0.28
Bou - Tlélis	10	78.4	1.71	9	57.7	1.12	10	8.6	0.28
Sidi Bakhti	25	78.2	1.47	23	57.7	2.27	25	8.7	0.27

(1) Abréviations : N - nombre d'oiseaux examinés; \bar{x} - moyenne arithmétique; s - écart-type; a - échantillon de février 1976; b,c - premier, second échantillon de mars 1976 (voir méthodes).

Annexe 2.1:

Orge : structure des fonctions discriminantes

	I	II
Corrélations canoniques	.73	.17
Longueur moyenne des pieds	.04	-.04
% de perte stationnel	.03	.01
Perchoir	.86	1.18
Point d'eau	-1.12	-2.84
Constantes	-2.75	3.41

Blé : structure des fonctions discriminantes

	I	II
Corrélations canoniques	.47	.13
Longueur moyenne des pieds	.03	.04
% de perte stationnel	.04	-.03
Constantes	-2.40	-2.28

Annexe 4.1 : Croissance des poussins de moineaux domestiques et espagnols (1)

<u>Age (jours)</u>	<u>Remarques</u>
0.5	- Poussin nu
2.5	- Fourreaux des rémiges (FR) : aspect de taches grises à pointes molles
4.5	- FR : 1-2 mm - Yeux clos ou commençant à s'ouvrir
5.5	- FR : 2-5 mm - Yeux ouverts ou presque
6.5	- FR : jusqu'à 10 mm ; rémiges commençant à sortir de leurs fourreaux - Yeux ouverts
8.5	- Rémiges : jusqu'à 7 mm
9.5	- Rémiges : jusqu'à 10 mm
12.5	- Rémiges : jusqu'à 25 mm
13.5	- Rémiges : jusqu'à 30 mm

(1) Une série de schémas illustrant la croissance du poussin de moineau domestique est fournie par Harrison (1975). La courbe de croissance des jeunes des deux espèces est présentée dans la sixième partie de ce travail.

Annexe 5.1 : Liste des colonies de moineaux espagnols visitées en 1977.

N°	Localisation	Support végétal	Type de végétation	Importance de la colonie	Situation de rapport à l'eau	Type de ponte	Nombre de nids visités	Date des visites	Observations
1	W 20.0. Atchane (Sidi Bakhti)	T	FG	3	P	P1	30, 31	VR	- DP1 : 8A
5	W 20.Cave Abdellin (Sidi Bakhti)	P,C	B	2 ou 3	Pp	P1, T1, P2	4, 15	15M, 14J, 25J.	- F - DP1 : < 15A - DT1 : début M - DP2 : début J
7	W 20.0. Atchane (Sidi Bakhti)	T	FG	2	Pp	P2	55	18M, 11J, 12J.	
12	W 20.0. Atchane (Sidi Bakhti)	0	LA	3	P	P1, (P2)	99	4A, 9A, 4M, 9M, 18M, 28M.	- DP1 : < 11 A - Nombre de nids : ± 1200
13	W 20.0. Atchane (Sidi Bakhti)	A,E	H, LA	1	P	P1		4A, 9A.	- CN (4 A)
14	W 20.0. Médioumi	E	LA	2	?	P2	7	9A, 29M.	- DP2 : ± 10 M
15	W 20.0. Médioumi	E,T	LA, H	2	?	P2	7	9A, 29M.	- DP2 : ± 7M
22	N 2.Bou Yacor (Brédeah)	E,0	LA	1	P			J	
26	N 13.Lac des Gharabas (Tielat)	T	FG	2 ou 3	P	P1		6M, 31M.	- DP1 : début A - C Ab : en M
29	W 93.F. Magrin (Salines d'Arzew)	P	B	1 ou 2	?	P1		1A	- F - DCN : 1A
33	W 93.F. du Télégraphe (El Menatsia)	P,E	B	1 ou 2	?	P1 ou T1		13M.	- F

Annexe 5.1 : Liste des colonies de moineaux espagnols visitées en 1977.

N°	Localisation	Support végétal	Type de végétation	Importance de la colonie	Situation par rapport à l'eau	Type de ponte	Nombre de nids visités	Date des visites	Observations
50	W 10.Sud de Béni Saf	E,P	B	1	Pp			8J.	- CPA
51	W 10.Sud de Béni Saf	E,P	B	2	Pp			8J.	- CA : fin CN.
52	N 22.près de Rachgoun	E	B	1	Pp			8J.	- CA . Observation d'un juvénile nourri hors du nid.
53	N 22.nord de la Patrière	E	LA	2	Pp			8J.	- CPA
54	N 22.P1. Remchi	E	LA	2	Pp			8J.	
55	N 22.0. Isser (Remchi)	A,Or	H, LA	3	Pp		1	8J.	- CA . Oeufs en cours d'éclosion
56	N 22.P1 Remchi	E	LA	3	Pp		3	8J.	- CA. Eclussions en cours ou achevées depuis peu.
57	N 35.près F. Dahmane et O. Tafna	E	B	2	?			8J.	- CA
58	N 35.0. Bouktou	E	B	1	Pp			8J.	- CPA : CN.
60	W 20.0. Médiouni	A,L	H	3	Pp	P1,P2	9,27	9A. 29M.	- DP1 : + 7 A - DP2 : ± 12 M

ABREVIATIONS

Localisation : N - route nationale, W - wilayate (=route départementale).
F - ferme, O - oued, Pl - plaine.

Support végétal : A - Acacia; C - Casuerina; E - Eucalyptus; J - Jujubier;
L - Lentisque; O - Olivier; Or - Orme; P - Pin d'Alep;
T - Tamarix; Tr - Tremble.

Type de végétation : B - bosquet; Bu - buisson; FG - forêt-galerie;
H - haie; LA - ligne d'arbres.

Importance de la colonie : 1 - moins de 500 nids; 2 - de 500 à 1000 nids;
3 - plus de 1000 nids.

Situation par rapport à l'eau : P (Pp) - colonie à moins d'un km (de 100 m)
d'un point d'eau.

Type de ponte : P1 - première ponte précoce. T1 - première ponte
tardive; P2 - deuxième ponte ou ponte de remplacement;
() deuxième ponte limitée à quelques couples.

Dates de visites : VR - colonie visitée régulièrement; A - avril,
M - mai; J - juin; Jt - juillet.

Observations : AA - adultes alarmants; CA - colonie active dans son
ensemble ou dans une de ses parties; CPA - colonie parti-
ellement en activité; C Ab - colonie abandonnée;
CN - construction des nids; DCN - début de la construc-
tion des nids; DP1 (P2, T1) - début de la première ponte
précoce (deuxième ponte ou p. de remplacement; première
ponte tardive).
F - ferme près de la colonie.
A - avril; M - mai; J - juin.

Annexe 5.2 : Liste des colonies de moineaux espagnols visitées en 1983.

N°	Localisation	Support végétal	Type de végétation	Hauteur du support	Nombre d'arbres avec nids, ou/et surface (ha), ou/et longueur (m).	Nombre de nids de rapport à l'eau	Cultures les plus proches	Type de ponte	Nombre de nids visités	Altitude	Dates de visites	Observations
1	M 20.0. Atchane (Sidi Bakhti)	T	FG	III	2.7 ha	2630	Blé dur, vignes	P1, (P2)	10	1	13A, 14A, 30M, 11J.	- DP 1 : ± 9A
2	M 20.0. Atchane (Sidi Bakhti)	T	FG	III	4.2 ha	4860	Orge, blé dur	P1, T1		1	VR	- DP 1 : 10 A - DT 1 : 23 ou 24 A
4	M 20. Cave Edelin (Sidi Bakhti)	P	B	IV	80 0.25 ha	320	Céréales	P1		2	30M, 13J.	- F
5	M 20.0. Cave Abdellin (Sidi Bakhti)	P, C	B	IV, IV	135 + 58 = 193 0.9 ha	2280	Blé, vignes	P1, T1	20, 40	2	21A, 30M, 13J.	- F - DP 1 : < 16 A - DT 1 : < 2 ou 3 M - DP 1 : ± 8 A
6	M 20. 0. Atchane (Sidi Bakhti)	A	H	II	200 m	640	Blé tendre, vignes	P1	40	1	25 A, 24 M.	- DP 1 : ± 8 A
9	M 20.0. Atchane, Plateau Sud (Sidi Bakhti)	P, Am, O, A	LA, H	III, II, II, II	40 + 12 + 23 = 75 115 m	2920	Orge, blé dur	P1	20	2	6M, 24M, 13J.	- F - DP 1 : ± 8 A
10	M 2.0. Toullil (entre Bou-Tléllis et El Amria)	P, C	LA	IV, IV	8 + 16 = 24	439	Blé tendre	P1	2	1	2M, 24M.	- DP 1 : < 12 A
11	M 2.0. Domaine Benail Cheikh (Bou Tléllis)	P	B	IV	130 0.6 ha	3785	Orge	P1	11	1	2M, 7J.	- F - DP 1 : ± 4 A
17	M 20. Béchedia (M'Silla)	P	B	IV, II	1680 3 ha	6540	Avoine, vignes	P1	3,1	2	26M, 2J.	
18	M 20. Chaïd Cheikh Benaitfa (M'Silla)	P	B	V	442 1.5 ha	2520	Avoine, vignes	P1		2	21M, 26M.	- F

Annexe 5.2 (suite).

19	H 20. A. O. Sferjeda (Ain Tessa)	T	FG	III	± 0.3 ha	436	100 m	Blé dur	P2	34, 29, 29	2	21M, 1J, 5J.	- DP 2 : 6 ou 7 M - Pendant incubation : 19% de nids arrachés, et 15 % pendant l'élevage. - Beaucoup de nids + achevés le 13 juin.
20	H 20. M'Sila	E	B	V	42	149	375 m	Vignes, friches	P3		2	21M, 13J.	- F - nids en construction le 8 juin, beaucoup sont achevés le 13. - colonie en trois flots.
21	H 20. Hasi (M'Sila)	E	B	V	25	166	Pp	Vignes, Jardins, friche.	P3		2	6J, 13J.	- F - nids en construction le 8 juin, beaucoup sont achevés le 13. - colonie en trois flots.
22	N 2. Rou Yacor (Brédéah)	E, O	LA	V, III	253 + 3 = 256	4020	750 m	Avoine, blé dur, vignes	P1		1	23M, 12 J.	- F - nids en construction le 8 juin, beaucoup sont achevés le 13. - colonie en trois flots.
23	N 2. Rou Yacor (Brédéah)	Cy, C	H, LA	IV, IV	262+33 = 295	1225	750 m	Avoine, vignes	P1	1	1	23M, 7J.	- F - Quelques nids presque achevés le 7 juin. - DP 1 : 16 A - Colonie en trois flots.
24	M2. Brédéah	E	B	V		100 à 500	Pp	Jardins, cultures, maraichères	P3		1	12M, 7J, 12J.	- F - Quelques nids presque achevés le 7 juin. - DP 1 : 16 A - Colonie en trois flots.
25	H 33. F. du Marabout (Es Sénia)	A, O, J	H, LA	III, II, I	1500 m	4678	500 m (cultures irriguées)	Avoine, orge, blé dur	P1	40, 28, 39	1	VR	- F - Quelques nids presque achevés le 7 juin. - DP 1 : 16 A - Colonie en trois flots.
26	N 13. Lac des Charabas (Tiélat)	T	FG	III	2.8 ha	10780	1200 m	Avoine, blé, friche	P1	19	1	17M, 6J.	- DP 1 : < 15 A
27	H 13. Lac des Charabas (Tiélat)	T, Ly	FG, H	II, I	0.3 ha 100 m	>700	100 m	Blé	P1, T1	28	1	4M, 6J.	- DP 1 : + 8 A - DT 1 : 16 - 17 A
28	M4 et M 30. Mare d'eau	P, O	LF	IV, III	>10 ha	n.d.	375	Orge, friche	P1	2	1	25M, 6J.	- Forêt de pins avec clairières.
31	H 40, M 88 et M13. F. Ancessy	P	B	III		n.d.	?	Vignes, céréales	P1		1	25 M.	- F

Annexe 5.2 (suite et fin).

32	M 88. Lac de Talamine	A,P	H,B	II, III	96 m 20	295	?	Avoine, orge bié	P1		1	25M.	
35	M 5. En Mekala	P,E	B	III, IV	264+51 =315	1220	?	Cereales	1		1	6J.	Colonie partiellement dénichée.
36	M 92. Trik el Merdja (Menassria)	A	H	II, III	1170 m	6230	1000 m	Avoine, vignes	P1	40	1	4M, 6J, 15J.	- DP 1 : < 5 A - colonie en trois lots.
39	M 13. Relais de l'orange (Aïn el Berd)	P	B	IV	>5 ha	>7500	?	Bié tendre, bié dur, vignes	T1	21	3	31M.	- DT 1 : < 3M
40	M 25. Plateau des Mardja (Aïn el Berd)	P	B	IV	>3 ha	>4500	?	Oliviers, orge, vignes	T1	37	3	31M, 4J.	- DT 1 : 6 - 7 M
42	M 13. Djentien Meskine	A	H	II	90 m	n.d.	?	Avoine, vignes	1		2	4 J.	
43	M 13. Barrage de l'Oued Tlélat	T	FG	II	<1 ha	n.d.	Pp	Orge	1		2	4 J.	
45	M 4. Ouardia (village socialiste)	A	H	III	360 m	1300	Pp	Orge, bié, cultures maraichères	P1		1	25 M, 6 J.	
46	M 2. O. Melah (El Melah)	T	FG	III	>5 ha	>7500	Pp	Orge	P1	50	1	27 A, 19 M.	- DP1 > 10 A
59	M 26. Rieu (Terga Plage)	T	FG	III	>3 ha	n.d.	Pp	Bié dur	P1		1	19 M.	

ABREVIATIONS : (voir aussi annexe 5.1)

Support végétal : Am - Amandier; Cy - Cyprès; Ly - Lycium europaeum.

Type de végétation : LF - Lisière de forêt.

Hauteur du support des nids : I - de 0 à 2 m; II-de 2 à 4 m; III-de 4 à 8 m;
IV-de 8 à 16 m; V-de 16 à 32 m.

Altitude : 1-de 0 à 200 m; 2-de 200 à 400 m; 3-de 400 à 800 m.

P3 - nidification de juin.

n.d. - non dénombrés.

Annexe 5.3 : Anciennes colonies repérées en 1977 et en 1983

N°	Localisation	Support végétal	Type de végétation	Observations
3	W 20.0. Bou Hossein (Sidi Bakhti)	A, E	H, LA	- F - utilisée en 1976
8	W 20. Sud de Sidi Bakhti	A	H	- utilisée en 1982
16	W 20 A.0. Bou Heïa	A	H	- utilisée en 1976
30	N 13 et W 93. Route d'Arzew	P	B	- utilisée en 1982

ABREVIATIONS : voir annexe 5.1.

Annexe 5.4: Nombre de nids par unité de longueur, par unité de surface ou par arbre.

N° de la colonie	Acacia (a)		
	n (b)	moyenne	écart-type
6	c.c	320	
9	c.c	496	
25	c.c	312	
32	c.c	198	
36	10	533	59.21
45	10	361	15.91
Casuerina (c)			
5	10	6.90	3.84
10	16	4.44	5.52
23	33	5.12	5.87
Eucalyptus (c)			
20	42(cc)	3.55	2.83
21	25(cc)	6.64	6.88
22	11	16.55	18.19
35	5	3.20	2.40
Pins (c)			
4	8	4.00	1.81
5	10	13.90	3.84
9	10	53.60	25.60
10	8(c.c)	43.63	41.35
11	10	29.10	22.83
		6310 (d)	-
17	78	4.01	2.78
		2180	-
18	20	5.70	5.38
		1680	-
32	11	5.27	4.78
35	6	4.00	1.41
39	10	6.50	6.01
40	19	2.11	1.08
		1463	241.68

Annexe 5.4: suite.

N° de la colonie	Tamarix (d)		
	n(b)	moyenne	écart-type
1	7	961 987 (e)	589.62
2(P1)	8	1175 1880	1158.20
2(T1)	9	1272 1916	1960.56
26	4	3850 4229	1396.95
46(77)	5	1940 1940	1187.66
46(83)	5	2775 2775	1147.76

(a) Nombre de nids pour 100 m de haie. Dans la colonie 25, quelques oliviers et quelques jujubiers sont inclus dans la haie d'acacias.

(b) taille de l'échantillon; cc - comptage complet des nids de la colonie.

(c) Nombre de nids par arbre.

(d) Nombre de nids par ha.

(e) Nombre de nids par ha entièrement boisé (extrapolation).

(P1,T1)- 1ère ponte précoce, - 1ère ponte tardive.

(77,83)- année 1977; - année 1983.

Annexe 6.1 : Température et durée de la photopériode à Es Sénia (1983)

Période	Température moyenne (°C)		Durée moyenne (h. min)	
	Nuit	Jour	Nuit	Jour
16/04 au 23/04	13.7	16.8]10.47	13.13
21/04 au 23/04	12.5	16.0		
24/04 au 1/05	13.6	17.3	10.30	13.30
2/05 au 16/05	15.8	19.3]10.09	13.51
2/05 au 9/05	15.5	19.4		
10/05 au 16/05	16.2	19.0		

Annexe 7.1 : Matrice de données : liste des valeurs prises par 30 variables chez 5 espèces d'oiseaux granivores (1).

VARIABLES	E S P E C E S																															
	Poids	Statut du couple	Mode de reproduction	Durée de la saison de reproduction	Dispersion des arbres occupés	Nombre moyen de nids dans la colonie	Nombre moyen de nids par arbre	Comportement : en dehors de la période de reproduction	Comportement : pendant la période de reproduction	Synchronisme de la ponte	Nids dans les constructions	Nids dans les arbres épineux	Nids près d'un point d'eau	Nids : forme	entrée	mode de construction	matériaux utilisés	mise en place des matériaux	chambre intérieure	Parents construisant : partie extérieure	Parents construisant : partie intérieure	Taille modale de ponte par couvée réussie	incubation	élevage	- durée moyenne de l'élevage au nid	- nombre journalier de nourrissages des jeunes	- mode de nourrissage des poussins	- type de nourriture des poussins	lieu de collecte de la nourriture	- système social des parents pour collecter la nourriture		
PASSER DOMESTICUS	2	1	2	3	1	1	1	2	2	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1	1	3	3	3	2	2	1	2	1	2	1	1	1
PASSER HISPANIOLENSIS	2	1	2	2	3	2	2	1	3	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	3	3	3	2	2	1	2	1	2	1	1	2
PASSER LUTEUS	1	1	2	2	2	1	1	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	3	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1
PLOCEUS C. CUCULLATUS	3	2	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1	3	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1
QUELEA Q. QUELEA	1	1	2	1	2	3	3	1	1	2	1	1	1	2	1	2	2	2	2	1	4	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2

(1) D'après la synthèse de MOREL & MOREL (1973) pour les trois dernières espèces, les travaux de DA CAMARA-SMEETS (1978, 1982) pour Ploceus cucullatus, et les résultats de cette étude pour les deux premiers Passer.