

L'organisation spatio-temporelle de la reproduction chez le Moineau espagnol *Passer hispaniolensis* Temm. en zone semi-aride algérienne

par Maxime METZMACHER

I. — INTRODUCTION

Lors de la reproduction, les oiseaux sont réputés être sédentaires. Certaines espèces semblent néanmoins s'écarter alors de la norme et, chez les passereaux en particulier, effectuer ce que WARD (1971) a appelé une reproduction itinérante. Le quelea *Quelea quelea*, accomplit, en zone semi-aride, des déplacements liés aux premières pluies de la saison humide et élève, semble-t-il, des nichées successives dans des colonies distantes parfois de plusieurs centaines de kilomètres. Dans l'ouest du continent nord-américain, le Carouge grégaire *Agelaius tricolor* présente un opportunisme reproductif analogue (ORIAN 1960, 1961). Ses déplacements sont, toutefois, de moindre envergure que ceux de *Q. quelea*. Sur ce même continent, le cycle annuel du Récollet noir *Phainopepla nitens* est encore plus particulier dans la mesure où il niche, semble-t-il, deux fois par an : une première fois dans ses quartiers d'hiver, en zone désertique, et une seconde dans ceux d'été, en zone semi-aride (WALSBERG 1978). En Europe, le Sizerin flammé *Carduelis flamma* nous offre aussi un exemple très démonstratif d'opportunisme reproductif (PEIPONEN 1957, NEWTON 1972). Dans tous ces cas, les déplacements des oiseaux semblent liés à d'importantes variations des ressources alimentaires. Ces variations sont particulièrement marquées en zone semi-aride et, si l'hypothèse avancée pour *Q. quelea* est fondée, WARD (1971) présume que, parmi les nombreux granivores de ces régions, il est d'autres espèces de reproducteurs itinérants.

Pour vérifier cette hypothèse, certains granivores conviennent sans doute mieux que d'autres : c'est le cas en particulier du Moineau espagnol *Passer hispaniolensis* qui, en zone semi-aride de l'ouest méditerranéen, est connu pour être nomade en période internuptiale et soupçonné de l'être également en période de reproduction (BACHKIROFF 1953). De plus, parce qu'à l'instar du quelea l'espèce pose des problèmes à l'agriculture, de nombreux aspects de sa biologie ont déjà été étudiés (BACHKIROFF 1953, GAVRILOV 1963, BORTOLI 1969, METZMACHER 1981, 1983, ALONSO 1983, 1984). Malgré

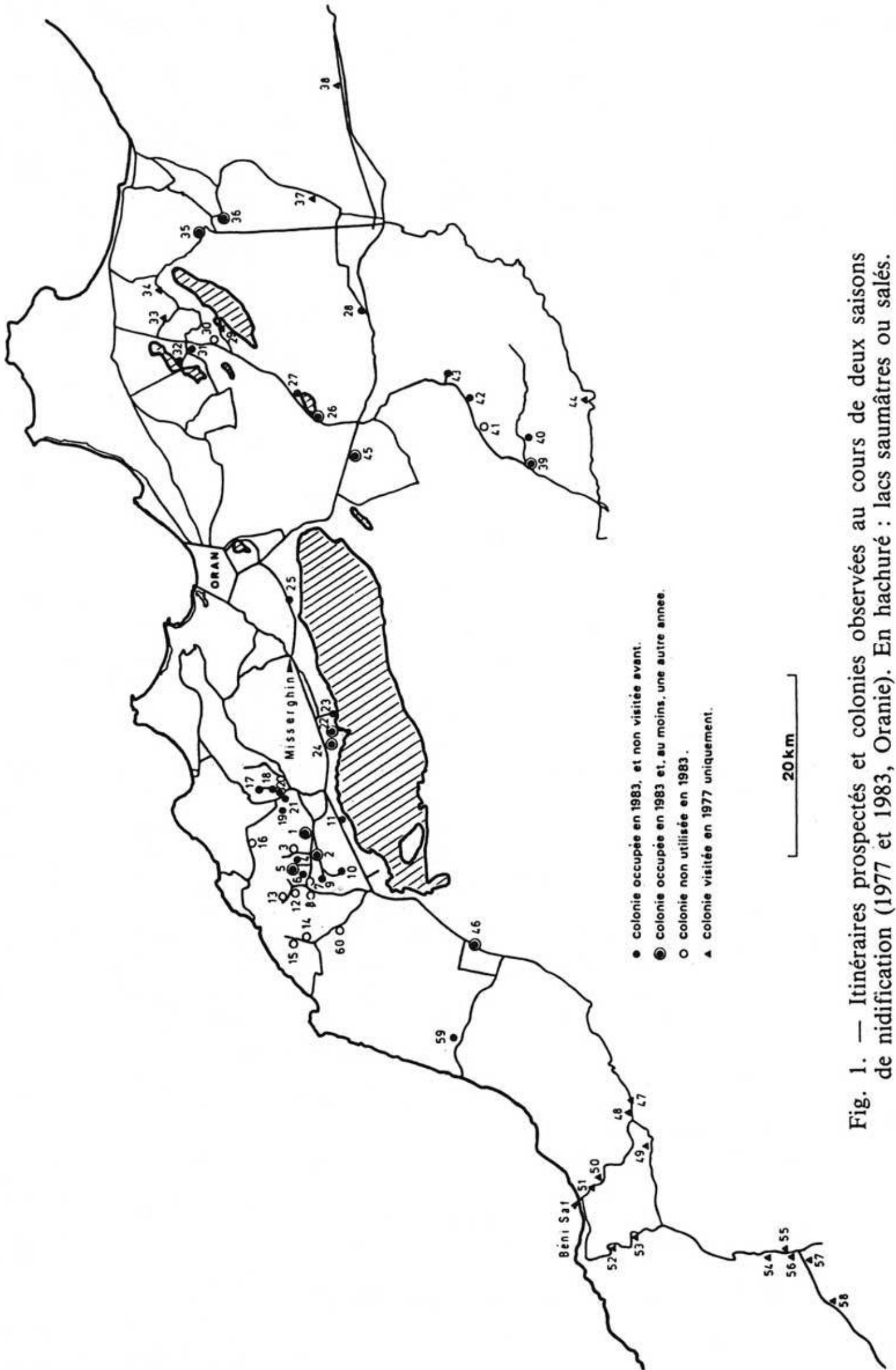


Fig. 1. — Itinéraires prospectés et colonies observées au cours de deux saisons de nidification (1977 et 1983, Oranie). En hachuré : lacs saumâtres ou salés.

l'apport de ces différents travaux, nos connaissances de l'organisation spatio-temporelle de la reproduction ainsi que ses variations restaient néanmoins à parfaire. Dans ce but et pour discuter l'hypothèse de WARD, il importait d'en examiner les différentes modalités et d'en quantifier divers paramètres dans un nombre suffisamment élevé de colonies.

Dans ce cadre, le présent travail rend compte d'une enquête sur la nidification de l'espèce en Oranie (zone semi-aride du nord-ouest algérien). Il tente de préciser les caractères des formations végétales utilisées et des sites d'implantation des colonies. Il vise encore à évaluer le nombre et la taille de celles-ci, à quantifier plusieurs paramètres démographiques, et, dans la mesure du possible, à confronter leurs valeurs à celles obtenues dans d'autres régions. Il a aussi pour but de discuter des facteurs susceptibles d'influencer l'implantation et la structure des colonies de moineaux, la chronologie et le synchronisme de leur reproduction, ainsi que les modalités de la nidification coloniale et les variations de son succès.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE 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. Par ailleurs, au cours de ces deux années, la région comprise entre Oran et la vallée de l'oued Médiouni (entre les colonies 25 à 60 de la Fig. 1) a fait l'objet d'observations plus intensives. La plupart de ces recherches ont été effectuées en voiture sur des itinéraires prédéfinis. Dans la zone d'étude intensive, les agriculteurs les ont parfois orientées en me signalant l'existence de certaines colonies. En 1977, la prospection s'est achevée le 15 juillet et en 1983, le 15 juin.

Enfin, la localisation géographique des colonies est basée sur la carte Michelin au 1/1000000, et, dans la mesure des disponibilités, sur les cartes I.N.C. au 1/200000, au 1/50000 et au 1/25000.

Nous tenons la liste des colonies, reprises sur la figure 1, et leurs caractéristiques à la disposition des lecteurs intéressés.

2. — IMPORTANCE DES COLONIES ET RELEVÉ DE VÉGÉTATION

L'importance d'une colonie est déduite du nombre de nids qu'elle contient. Pour les petites, tous les nids sont comptés ; la population des grandes est estimée à partir d'échantillons. Ces derniers sont « prélevés » d'une manière systématique, c'est-à-dire qu'un échantillon est examiné tous

les x doubles pas, x étant fonction de la longueur de la colonie et du temps qu'il était possible de consacrer à sa visite. Cet échantillon correspondait au nombre de nids portés par un arbre si la colonie était établie dans une ou plusieurs rangées d'arbres, à celui d'un tronçon de 20 m si les nids se situaient dans une haie, ou à celui d'une surface de 400 m² s'ils se trouvaient dans un bois ou une forêt-galerie. Il suffisait, ensuite, de multiplier le nombre d'arbres, de tronçons ou de carrés porteurs de nids par la valeur moyenne de l'échantillon correspondant.

Ajoutons encore que, dans un certain nombre de cas (colonies 1, 2, 26), la surface totale des colonies forestières a pu être calculée à partir de photographies aériennes de l'I.N.C. au 1/5000 éditées en 1972-73. Les surfaces ainsi obtenues ont été corrigées en mesurant, sur le terrain et en 1983, la longueur et, en différents endroits, la largeur des colonies correspondantes. Sans ces corrections les surfaces auraient été surestimées. Enfin, dans d'autres cas, ces étendues ont été calculées (colonies 4, 5, 11, 17, 18, 19, 27) ou évaluées (colonies 28, 39, 40, 43, 46, 59) à l'aide de cartes I.N.C. au 1/25000 et de mesures de terrain.

En complément des mesures de surface, la hauteur moyenne du toit de la formation végétale a été évaluée ainsi que, dans les forêts de tamaris, le taux de recouvrement de la strate ligneuse. La hauteur a été estimée à l'œil ou à l'aide du téléobjectif d'un appareil photographique. Pour les surfaces-échantillons de 400 m², le taux de recouvrement, également déterminé à l'œil, comportait dix classes de même intervalle (10 %). Les essences végétales utilisées pour la nidification ont été notées.

3. — EXAMEN DES COLONIES

Lorsque la colonie découverte était encore occupée, un minimum de 20 nids était visité, dans la mesure du possible choisis tous les x doubles pas et le long d'un trajet défini au préalable. Leur teinte — brune pour les nids de l'année précédente, verte ou paille pour ceux de l'année en cours —, leur contenu — œufs, jeunes ou crottes —, ainsi que leur état — présence ou absence d'une couche interne —, étaient notés. Quand ils contenaient des jeunes, l'âge de ceux-ci était estimé (annexe). Lorsque la colonie visitée était abandonnée, le nombre de nids examinés était habituellement plus restreint. Dans quelques colonies enfin, aucun nid n'a été visité, l'escalade des arbres étant impossible ou trop périlleuse.

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 avant eux. Lors d'une visite tardive, ils risquent donc de ne pas être comptabilisés, ce qui conduira à une sous-estimation de la production. En revanche, une visite précoce présente le défaut inverse et permet la prise en compte d'un certain nombre de jeunes qui mourront avant l'envol.

4. — TRAITEMENT DES DONNÉES

L'échantillonnage du nombre de nids par arbre, tronçon ou surface étant systématique, la formule suivante a permis le calcul de l'écart-type (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.

L'échantillonnage des nids visités n'étant qu'approximativement systématique, l'écart-type de la distribution de fréquences de leur contenu (œufs, jeunes) a été calculé grâce à la formule classique (DAGNELIE 1969-1970).

III. — RÉSULTATS

A. — Caractéristiques des colonies de Moineaux espagnols

1. — CARACTÈRES DE LA VÉGÉTATION

a) *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 seule essence ligneuse (Tabl. I), tandis que 18 (30 %) en possèdent deux ou plus (Tabl. II, pour les deux principales).

TABLEAU I. — Caractéristiques des 42 colonies de Moineaux espagnols en Oranie. LA : ligne d'arbres ; H : haie ; FG : forêt-galerie ; Bu : buisson ; B : bosquet.

| Végétaux utilisés (en %) | Types de végétation (en %) | | | | | Colonies proches 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 | | | |
| Trenble 2.4 | | | | | 2.4 | |
| Total | 16.7 | 19.1 | 19.0 | 2.4 | 42.9 | 23.9 |

TABLEAU II. — Caractéristiques de 18 colonies de Moineaux espagnols en Oranie. LF : lisière de forêt ; autres abréviations : Tableau I.

| Deux principaux végétaux utilisés (en %) | | Types de végétation (en %) | | | | | | Colonies proches 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 + Casuarina | 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 + Casuarina | 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 |

L'eucalyptus mérite une remarque. Les moineaux s'y installent le plus fréquemment en juin et cet arbre fournit non seulement le support du nid, mais aussi, grâce à ses feuilles, une partie des matériaux nécessaires à sa construction.

b) *Physionomie végétale*

La lecture des tableaux I et II 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 très appréciés. En revanche, 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.

c) *Hauteur de la végétation*

Le tableau III 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.

d) *Préférence pour certains végétaux*

Certaines colonies étant 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 casuarinas, 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.

TABLEAU III. — Nombre de colonies par classe de hauteur pour les quatre végétaux les plus fréquemment utilisés. Classes de hauteur : II, 2 à 4 m ; III, 4 à 8 m ; IV, 8 à 16 m ; V, 16 à 32 m.

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

2. — EMBLACEMENT DES COLONIES

Aux mois d'avril et de mai, toutes les colonies sont proches de champs de céréales. Au mois de juin, la moisson a lieu ou s'achève ce qui fait disparaître ce facteur attractif.

La distance à un point d'eau (Fig. 2) montre une distribution bimodale : la plupart des petites colonies observées en étaient en effet éloignées de

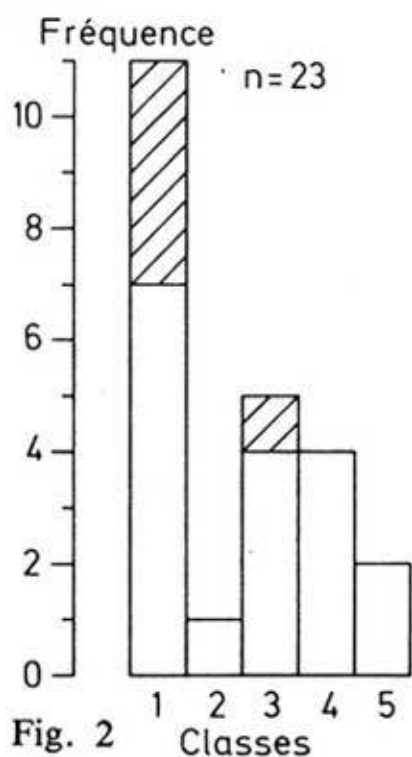


Fig. 2. — Distribution de fréquences des distances entre un point d'eau et les colonies de moineaux espagnols ; classes : 1, 0 à 150 m ; 2, 150 à 300 m ; 3, 300 à 600 m ; 4, 600 à 1 200 m ; 5, 1 200 à 2 400 m. En hachuré : colonies de mai ou de juin.

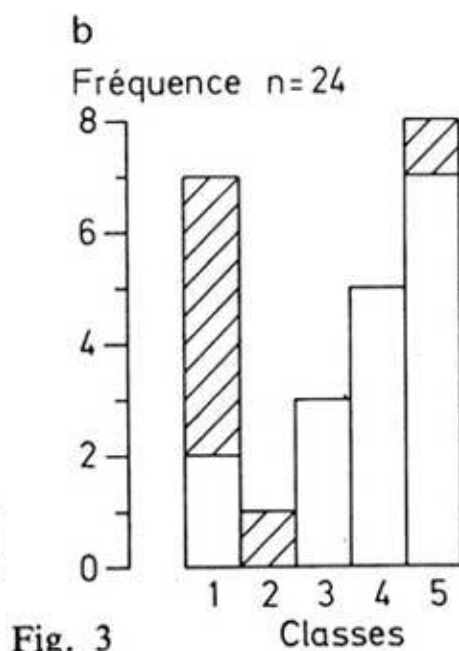
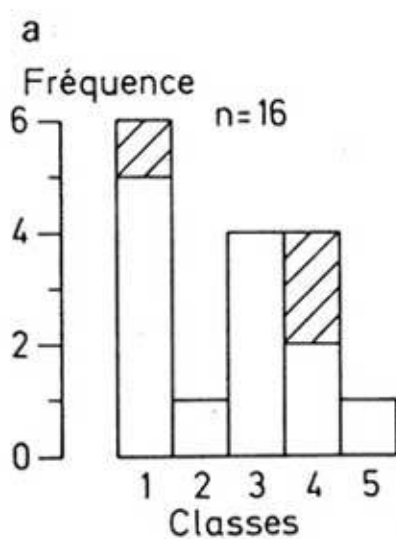


Fig. 3a. — Distribution de fréquences de la surface des colonies de Moineaux espagnols ; classes : 1, 0 à 1 ha ; 2, 1 à 2 ha ; 3, 2 à 4 ha ; 4, 4 à 8 ha ; 5, plus de 8 ha. En hachuré : colonies de mai ou de juin.

Fig. 3b. — Distribution de fréquences de l'importance numérique des colonies de Moineaux espagnols ; classes : 1, 0 à 500 nids ; 2, 500 à 1 000 nids ; 3, 1 000 à 2 000 nids ; 4, 2 000 à 4 000 nids ; 5, plus de 4 000 nids. En hachuré : colonies de mai ou de juin.

moins de 150 m et les autres situées à des distances variant entre 0 et 1 750 m (classe modale : 300 à 600 m).

Environ 23 % des colonies, par ailleurs, se situent au voisinage d'une ferme (Tabl. I et II).

En ce qui concerne l'altitude, dans la zone prospectée en 1983, deux colonies seulement ont été notées à plus de 400 m, toutes deux importantes et, à cette époque d'ailleurs, les seules trouvées en activité dans l'est oranais. Ainsi, en retardant la maturation des céréales, l'altitude pourrait permettre une reproduction plus tardive des oiseaux granivores.

3. — STABILITÉ DES COLONIES

Les Moineaux espagnols peuvent nicher régulièrement, ou assez régulièrement, dans un même site. La colonie 35, par exemple, a été occupée cinq fois en 5 années d'observation (en 1974, 1975, 1976, 1977 et 1983). Dans le même secteur, la colonie 36, en revanche, ne le fut que trois fois (en 1974, 1976 et 1983). Les variations d'effectifs, la rotation des cultures, les dérangements peuvent engendrer ces différences.

4. — IMPORTANCE DES COLONIES

a) *Nombre de nids*

Le nombre moyen de nids par arbre est très variable au sein d'une même espèce, et d'une espèce à l'autre — entre 4 et 7 environ pour les casuarinas, entre 3 et 17 pour les eucalyptus et entre 2 et 54 pour les pins. Pour les acacias, exprimé par 100 m de haie, il variait entre 200 et plus de 500. Enfin, la densité des nids à l'ha approchait ou dépassait, pour les pins, 1 500. Dans une petite colonie de 0,6 ha, elle s'élevait même à plus de 6 000. Pour les tamaris, elle était comprise entre 1 000 et 4 000 environ et, dans les secteurs totalement boisés, pouvait dépasser 4 000.

Tous ces décomptes sont cependant entachés d'une certaine erreur. Il est en effet difficile de compter exactement des nids accolés les uns aux autres que, par ailleurs, la végétation peut masquer. Par conséquent, les chiffres mentionnés sont probablement estimés par défaut.

b) *Surface et importance des colonies*

La figure 3a présente la distribution de fréquences de la surface des colonies, et la figure 3b celle 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 des mois de mai et juin.

La relation entre la surface des colonies et le nombre de leurs nids (Fig. 4) suggère que dans les petits boisements, il existe deux types de colonies selon que la densité des nids y est forte ou faible. Cela résulte sans doute de 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.

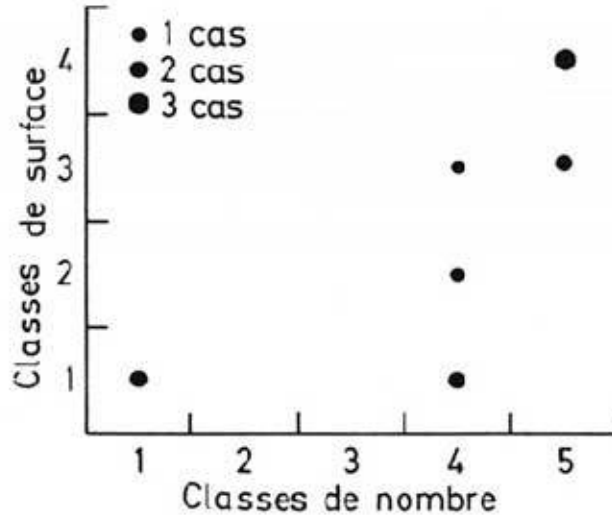


Fig. 4. — Relation entre la surface des colonies et le nombre de nids (classes de surface : Fig. 3a ; classes de nombre : Fig. 3b).

c) Importance des effectifs

Pour l'ouest oranais, zone plus intensivement prospectée et comprenant les colonies nos 1 à 25 et n° 60, une estimation de la population de nids est possible. Ainsi, en 1983, les premières pontes précoces et tardives nous donnent un total d'environ 36 860 nids, et les pontes ultérieures 1 050 nids (3 %). Sachant que, dans un sous-échantillon de 12 colonies, on notait en moyenne 4,2 % de nids sans couche interne (soit environ 1 550 de nos 36 860 nids), et que cette absence atteste probablement celle de la femelle, on peut évaluer la population de femelles adultes à environ 35 310 individus (36 860-1 550). Par conséquent, pour un nombre équivalent de mâles, la population serait estimée à 70 620 reproducteurs répartis en 13 colonies de première ponte.

d) Variations spatio-temporelles 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 entre les populations des deux régions. Néanmoins, on peut noter que les deux plus importantes colonies du début du mois de mai se trouvaient dans l'est oranais, à environ 600 m d'altitude (colonies nos 39 et 40). De plus, au nord de ces deux colonies, aucune ponte du mois de mai ou de juin n'a été trouvée, ce qui peut être lié à l'aridité plus marquée de cette zone (BALDY 1974).

Par ailleurs, en comparant la position des colonies relevées en 1977

et en 1983, on remarque que la vallée de l'oued Médiouni, riche de colonies en 1977 (n^{os} 14, 15 et 60), n'en a plus hébergé en 1983 (Fig. 1). La raison ne tient pas à un manque de ressources : il y avait en effet en 1983 un champ d'orge et de l'eau dans l'oued à côté du site n^o 60, siège d'une importante colonie en 1977. Par conséquent, il y a eu en 1983 soit diminution globale des effectifs de moineaux dans la zone d'étude, soit redistribution dans des colonies différentes. Sans exclure la première hypothèse et sans pouvoir confirmer la seconde, certains résultats plaident cependant en faveur de cette dernière. Dans la partie échantillonnée de la colonie 46, la densité des nids était en effet de 1 940 à l'ha en moyenne en 1977 contre 2 775 en 1983 (différence non significative au niveau 0,05 ; n_1 et $n_2 = 5$; test exact, $P = 0,1$).

5. — STRUCTURE DES COLONIES

a) *Distribution des nids*

La distribution du nombre de nids par tronçon de haie pour les acacias, par arbre pour les eucalyptus et les pins est illustrée par la figure 5. Dans les trois cas, il s'agit d'une distribution en i.

b) *Densité des nids dans différents secteurs d'une colonie*

Au sein d'une colonie, la densité des nids peut être organisée spatialement. Ainsi, dans une forêt-galerie de tamaris (colonie n^o 2, première ponte tardive), elle était d'un côté du boisement (= « colline ») systématiquement plus élevée que de l'autre (Fig. 6). Cet écart paraissait lié à une différence dans le taux de recouvrement de la strate ligneuse, qui pour le côté « champ » atteignait en moyenne 46 %, et pour le côté « colline » 66 %. De plus, les nids de ce dernier côté étaient aussi plus proches des zones de friches, sources probables de leurs matériaux. La figure 6 révèle par ailleurs la très forte concentration de nids dans un seul quadrat (b 1). Celui-ci était à la fois très boisé, proche d'un champ de céréales et des friches de la colline où foisonnaient les adventices. Enfin, elle montre encore que même des arbustes, à condition d'être en forte densité, peuvent être relativement attractifs comme site de nidification (cas de b 4).

Un deuxième exemple, ayant trait à la colonie 25 établie sur trois îlots d'acacias (Fig. 7a et 7b), nous montre également que chaque îlot présente une ou parfois deux zones de plus forte densité de nids, cette hétérogénéité ne pouvant 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, ils avoisinent les jonctions de deux variétés de céréales. De plus, mais indirectement, les zones vides de nids, face aux cultures maraîchères et aux agrumes, témoignent en faveur de l'interprétation proposée.

Le troisième cas enfin concerne un bosquet de pins et d'oliviers dont les arbres sont plantés en deux séries parallèles. La lecture du tableau IV

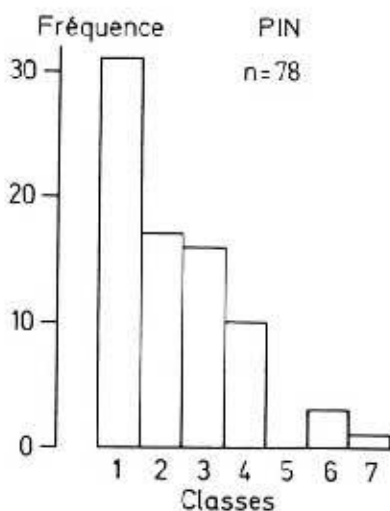
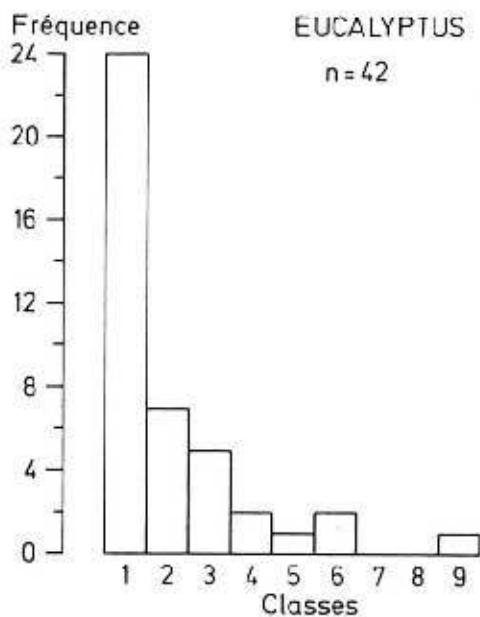
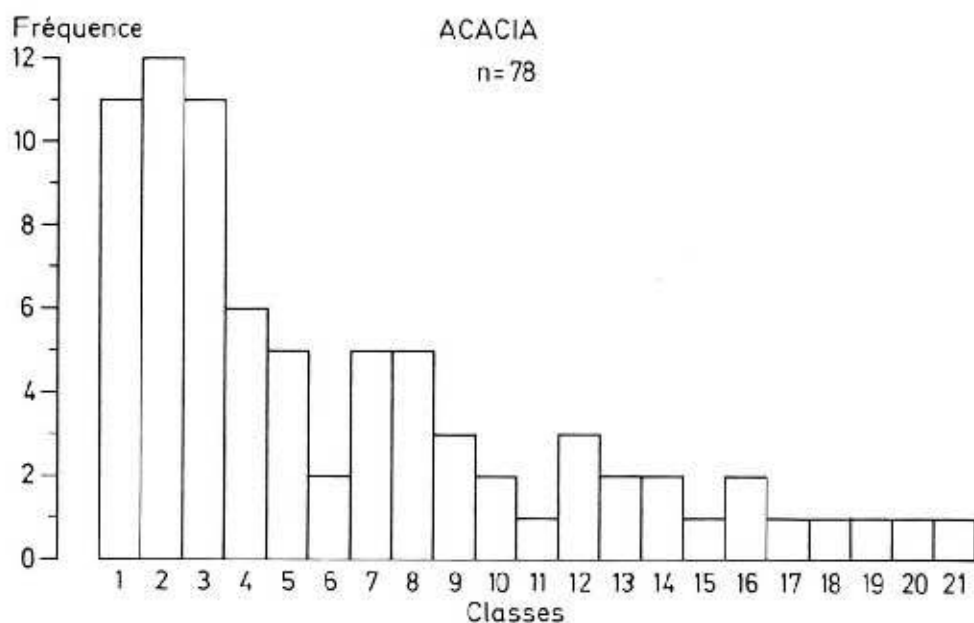


Fig. 5. — Distribution de fréquences du nombre de nids par tronçon de 20 m de haie (acacia) ou par arbre (eucalyptus et pin). *Acacia* (colonie 25) : classes : 1, 1 à 10 nids ; 2, 11 à 20 nids ; 3, 21 à 30 nids, etc. *Eucalyptus et pin* (colonies 17 et 20) : classes : 1, 1 à 2 nids ; 2, 3 à 4 nids ; 3, 5 à 6 nids, etc.

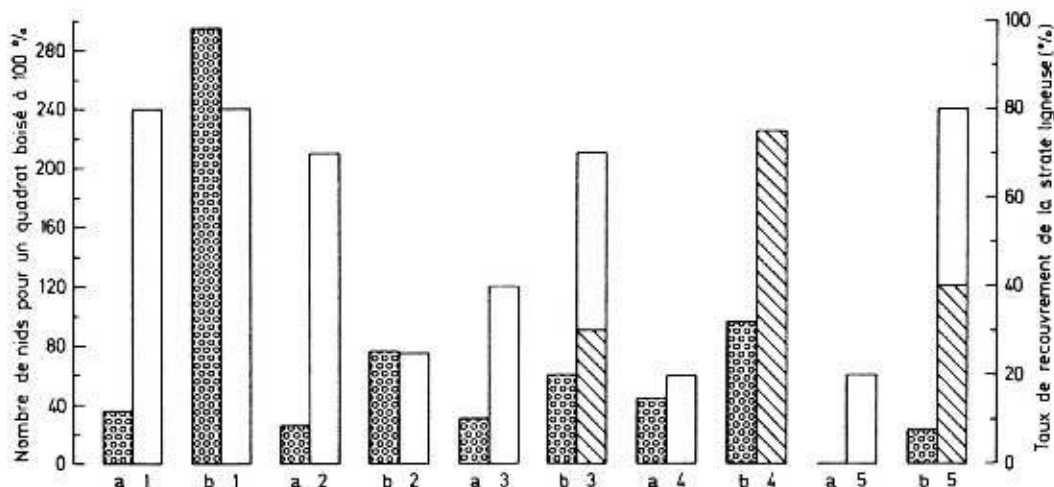


Fig. 6. — Variation spatiale du nombre de nids et du taux de recouvrement de la strate ligneuse dans une forêt-galerie de tamaris. a : côté « champ », b : côté « colline ». 1, 2, ... : premier, deuxième, ... quadrat. En hachuré, % de la superficie du quadrat couverte de tamaris de moins de 3 m de haut.

nous montre que les arbres porteurs de nids sont moins nombreux dans les rangées les plus externes du bosquet (n° 1), et que les moineaux ont totalement évité les arbres les plus petits, les oliviers en l'occurrence. L'occupation plus faible des rangées externes de pins suggère que le Moineau espagnol préfère installer son nid à l'abri du vent. Ce fait a encore été observé dans d'autres colonies, sans toutefois être quantifié.

TABLEAU IV. — Variation du pourcentage d'arbres porteurs de nids en fonction de la situation des arbres. P : rangée de pins ; O : rangée d'oliviers.

| Série A | | | Série B | | | |
|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| P ₁ | P ₂ | P ₃ | P ₃ | P ₂ | O ₁ | P ₁ |
| 16.0 | 22.4 | 21.6 | 20.8 | 16.0 | 0.0 | 3.2 |

c) 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 se demander si la taille de ponte est 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.

Dans la colonie 2, elle était supérieure ($P < 0,05$, test des médianes) dans les rangées latérales (1) ($\bar{x} = 4,82$, $s = 0,64$, $n = 17$ contre $\bar{x} = 4,32$,

(1) Au préalable, et pour réunir en un seul échantillon les données des deux rangées latérales, nous nous étions assuré de l'inexistence de différence significative entre elles.

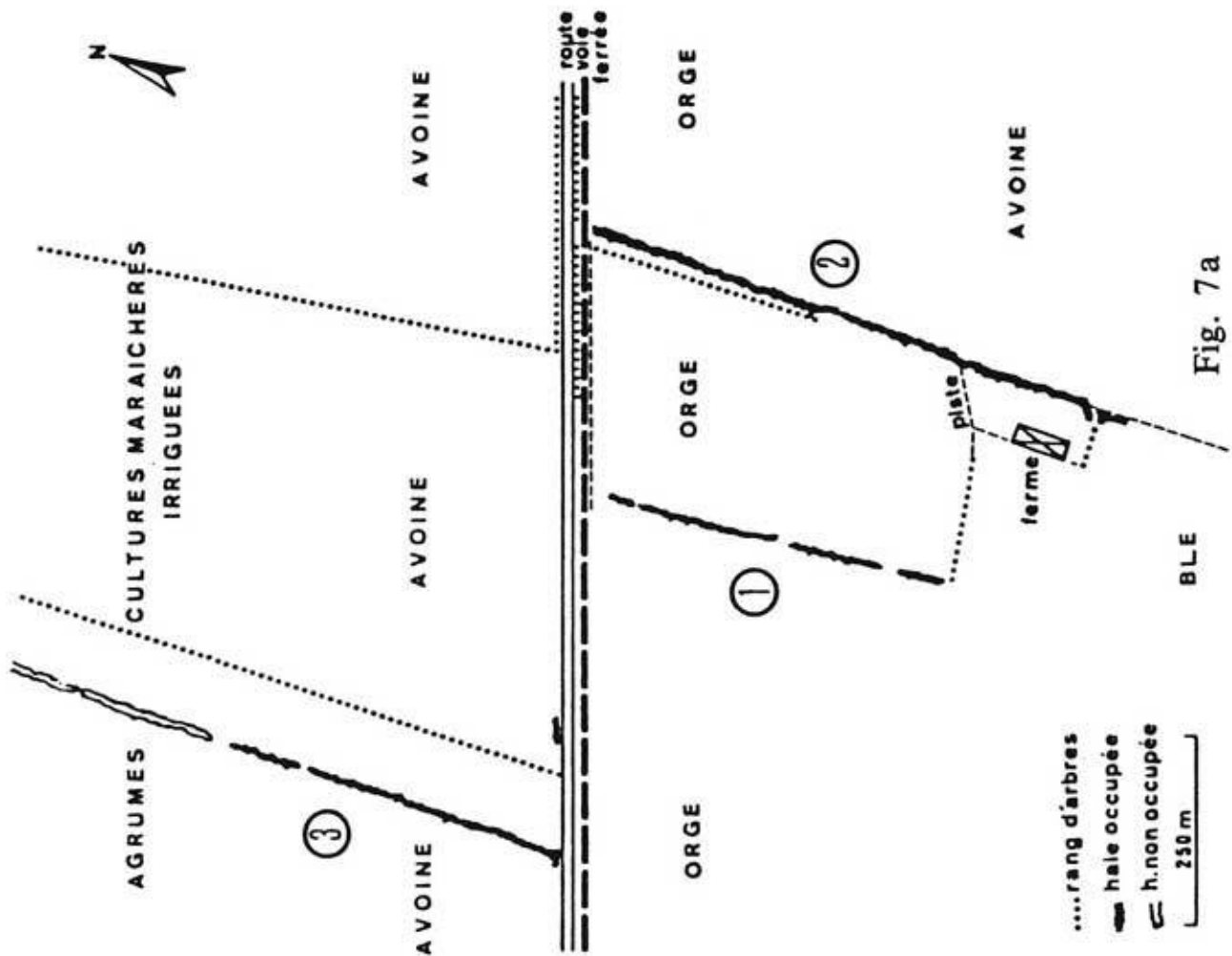


Fig. 7a

Fig. 7b

Fig. 7a. — Situation topographique de la colonie de reproduction n° 25 (1, 2, 3 : flots d'acacias).
 Fig. 7b. — Variation spatiale du nombre de nids dans trois flots de la colonie n° 25 (en tirets : voies ; emblavures entourant les trois flots d'acacias : A, avoine ; B, blé ; O, orge).

$s = 0,82$, $n = 19$). Dans la colonie 46, en revanche, la différence de taille de ponte entre le centre et la périphérie n'est pas significative. Enfin, dans la colonie 2, une différence significative ($P < 0,05$, test des médianes) a été notée entre les premiers nids visités ($\bar{x} = 4,33$, $s = 0,91$, $n = 18$) et ceux qui les surplombaient ($\bar{x} = 4,78$, $s = 0,55$, $n = 18$). De même, dans la colonie 46, la fréquence des pontes de 5 ou 6 œufs était plus élevée dans les nids situés à au moins 5 m du sol que dans ceux placés à 4 m au plus ($\chi^2 = 3,92$, $P < 0,05$).

B. — Dynamique de la reproduction

1. — CHRONOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Un examen des figures 8 et 9 nous révèle l'existence d'un synchronisme régional dans la reproduction des colonies de Moineaux espagnols, synchronisme qui caractérise autant les premières pontes que les suivantes.

En 1977, la saison de reproduction comportait quatre périodes de ponte (deux premières décades d'avril ; première quinzaine de mai ; alentour du 25 mai ; première décade de juin) et trois en 1983 (première décade d'avril (premières pontes précoces) et fin avril (premières pontes tardives) ; première décade de mai ; 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, la coïncidence interannuelle est moins bonne pour les autres périodes de ponte. Elle reste cependant notable, surtout pour le début du mois de mai, et cela en dépit du fait que les zones prospectées n'étaient pas exactement comparables en 1977 et en 1983, le sud-ouest oranais n'ayant pas été visité lors de la seconde année.

Par ailleurs, puisque les pontes du mois d'avril sont des premières pontes, celles des cycles suivants — sauf celles de début de mai qui peuvent être des premières pontes très tardives — sont des deuxièmes pontes, des pontes de remplacement, ou des troisièmes pontes. Pour prouver ce dernier point, la connaissance de l'histoire individuelle des nicheurs est nécessaire, ce qui est difficile.

Les figures 8 et 9 nous montrent également que 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 une hausse analogue. La reproduction semble d'ailleurs avoir été particulièrement précoce au cours de ces deux années : en 1976, en effet, le début de la ponte n'avait pas été noté avant le 20 avril dans les colonies 1, 35, 36 et 46.

Enfin, nous remarquerons que le Moineau espagnol, en 1977 comme en 1983, a commencé à pondre une douzaine de jours au moins après le Moineau domestique.

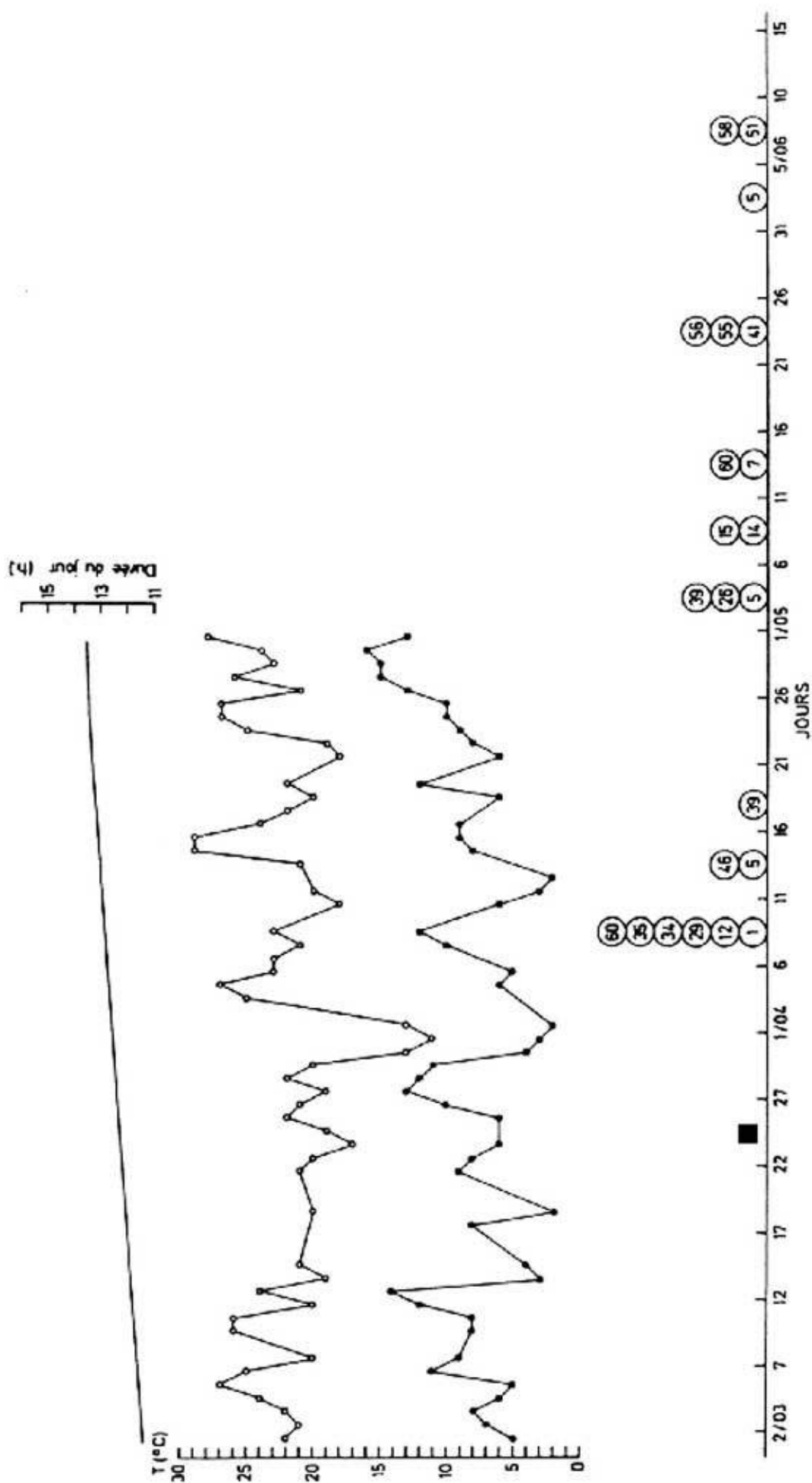


Fig. 8. — Périodes de ponte (premier œuf) des moineaux, température journalière et durée du jour (Oranie, 1977). Carré plein : colonie de Moineaux domestiques de Misserghin ; cercles numérotés : colonies de Moineaux espagnols (pour la signification des numéros, voir la Fig. 1) ; cercles pleins : température à 6 h ; cercles creux : température à 12 h (Es Sénia).

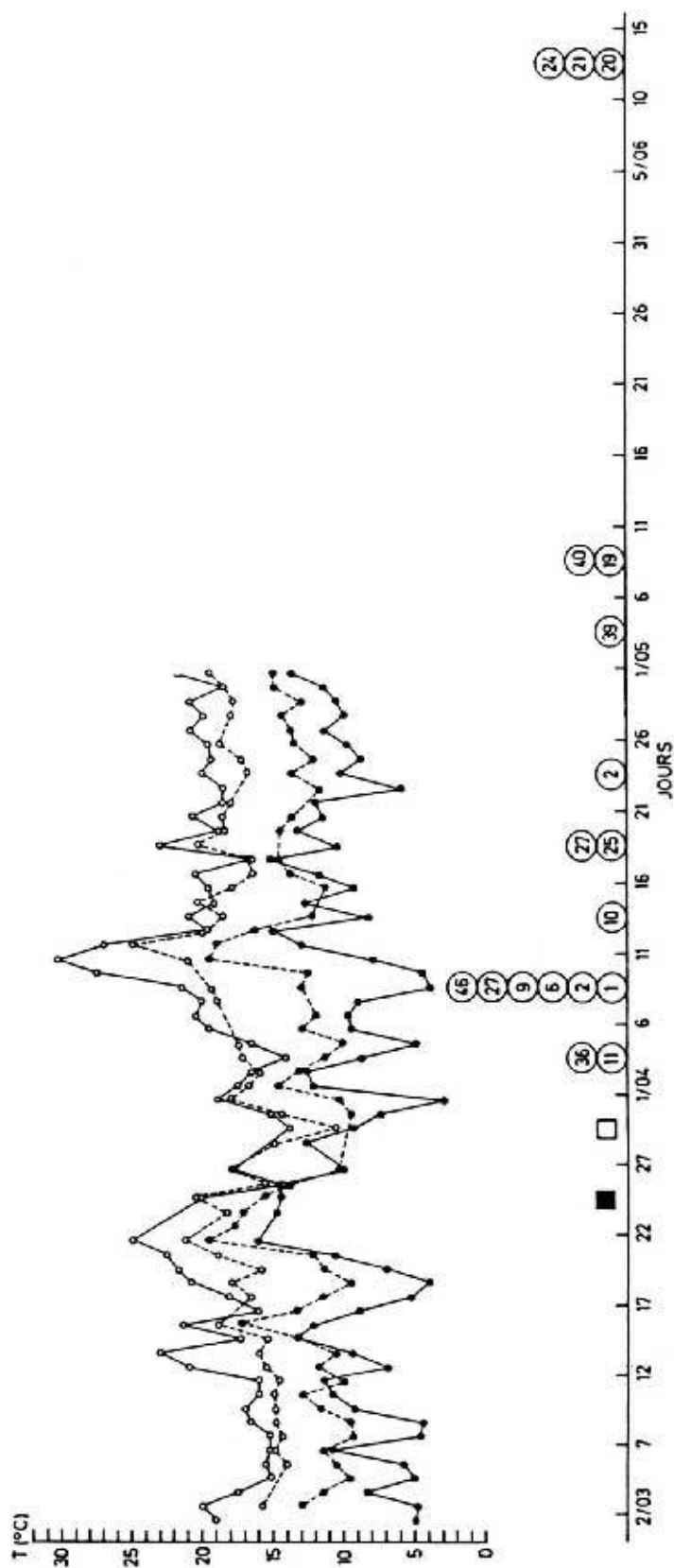


Fig. 9. — Périodes de ponte (premier œuf) des moineaux et température journalière (Oranie, 1983). Carrés : colonies de Moineaux domestiques ; carré plein : Misserghin (station de la Protection des végétaux) ; carré creux : route Misserghin-Es Sénia ; cercles numérotés : colonies de Moineaux espagnols (pour la signification des numéros, voir la Fig. 1) ; cercles pleins : température à 6 h ; cercles creux : température à 12 h ; trait continu : Es Sénia ; trait pointillé : Beni Saf.

2. — REPRODUCTION SÉDENTAIRE ET ITINÉRANTE

En Oranie, la formation de nouvelles colonies a été notée aux mois de mai et juin (colonies 7 et 41 en 1977 ; colonies 19, 20, 21, 24, 40 et, probablement, 39 en 1983). Dans le nord de la Tunisie, elle a déjà été signalée en juin (BORTOLI 1969) et, dans la région de Cáceres en Espagne, au début de juillet (ALONSO 1984). Pour BORTOLI, elle résulterait d'une reproduction plus tardive des oiseaux de première année, ce qui est bien le cas chez le Moineau domestique, où SUMMERS-SMITH (1963) a montré que les individus de cette classe d'âge commençaient à pondre en moyenne 18,5 jours après leurs aînés. Cette explication pourrait s'appliquer à notre colonie 39 où il y eut en 1977 deux vagues de ponte à 14 jours d'intervalle environ, mais non pas à notre colonie 7 où la ponte a débuté le 14 mai alors que, dans la même vallée, l'envol des jeunes se produisait dans les colonies 1 et 12 vers le 4-5 mai. Ces deux dernières colonies étant abandonnées après un premier cycle de reproduction, une partie de leurs effectifs — plus particulièrement les couples ayant manqué leur première couvée — a pu se déplacer pour aller fonder la colonie 7. Il s'agirait, dès lors, d'un cas de reproduction itinérante. L'implantation d'autres colonies en mai et en juin suggère qu'il n'est pas unique. Ce mode de reproduction n'exclut pas, par ailleurs, la possibilité d'une nidification sédentaire : en 1977, par exemple, la colonie 5 est restée active d'avril à juin (METZMACHER 1985).

Les distances séparant les colonies utilisées au cours de cycles reproducteurs successifs paraissent être relativement courtes : 6,5 km au maximum pour les oiseaux qui seraient passés, en 1977, de la colonie 39 à la colonie 41 (Fig. 1).

3. — SUCCÈS DE LA REPRODUCTION

a) Taille des pontes

En 1977, la taille moyenne de ponte a varié de 4,19 à 4,65, et, en 1983, de 4,57 à 5,00 (Tabl. V). Chaque année, la variation saisonnière (premières pontes contre secondes) était significative (en 1977, $\chi^2 = 11,86$, $P < 0,001$; en 1983, $\chi^2 = 7,18$, $P < 0,01$). La variation interannuelle l'était également tant pour les premières pontes ($\chi^2 = 14,85$, $P < 0,001$) que pour les secondes ($\chi^2 = 4,13$, $P < 0,05$).

b) Succès à l'éclosion

Le pourcentage maximum d'œufs éclos a été calculé pour quelques colonies régulièrement prospectées (METZMACHER 1985). Dans les pontes réussies, il est élevé et s'étale entre 92 et 98 %. Il est donc comparable à celui enregistré, en moyenne, au Kazakhstan et en Espagne : 94 % (GAVRILOV 1963, ALONSO 1984).

c) Succès à l'envol

Le tableau V nous donne le nombre moyen de jeunes à l'envol pour les nids dont au moins un jeune s'est envolé. En 1977, il a varié entre 1,53 et 2,55, et en 1983, entre 1,22 et 3,13. Pour nos deux années, ces variations ont été significatives (Tabl. VI) et la production de jeunes dans l'ensemble des colonies étudiées n'est donc pas homogène.

Pour conforter ces résultats, il convient d'ajouter que les différences observées entre les colonies au moment de l'envol existent déjà plusieurs jours auparavant (Tabl. VII).

En fin d'élevage, le taux de mortalité journalière des jeunes a pu être estimé entre 4 et 9 % environ (Tabl. VII). Une avance ou un retard d'une journée pour la date d'inventaire aurait donc, théoriquement, accru ou diminué dans les mêmes proportions les résultats des comptages.

Le pourcentage des nids dont au moins un poussin s'est envolé varie considérablement d'une colonie à l'autre (Tabl. VIII). Dans le meilleur des cas (colonie 9), il atteint 80 %. Dans le pire, il n'est pas prouvé qu'il soit inférieur 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, et la surestimation du nombre de pontes perdues entraîne une sous-estimation du nombre des vols réussis.

TABLEAU V. — Taille moyenne des couvées et nombre de jeunes produits chez le Moineau espagnol. (a) P1 (T1) première ponte précoce (tardive) ; P2 deuxième ponte précoce ou ponte de remplacement. (b) moyenne \pm écart-type (taille de l'échantillon). (c) sous-échantillon des couvées proches de l'envol uniquement. (d) colonie visitée un peu après le début des éclosions. (e) valeur minimale ; la valeur maximale est de : $2,30 \pm 0,95$.

| 1977 | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|-------------|---|---|----|----|---|-------------------------|----|----|----|----|---|---|--------------------------|
| N° de la colonie et type de ponte (a) | Oeufs / nid | | | | | | Jeunes / nid | | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | $\bar{x} \pm s (n)$ (b) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | $\bar{x} \pm s (n)$ |
| 1 / P1 | | | 2 | 13 | 15 | | $4.43 \pm 0.63 (30)$ | 12 | 10 | 8 | 1 | | | $1.94 \pm 0.89 (31)$ |
| 12 / P1 | | | | | | | | 13 | 18 | 17 | 5 | | | $2.26 \pm 0.94 (53)$ |
| 46 / P1 | | 1 | 4 | 25 | 12 | 1 | $4.19 \pm 0.73 (43)$ | 11 | 19 | 8 | | | | $1.92 \pm 0.71 (38)$ |
| 39 / T1 | | | | | | | | 8 | 9 | | | | | $1.53 \pm 0.51 (17)$ (c) |
| 7 / P2 | 2 | | 5 | 10 | 29 | 9 | $4.65 \pm 1.09 (55)$ | 9 | 27 | 23 | 11 | 1 | | $2.55 \pm 0.95 (71)$ |
| 1983 | | | | | | | | | | | | | | |
| N° de la colonie et type de ponte (a) | Oeufs / nid | | | | | | Jeunes / nid | | | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | $\bar{x} \pm s(n)$ (b) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | $\bar{x} \pm s(n)$ |
| 6 / P1 | | 2 | 2 | 5 | 23 | 2 | $4.62 \pm 0.92(34)$ (d) | | 4 | 7 | 4 | 1 | | $3.13 \pm 0.89(16)$ |
| 9 / P1 | | | | | | | | 4 | 2 | 3 | 1 | | | $2.10 \pm 1.10(10)$ (e) |
| 2 / P1 | | | 2 | 11 | 17 | 3 | $4.64 \pm 0.74(33)$ | | | | | | | |
| 46 / P1 | | | 2 | 19 | 26 | 2 | $4.57 \pm 0.65(49)$ | | | | | | | |
| 5 / P1 | | | | 7 | 8 | 1 | $4.63 \pm 0.62(16)$ | | | | | | | |
| 25 / T1 | | | 1 | 8 | 21 | 3 | $4.79 \pm 0.65(33)$ | 5 | 6 | 1 | 1 | | | $1.85 \pm 0.90(13)$ |
| 2 / T1 | | 1 | 2 | 19 | 36 | 2 | $4.60 \pm 0.69(60)$ | 5 | 8 | 2 | | | | $1.80 \pm 0.68(15)$ |
| 5 / T1 | | | | | | | | 5 | 2 | | | | | $1.29 \pm 0.49 (7)$ |
| 39+40 / T1 | | | | | | | | 15 | 2 | 1 | | | | $1.22 \pm 0.55(18)$ |
| 19 / P2 | | | | 3 | 22 | 3 | $5.00 \pm 0.47(28)$ | 4 | 4 | 1 | 1 | 1 | | $2.18 \pm 1.33(11)$ |

TABLEAU VI. — Variation du nombre de jeunes produits chez le Moineau espagnol. ***, **, * : différence significative avec $P < 0,001$, $P < 0,01$, $P < 0,05$. (a) regroupement des données des colonies 5 et 39-40 en un seul échantillon. (b) regroupement des données en fonction de la date : dans un premier échantillon, données des colonies 2 et 25 ; dans un second, données des colonies 5 et 39-40.

| Année | Comparaison | χ^2 | |
|---------|---|----------|-----|
| 1977 | Colonies | 13.50 | ** |
| 1983(a) | " | 27.05 | *** |
| 1977 | Nicheurs "précoces" - nicheurs "tardifs" (premières pontes) | 2.12 | - |
| 1983 | " | 5.25 | * |
| 1977 | Premières pontes précoces | 1.90 | - |
| 1983 | " | 3.19 | - |
| 1983(b) | Premières pontes tardives | 10.54 | ** |

TABLEAU VII. — Diminution du nombre de jeunes Moineaux espagnols à la fin de la période d'élevage. (a) moyenne \pm écart-type (taille de l'échantillon). Remarque : pour les colonies n^{os} 2 et 7, les deux visites concernent les mêmes nids.

| N ^o 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 | | | | | |
| 2 | 6 mai | $2.50 \pm 0.85(10)$ | 10 mai | $2.10 \pm 1.10(10)$ | 4.0 |
| 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 |

TABLEAU VIII. — Etat des colonies de Moineaux espagnols au moment de l'inventaire. A, nids avec poussins proches de l'envol. B, nids avec des poussins plus jeunes qu'en A (1 et 39), ou avec des œufs chauds (12 et 9). (a) voir Tableau V. (b) ces nids peuvent être vides ou contenir des œufs non éclos, ainsi que des poussins morts.

| N ^o 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 | 41.7 |
| 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 |

d) *Causes d'échecs*

— Colonies abandonnées.

Jusqu'à présent, aucune colonie totalement abandonnée pendant la ponte ou à un stade ultérieur de la nidification n'a été découverte. En revanche, cet abandon peut se produire pendant la construction des nids, comme nous l'avons observé en 1976 dans la vallée de l'oued Atchane pour des nids qui n'étaient encore qu'ébauchés.

— Pontes abandonnées.

En 1983, on notait, respectivement, 2,08 %, 0 % et 8,8 % de pontes abandonnées dans les colonies 6, 9 et 25, actives en avril, et 0 %, 0 %, 18,5 % et 3,6 % dans les colonies 2, 5, 19 et 39-40, actives en mai. Dans la colonie 25, la perte d'un certain nombre de pontes peut avoir résulté de la mortalité des adultes, et plus particulièrement des femelles, causée par le trafic routier (METZMACHER 1985).

— Nids détruits.

Le dénichage ne touche le plus souvent que peu de nids, car nombre d'entre eux sont trop haut placés pour être facilement atteints. Cependant, en mai 1983, 19 % des nids de la petite colonie 19 ont été détruits pendant l'incubation et 15 % pendant l'élevage.

Le taux de destruction des pontes par d'autres prédateurs ou par le vent n'a pas été évalué. Il semble cependant que les nids installés dans les acacias résistent beaucoup mieux à l'action du vent que ceux construits dans les eucalyptus.

— Oeufs non éclos.

En 1983, on notait respectivement 6,4 %, 4,4 % et 13,3 % d'œufs perdus (pontes abandonnées, œufs stériles ou contenant un embryon décédé) dans les colonies 25, 2 et 19. Dans cette dernière colonie, les abandons sont probablement le résultat d'un plus grand dérangement des nicheurs.

En Oranie, le pourcentage d'œufs non éclos est ainsi comparable à celui observé au Kazakhstan (GAVRILOV 1963) et en Espagne (ALONSO 1984) — 6 %.

— Autres causes.

Après l'éclosion, la famine paraît être la cause majeure d'échec de la reproduction. En Oranie comme en Espagne (ALONSO 1984), la mortalité par inanition concerne surtout les derniers jeunes éclos, qui disparaissent le plus souvent dans les premiers jours de l'élevage (METZMACHER 1985). Cette cause de mortalité est particulièrement marquée lorsqu'un vent fort, soufflant pendant plusieurs jours, réduit de façon dramatique la fréquence des nourrissages (cas de la colonie 25).

La prédation est surtout le fait de couleuvres, telles que *Coluber hippocrepis*, *Elaphe scalaris*, et d'oiseaux tels que *Bubulcus ibis*. Son impact est probablement peu important si l'on considère la taille des colonies et le synchronisme de la reproduction : lorsque le nombre de proies est très grand par rapport à celui des prédateurs, la prédation devient en effet indépendante de la densité (BLONDEL 1967, BURGER 1981). En d'autres termes, l'offre dépasse nettement la demande.

IV. — DISCUSSION

A. — Caractéristiques et structure des colonies

Les Moineaux espagnols peuvent installer leurs colonies sur des végétaux très variés. Ils peuvent également coloniser des bâtiments comme l'ont montré MIRZA (1974) en Libye ainsi que SACARRÃO et SOARES (1975) au Portugal. Les caractéristiques physiques du support du nid sont donc plus importantes que sa nature même. De l'examen de ces caractéristiques, il ressort qu'une formation végétale sera d'autant plus attractive que ses éléments seront grands, en rangs serrés et dotés de rameaux nombreux. C'est aussi la conclusion de BACHKIROFF (1953) et d'ALONSO (1984). 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. En Oranie, un tel milieu ne sera toutefois attractif que s'il se situe à proximité des cultures de céréales. Cette règle, énoncée également par GAVRILOV (1963), n'est cependant pas absolue (ALONSO 1984). L'eau, pour sa part, peut se trouver à relativement grande distance des colonies, tout au moins en avril-mai. A cette époque, la forte teneur en eau des céréales aux stades laités et pâteux permet sans doute aux moineaux de réduire le nombre de trajets vers l'abreuvoir.

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 par la taille des pontes, qui peut être plus faible en son centre et dans sa strate inférieure. L'étalement des arrivées de nicheurs peut expliquer une telle structure. Les nicheurs tardifs, par exemple, peuvent s'installer en zones périphériques et, en moyenne, avoir des tailles de ponte plus élevées (ALONSO 1983, METZMACHER 1985).

B. — Chronologie de la reproduction

1. — LE DÉBUT DE LA NIDIFICATION

La durée du jour joue un rôle important dans le déclenchement de la reproduction des oiseaux (MURTON et WESTWOOD 1977) mais elle n'est pas la seule, et son effet sur le cycle testiculaire des Moineaux domestiques peut être modifié par l'ensoleillement et surtout par la température (THREADGOLD 1960).

Ce dernier facteur joue également un rôle dans la reproduction d'autres moineaux (PINOWSKI 1968, SEEL 1968, MACKOWICZ *et al.* 1970). Mais, au moment de la formation des œufs, il n'explique probablement pas toute la variation locale dans le début des saisons de reproduction (MURPHY 1978).

En Oranie, les résultats qui viennent d'être présentés suggèrent à leur tour son influence sur le début de la nidification du Moineau espagnol, sans exclure toutefois l'action directe ou indirecte d'autres facteurs, agissant ou non en synergie. Parmi ceux-ci, plusieurs dépendent directement ou indirectement du climat. Il s'agit notamment de :

- l'aspect de la végétation, en particulier la pousse des feuilles ou des graminées ;

- l'abondance de la nourriture : concernant le début de la ponte, les travaux de BEINTEMA *et al.* (1985) suggèrent son importance chez certains limicoles, et différentes expériences d'addition de nourriture la confirment chez plusieurs espèces d'oiseaux (KÄLLANDER 1974, YOM-TOV 1974, BRÖMSEN et JANSSON 1980, DAVIES et LUNDBERG 1985). L'action de la nourriture sur le déclenchement de la ponte semble par ailleurs dominer celle de la température (WINGFIELD *et al.* 1983) ;

- la qualité des ressources alimentaires : elle pourrait influencer la physiologie de la femelle et, par voie de conséquence, le départ de la ponte (JONES et WARD 1976, pour le quelea). Chez le Moineau espagnol (ALONSO 1984), une plus grande consommation d'insectes durant la période de ponte suggère une telle influence ;

- l'accessibilité des proies : ANDREWARTHA (1970) a proposé l'hypothèse d'une chasse moins rentable par temps frais et AVERY et KREBS (1984) l'ont vérifiée chez la Mésange charbonnière.

En Oranie, toutefois, la distribution des premières pontes suggère encore l'implication d'autres facteurs dans le déclenchement de la reproduction du Moineau espagnol. Dans une même colonie, les premières pontes présentent parfois deux pics bien distincts. Cette ségrégation des nicheurs en deux classes peut refléter soit une différence d'origine géographique, soit une différence d'âge, soit une interaction de ces deux facteurs. Dans le premier cas, les oiseaux auraient hiverné dans des zones différentes et gagneraient leur colonie à des moments différents. L'observation de la distribution des oiseaux en période hivernale, ainsi que la reprise d'individus bagués, suggèrent la possibilité d'une telle hypothèse. Le Moineau espagnol hiverne en

effet dans le nord (par exemple en Oranie, obs. pers.) et dans le sud algériens (HEIM DE BALSAC et MAYAUD 1962, BLONDEL 1962). Dans le deuxième cas, les oiseaux d'un an nicheraient plus tard que leurs aînés, ce qui est le cas chez le Moineau domestique (SUMMERS-SMITH 1963). Chez le Moineau espagnol, par ailleurs, un tel décalage dans le début de la reproduction résulte peut-être d'une différence de taille des gonades : au printemps, celle-ci est en moyenne plus grande chez les adultes que chez les subadultes (METZMACHER 1985). Le troisième cas, quant à lui, demande évidemment l'éclaircissement des deux premiers. Dans ce but, l'étude des bases physiologiques susceptibles de conditionner l'existence des deux classes de nicheurs mériterait d'être entreprise. Ce genre d'étude devrait aborder, à l'instar de ce qui a été fait chez le Merle noir (SCHWABL *et al.* 1985), l'influence des conditions climatiques sur l'état endocrinien et le comportement des moineaux.

2. — LA FIN DE LA NIDIFICATION

En Oranie, lors des printemps chauds et secs de 1977 et de 1983, la nidification du Moineau espagnol s'est poursuivie au moins jusqu'en juin. La durée de ponte y est donc sensiblement égale à celle observée dans le nord du Maroc et en Espagne, où elle se termine à la fin juin ou au début juillet (HEIM DE BALSAC et MAYAUD 1962, ALONSO 1984). En Libye, la fin de la nidification est encore plus tardive, elle s'achève en août (MIRZA 1974). Elle ne semble donc pas étroitement liée aux fortes températures. En revanche, la diminution, en quantité et en qualité, de la nourriture pourrait bien la déterminer plus précisément et le cas du Moineau espagnol serait ainsi comparable à celui du Moineau domestique (MURPHY 1978) — cette diminution pouvant concerner des proies importantes pour l'alimentation des poussins, comme les orthoptères (METZMACHER 1983) dont on sait qu'un temps trop sec est susceptible d'anéantir leurs populations s'il dure assez longtemps (ANDREWARTHA 1970).

Les observations réalisées chez d'autres oiseaux granivores appuient également l'hypothèse d'une influence de ces ressources sur la fin de l'époque de ponte, comme 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).

C. — Synchronisme de la reproduction

Plusieurs auteurs ont souligné le synchronisme marqué de la reproduction du Moineau espagnol (BACHKIROFF 1953, GAVRILOV 1963, BORTOLI 1969, ALONSO 1983-1984, METZMACHER 1985). Selon DARLING (*in BUR-*

GER 1981), ce phénomène serait lié au nombre d'oiseaux présents, dont l'augmentation accroîtrait la fréquence et la durée des parades, entraînant une reproduction plus précoce et plus hâtive en raison d'une facilitation sociale. Le lien entre synchronisme reproductif et facteurs sociaux est cependant difficile à prouver. Les résultats d'études menées sur des étourneaux *Sturnus vulgaris* captifs suggèrent néanmoins que cette hypothèse soit plausible, car des facteurs de l'environnement social peuvent modifier le patron endogène annuel de leur fonction testiculaire (GWINNER 1975). Par ailleurs, toujours en volière, la présence de nombreux co-acteurs accroît chez cet oiseau le taux général d'activité (LEJEUNE 1980). Quelques travaux de terrain fournissent également des arguments en faveur de cette facilitation sociale (COLLIAS et COLLIAS 1970, HALL 1970, RICHARDSON *et al.* 1979). Des auteurs, comme BURGER (1979), suggèrent cependant qu'au-delà d'une certaine taille de la colonie, cette facilitation cesserait de croître.

Le synchronisme de la reproduction dépend peut-être également des conditions climatiques (BURGER 1981) ou d'autres facteurs du milieu que celles-ci conditionnent. Les résultats d'ALONSO (1983-1984) s'accordent avec cette dernière hypothèse, car les colonies de ses deux zones d'étude étaient mieux synchronisées dans la région la plus aride, celle de Cáceres. Chez le Moineau domestique, un contraste analogue a également été observé. En 1976, la reproduction était en effet mieux synchronisée dans une colonie arboricole (Misserghin-Es Sénia) que dans une colonie installée à proximité de l'homme et bénéficiant ainsi de milieux irrigués (Misserghin, METZMACHER non publié). En 1980, il en allait de même en Espagne (ESCOBAR et GIL-DELGADO 1984).

Dans ces régions arides, un contraste saisonnier marqué s'accompagne peut-être également d'un accroissement plus rapide des ressources alimentaires disponibles, en particulier des insectes. Dans de telles zones, une réponse commune à un facteur de déclenchement de la reproduction pourrait ainsi plus facilement se manifester. Cette interprétation, applicable au cas des Moineaux domestiques et espagnols, semble, par ailleurs, généralisable à d'autres espèces vivant sous des latitudes très différentes. Ainsi, elle expliquerait bien le synchronisme de la reproduction très élevé d'un moineau de la toundra *Passerculus sandwichensis* (WEATHERHEAD 1979), et, lors de printemps chauds et secs, l'accroissement de celui-ci chez l'étourneau *Sturnus vulgaris* (TAHON *et al.* 1978), le Héron garde-bœufs *Bubulcus ibis* (FRANCHIMONT 1985) et le Moineau friquet *Passer montanus* (PINOWSKI 1966).

Selon EMLÉN et DEMONG (1975) notamment, ce synchronisme optimiserait, grâce à l'alimentation grégaire, la possibilité de découvrir une nourriture localisée. Cet avantage théorique, s'il se confirme, ne sera certainement pas généralisable à toutes les espèces, car le synchronisme de la reproduction existe aussi chez celles qui, comme *Passer montanus* (PINOWSKI 1966) et *Passer domesticus*, ne sont pas grégaires pour nourrir leurs jeunes ou qui, comme *Passerculus sandwichensis* (WEATHERHEAD 1979), ont un territoire sexuel et alimentaire.

D. — Reproduction coloniale

Chez le Moineau espagnol, le mode de reproduction colonial est susceptible de varier dans l'espace et dans le temps. Comme nous l'avons vu, la taille des colonies est très variable, et cette variation s'observe aussi bien au sein d'une même vallée, au même moment ou au cours du temps, que dans l'ensemble d'une région. De surcroît, l'amplitude de ces fluctuations varie à son tour d'une région à l'autre. Ainsi, en Espagne, 94 % des colonies observées ($n = 48$) comportaient moins de 500 nids (ALONSO 1984), alors qu'en Oranie, les colonies de cette classe de taille ne représentaient, en 1983, que 27 % du sous-échantillon étudié ($n = 26$). Au Kazakhstan, certaines colonies peuvent contenir plusieurs centaines de milliers de nids (GAVRILOV 1963). Dans le Maghreb, des colonies de cette importance paraissent rares et BORTOLI (1969) n'en signale qu'une en Tunisie. Ces variations géographiques de la taille des colonies semblent liées à l'ampleur des contrastes saisonniers régionaux. Ainsi, en Espagne, la région de Tolède présente plus de petites colonies, de moins de 50 nids, que celle de Cáceres, dont l'aridité est plus marquée (ALONSO 1984, WALTER et LIETH 1960). Au Maroc, le Tangérois au climat subhumide (SAUVAGE *in* FRANCHIMONT 1985) n'hébergerait que quelques petites colonies de Moineaux espagnols (PINEAU et GIRAUD-AUDINE 1977), alors que les zones semi-arides de ce pays peuvent en accueillir de très importantes (BACHKIROFF 1953). Il en va de même en Algérie : les grandes colonies actuellement connues se situent en Oranie, région semi-aride, tandis que celles de l'Algérois, zone subhumide, sont petites (BELLATRECHE comm. pers.).

La relation entre le climat et la taille des colonies n'est probablement qu'indirecte : elle reflète certainement un lien entre un type de climat et un patron d'utilisation des terres arables. Dans la zone semi-aride oranaise les emblavures peuvent être très étendues et groupées en chapelets de même variété (METZMACHER 1985). Dans cette zone, le développement de la céréaliculture a donc parallèlement favorisé la formation de grandes colonies. Il en va de même en Amérique du Nord, où des liens étroits ont été observés entre la nourriture disponible et les patrons régionaux d'abondance du Moineau domestique (WIENS et JOHNSTON 1977).

En Oranie, la quantité de nourriture influence aussi la répartition des colonies du Moineau espagnol, installées près des champs de céréales.

La régulation de la taille des colonies pose, en revanche, un problème plus délicat. Le Moineau espagnol ne défend pas de territoire alimentaire ce qui, chez d'autres espèces, constitue un mécanisme limitant la taille maximale des colonies (MARION 1984 pour le Héron cendré). Pour aborder ce problème, le processus de mise en place de ces colonies mérite d'être résumé :

- fin mars ou début avril, selon la région et les conditions climatiques, les moineaux abandonnent progressivement leurs dortoirs hivernaux pour former, durant quelques jours, des groupes de plusieurs milliers d'individus dans les parages des lieux de reproduction (BACHKIROFF 1953, BORTOLI 1969, obs. pers.) ;

- alors que de nombreux moineaux fréquentent encore ces grosses concentrations, des petits groupes de mâles apparaissent dans plusieurs sites de nidification potentiels, et en plusieurs points de ceux-ci. Ils se mettent à parader sur un perchoir ou sur le soubassement d'un nid qu'ils viennent d'édifier. Quelque temps après, de petits groupes de femelles arrivent à proximité de ces mâles célibataires. Pour ceux-ci, les dépenses énergétiques et le temps que requièrent ces parades représentent, semble-t-il, des contraintes importantes (ALONSO 1984, METZMACHER 1985) ;
- d'habitude, et alors que les nids ne sont encore qu'ébauchés, certains sites sont abandonnés ;
- à l'exception des petits boisements où le volume de la végétation peut être un facteur limitant, les sites où la reproduction se confirme ne paraissent pas saturés de nids.

La figure 10 tente d'intégrer ces faits et de montrer comment la taille des colonies pourrait être ajustée aux contraintes de l'habitat pendant la période de construction des nids. Ce modèle, inspiré de celui de FRETWELL (*in* PERRINS et BIRKHEAD 1983), considère deux habitats : un premier « riche » comportant de grandes emblavures, et un second « pauvre » où celles-ci sont plus petites et moins nombreuses, ou bien à un stade non attractif pour les granivores. Ce modèle suppose en outre que, dans chacun des habitats, l'adéquation diminue avec l'augmentation du nombre de nicheurs

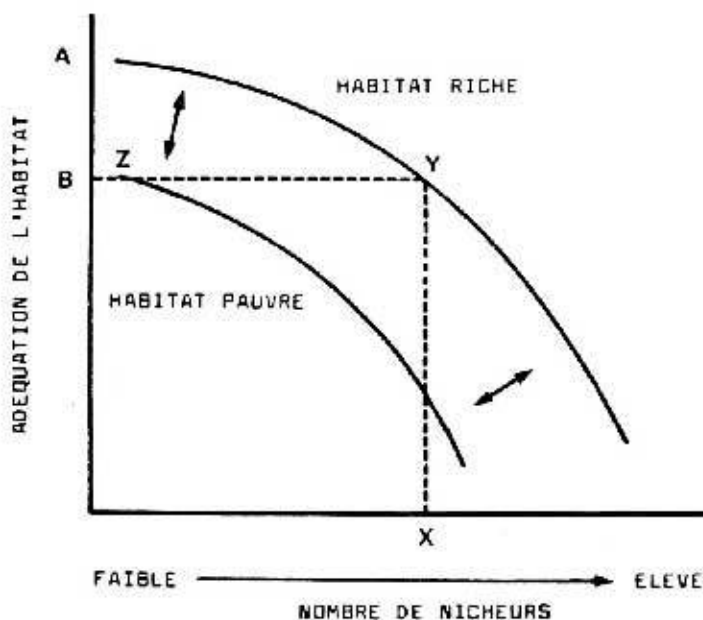


Fig. 10. — Modèle théorique d'ajustement du recrutement colonial des Moineaux espagnols à la variation de l'adéquation de l'habitat. Ce modèle est basé sur celui de FRETWELL (*in* PERRINS et BIRKHEAD 1983). Il considère deux habitats, un « riche » et un « pauvre », où les supports pour les nids ne manquent pas. Dans chacun de ceux-ci, l'adéquation de l'habitat diminue avec l'accroissement du nombre des nicheurs. Lorsque la densité atteint la valeur X, un nicheur potentiel a autant d'intérêt, en termes de contraintes énergétiques, à s'installer dans l'habitat riche à la densité Y que dans l'habitat pauvre à la densité Z.

qui s'y installent. En d'autres termes, l'accroissement des effectifs accentue le coût des interférences alimentaires et la longueur et la durée des trajets vers les zones de gagnage. A l'instar du choix d'un site d'alimentation chez l'étourneau (TINBERGEN 1981), la rentabilité en énergie pourrait déterminer le choix d'un site de nidification chez le Moineau espagnol. Ainsi, lorsque les effectifs ont atteint un certain niveau (point X dans la Fig. 10), l'intérêt de l'habitat « riche » a diminué (point Y dans la Fig. 10) et, pour les nouveaux arrivants, il est devenu comparable à celui de l'habitat « pauvre » moins densément peuplé. Ce modèle ne suppose pas l'exclusion d'oiseaux de certaines zones, mais il implique qu'ils soient capables d'évaluer la qualité de l'habitat susceptible de les recevoir ce qui paraît plausible (TINBERGEN 1981, HALLET-LIBOIS 1985). La répartition des pertes en grains dans les champs de céréales du domaine vital des colonies de moineaux indique que celles-ci ont tendance à s'accroître avec la productivité des parcelles (METZMACHER 1985). Cette observation s'accorde aussi avec l'hypothèse impliquée dans le modèle proposé.

Celui-ci envisage d'autre part une évolution possible de l'adéquation de l'habitat : lors de la récolte, sa richesse en céréales s'appauvrit brutalement ; inversement, lorsque les céréales tardives mûrissent, un habitat « pauvre » pour des nicheurs précoces peut devenir « riche » pour des nicheurs tardifs. Ce type de modification explique sans doute que des sites abandonnés en début de saison de reproduction soient réoccupés par la suite. Il permet aussi de comprendre, pour des espèces fortement coloniales, la nécessité d'une reproduction itinérante en zone semi-aride.

Ce modèle simple ne peut évidemment pas traduire toute la complexité de la réalité. Lors de la construction des nids, par exemple, l'abandon de certains sites reste un problème à clarifier. Est-il seulement la conséquence de contraintes énergétiques, dépend-t-il également du comportement des femelles — et dans ce cas de quelle manière —, traduit-il parfois des dérangements humains, et, enfin, pourquoi se fait-il en masse ?

Ce modèle permet de proposer certaines hypothèses. On devrait ainsi trouver une relation entre la taille maximale des colonies de moineaux et celle des emblavures ou du chapelet d'emblavures qui les bordent. De plus, toutes choses égales d'ailleurs, le succès reproductif des nichées devrait diminuer lorsque la distance entre le nid et les zones de gagnage s'accroît, hypothèse déjà vérifiée chez le Moineau domestique (DAWSON *in* MURPHY 1978).

Lors de l'élevage des jeunes, l'ajustement d'une colonie à son domaine vital, nous l'avons vu, est loin d'être toujours optimal et le comportement des mâles explique sans doute une part de cette inadéquation. Les oiseaux se remettent en effet à parader dans la seconde moitié de la période et laissent apparemment l'élevage des poussins à la charge des femelles (METZMACHER 1985). L'importance des soins parentaux qui peut être allouée à cet élevage en est ainsi réduite ce qui pénalise le succès reproductif de l'espèce lorsque les conditions climatiques sont défavorables. Cette interprétation trouve par ailleurs un appui dans les résultats d'étude de la reproduction d'autres espèces d'oiseaux (WEATHERHEAD 1979, DOWSETT-LEMAIRE 1981, DAVIES et LUNDBERG 1985, HALLET-LIBOIS 1985).

Ce comportement qui vient d'être évoqué pourrait toutefois présenter un aspect positif, surtout en zone semi-aride où l'habitat ne reste pas longtemps favorable à la reproduction. D'après SEEL (1969), un tel comportement stimulerait la femelle de Moineau domestique à produire un maximum de pontes par saison de reproduction. Lors d'une année sèche, le faible pourcentage d'oiseaux effectuant plus d'une ponte suggère cependant que la réponse des femelles à cette stimulation est loin d'être unanime et que l'impulsion des mâles à copuler faiblit rapidement. Dans de telles conditions climatiques, les ressources alimentaires vont sans doute en se dégradant et, dès lors, il se produit peut-être, chez les mâles, une atrophie des gonades, une diminution des taux sanguins de LH et de testostérone, et une concentration de corticostérone (WINGFIELD *et al.* 1983).

E. — Succès de la reproduction

1. — LA TAILLE DE PONTE

Les résultats d'Oranie, obtenus en 1977, s'accordent bien avec ceux de BORTOLI (1969) et de GAVRILOV (1963). En 1983, nous l'avons vu, les moineaux ont produit des pontes en moyenne un peu plus importantes. Un meilleur approvisionnement en protéines en a-t-il été la cause, permettant à tous les follicules en développement de produire des œufs (WIENS et JOHNSTON 1977) ? Dans l'état actuel de nos connaissances, on ne peut l'affirmer, mais seulement constater que, face à une nourriture surabondante, les réponses des espèces du genre *Passer* sont très variables : la taille de ponte du Moineau friquet augmente alors, tandis que celle du Moineau domestique ne change pas de manière significative (ANDERSON 1977).

La taille moyenne des pontes d'Oranie — même celle de 1983 — est, par ailleurs, plus faible que celle enregistrée en Espagne (ALONSO 1983-1984). Cette différence, similaire au taux de variation interannuelle de ce paramètre en Oranie (7 %), ne traduit donc pas nécessairement une diminution avec la latitude, selon l'hypothèse de LACK (1954), hypothèse vérifiée notamment chez le Moineau domestique (MURPHY 1978).

Soulignons enfin l'homogénéité régionale de la taille des premières pontes (Tabl. V), homogénéité également observée en Espagne (ALONSO 1983-1984). Elle suggère la formation de colonies par mélange d'oiseaux originaires de dortoirs différents, ainsi que, aux mois de mars-avril, un niveau de ressources alimentaires comparable d'une localité à l'autre.

2. — LE SUCCÈS À L'ENVOL

En Espagne (ALONSO 1983), comme en Oranie, le succès de la reproduction peut fortement varier d'une colonie à l'autre. Cette variation est

sans doute fonction de plusieurs facteurs, parmi lesquels il faut, semble-t-il, retenir :

— l'âge des nicheurs : les oiseaux de première année nicheraient plus tardivement — ce qui expliquerait l'existence d'une vague de premières pontes tardives — et, du fait de leur inexpérience, produiraient moins de jeunes à l'envol (Tabl. V et VI) ;

— la saison : déposées en mai, les deuxièmes pontes réussies des nicheurs « nrécoces » (colonies 7 et 19) ont produit plus de deux jeunes à l'envol. En Espagne, les deuxièmes pontes présentent également, dans l'ensemble, un taux de réussite élevé (ALONSO 1983-1984) ;

— la taille de la colonie : jusqu'à présent, en ce qui concerne les nicheurs « précoces », seules les colonies de premières pontes de moins de 3 000 nids (2, 9 et 12) et celles de deuxièmes pontes d'un maximum de 1 000 nids (7 et 13) ont produit plus de deux jeunes à l'envol par nid dont au moins un jeune s'est envolé (Tabl. V) ;

— la localisation et les antécédents des colonies : en 1983, la production des premières pontes « tardives » ne fut pas homogène, ce qui contraste avec celle des premières pontes « précoces » (Tabl. VI) et tient au faible taux de réussite des colonies 5 et 39-40 (Tabl. V). Dans le premier cas (colonie 5), les nicheurs « tardifs » s'étaient installés sur le site même des nicheurs « précoces », ce qui a pu accroître la compétition intraspécifique pour les ressources alimentaires. Le second cas (colonies 39-40), pour sa part, est peut-être l'indice d'une implantation coloniale en zone marginale : en 1977, comme en 1983, les couvées réussirent mal à cet endroit.

Le rôle de ces facteurs et leurs interactions possibles nécessitent évidemment un complément d'investigation.

V. — CONCLUSION

Les faits présentés dans cette étude suggèrent que le Moineau espagnol est capable de reproduction itinérante. Ils montrent aussi que ce mode de reproduction, ainsi que la reproduction sédentaire, sont susceptibles d'être observés dans la même région, le choix de l'une ou de l'autre de ces stratégies dépendant sans doute du contexte dans lequel la nidification se déroule (taille de la colonie, importance, nature, disposition des parcelles dans son domaine vital). Chez cette espèce, la reproduction itinérante offre, d'autre part, l'opportunité d'amortir, au moins partiellement, les déficits des premières pontes. Enfin, ce mode de nidification paraît aussi pouvoir expliquer certaines observations d'ALONSO (1984) en Espagne, et de BORTOLI (1969) en Tunisie.

Les données oranaises ont, par ailleurs, mis en évidence l'homogénéité régionale de la taille de ponte et sa variation interannuelle. Ce dernier résultat s'accorde avec l'hypothèse d'ASHMOLE (RICKLEFS 1980), qui lie la taille à l'importance de l'accroissement des ressources alimentaires entre la saison internuptiale et la saison de reproduction plutôt qu'à la quantité absolue de nourriture. Cette explication reste néanmoins à vérifier.

L'hétérogénéité du succès des nichées suggère une régulation des effectifs des poussins de type densité-dépendante, doublée parfois d'une limitation par des facteurs climatiques tels que le vent (METZMACHER 1985). De plus, dans la limitation de ces effectifs, le comportement des mâles en fin de période d'élevage peut aussi jouer un rôle. Par ailleurs, le nombre très limité d'oiseaux effectuant plus d'une ponte en année sèche suggère une réduction de l'effort reproductif lorsque la capacité biotique du milieu se dégrade.

REMERCIEMENTS

Je tiens à témoigner ma gratitude à M. J.-L. MARTIN, du Centre L. Emberger, qui a relu mon manuscrit et qui m'a fait bénéficier de ses remarques et de ses suggestions. Mes remerciements vont également à M. A. BOUZIANE, directeur de la Station d'Avertissements Agricoles de Misserghin, et à M. M. HADJADJ, directeur du Centre de Formation des Agents Techniques Agricoles, qui ont beaucoup facilité mon séjour en Algérie. MM. E. LAFONTAINE et R. LIBOIS m'ont fait part de leurs remarques. Le cadastre d'Oran et d'El Ançor a fourni cartes et photographies aériennes. Mme V. MAES a mis tout son soin à dresser cartes et figures. MM. B. ARABI, O. BEN MANSOUR, M. HOEBEKE, A. KINET, A.J. LANTERI, B. OCHANDO-BLEDA et Mlle J. VANDERBORGH ont apporté leur concours pour rassembler les données météorologiques. M. R.H. HUBERT a traduit le résumé en anglais. Ce travail fut financé par l'Institut National de la Protection des Végétaux, en 1977, et par une bourse de voyage du Fonds Léopold III pour l'exploration de la nature en Afrique, en 1983.

SUMMARY

Nests supports are made attractive on a high-perched position as far as the spanish sparrow is concerned. Such supports should be closely-packed, provided with a plethora of sprigs and located near cereals fields. The breeding colonies of early clutches that gather several thousands of birds in Orania are comparatively independant of aquatic areas. High density nest zones within a colony of birds seem to be related not only to the supports themselves but also to the diversified vegetal environment.

Simultaneous species reproduction in the Oran area is carried out in each region accordingly. Furthermore, results reveal that the reproduction may be of itinerant character, therefore tallying with WARD'S assumption that among seed-eating species living in semi-arid zones, the red-billed quelea cannot be regarded as the solely itinerant breeder. Although clutch size can vary from various sectors within the framework of a colony, homogeneity is maintained inside the region itself. However, the number of young fledged can be otherwise. On the other hand, few sparrows will exceed one single clutch in seasonal dry weather in the surveyed area.

Discussions on the various results obtained are mainly looked upon in line with space/time fluctuations of the food supply and parental behaviour.

In other respects, heterogeneity of brood success indicates that the spanish sparrow has no apparent mechanism for colony-size regulation. While nests are being built, colony-size however can be relevant to habitat restraints. Attempts at giving theoretical model of the foregoing are still being made.

RÉFÉRENCES

- ALONSO, J.C. (1983-1984). — Estudio comparado de los principales parametros reproductivos de *Passer hispaniolensis* y *Passer domesticus* en España Centro-occidental. *Ardeola*, 30 : 3-21.
- ALONSO, J.C. (1984). — *Contribucion a la biologia del gorrion moruno, Passer hispaniolensis (Temmin.) en la Peninsula iberica y sus relaciones ecologicas con el gorrion comun, Passer domesticus (L.)*. Thèse de doctorat, Université de Madrid.
- ANDERSON, T.R. (1977). — Reproductive responses of sparrows to a superabundant food supply. *Condor*, 79 : 205-208.
- ANDREWARTHA, H.G. (1970). — *Introduction to the study of animal populations*. London : Methuen & Co.
- EVERETT, M.Y., et KREBS, J.R. (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.
- 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.
- BEINTEMA, A.J., BEINTEMA-HIETBRINK, R.J., et MÜSKENS, G.J.D.M. (1985). — A shift in the timing of breeding in meadow birds. *Ardea*, 73 : 83-89.
- 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. *Terre et Vie*, 21 : 5-62.
- BORTOLI, L. (1969). — Contribution à l'étude du problème des oiseaux granivores en Tunisie. *Bull. Fac. Agron.*, 22-23 : 37-153.
- BRÖMSEN, A. VON, et JANSSON, C. (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.
- BURGER, J. (1979). — Colony size : a test for breeding synchrony in Herring gull (*Larus argentatus*) colonies. *Auk*, 96 : 694-703.
- BURGER, J. (1981). — A model for the evolution of mixed species colonies of Ciconiiformes. *Quart. Rev. of Biol.*, 56 : 143-167.
- COLLIAS, N.E., et COLLIAS, E. (1970). — The behaviour of the west african village weaverbird. *Ibis*, 112 : 457-480.
- DAGNELIE, P. (1969-1970). — *Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques* (2 vol.) Gembloux : Presses Agron.
- DAVIES, N.B., et LUNDBERG, A. (1985). — The influence of food on time budgets and timing of breeding of the Dunnock *Prunella modularis*. *Ibis*, 127 : 100-110.
- DOWSETT-LEMAIRE, F. (1981). — Eco-ethological aspects of breeding in the marsh warbler, *Acrocephalus palustris*. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 437-491.
- EMLEN, S.T., et DEMONG, N.J. (1975). — Adaptive significance of synchronised breeding in a colonial bird : A new hypothesis. *Science*, 188 : 1029-1031.

- ESCOBAR, J.V., et GIL-DELGADO, J.A. (1984). — Estrategias de nidificación en *Passer domesticus*. *Doñana, Acta Vertebrata*, 11 : 65-78.
- FRANCHIMONT, J. (1985). — *Les facteurs démographiques d'une population de Hérons gardebœufs (Bubulcus ibis L.) dans le nord-ouest marocain. Contribution à l'étude des mécanismes de l'expansion mondiale de l'espèce.* Thèse de doctorat, Université de Liège.
- 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.
- GWINNER, E. (1975). — Die circannuale Periodik der Fortpflanzungsaktivität beim Star (*Sturnus vulgaris*) unter dem Einfluss gleich-und andersgeschlechtiger Artgenossen. *Z. Tierpsychol.*, 38 : 34-43.
- HALL, J.R. (1970). — Synchrony and social stimulation in colonies of the black-headed weaver *Ploceus cucullatus* and Vieillot's black weaver *Melanopteryx nigerrimus*. *Ibis*, 112 : 93-104.
- HALLET-LIBOIS, C. (1985). — Modulations de la stratégie d'un prédateur : éco-éthologie de la prédation chez le Martin-pêcheur *Alcedo atthis* (L., 1758), en période de reproduction. *Cahiers d'Ethologie appliquée*, 5 : 1-206.
- HEIM DE BALSAC, H., et MAYAUD, N. (1962). — *Les Oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique*. Paris : Lechevalier.
- JONES, P.J., et WARD, P. (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.
- KÄLLANDER, H. (1974). — Advancement of laying of great tits by the provision of food. *Ibis*, 116 : 365-367.
- LACK, D. (1954). — *The natural regulation of animal numbers*. Oxford : Univ. Press.
- LEJEUNE, A. (1980). — Comportement agonistique et comportement alimentaire de l'étourneau (*Sturnus vulgaris*) en captivité. Effet de la densité. *Le Gerfaut*, 70 : 471-479.
- MACKOWICZ, R., PINOWSKI, J., et WIELOCH, M. (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.
- MARION, L. (1984). — Mise en évidence par biotéléométrie de territoires alimentaires individuels chez un oiseau colonial, le Héron cendré *Ardea cinerea*. Mécanisme de répartition et de régulation des effectifs des colonies de hérons. *L'Oiseau et R.F.O.*, 54 : 1-78.
- METZMACHER, M. (1981). — Note sur le régime alimentaire des Moineaux espagnols *Passer hispaniolensis* Temm., en Oranie (Algérie). *Cahiers d'Ethologie appliquée*, 1 : 169-174.
- METZMACHER, M. (1983). — Le menu des jeunes Moineaux domestiques, *Passer domesticus* L., et espagnols, *Passer hispaniolensis* Temm. en Oranie (Algérie). *Cahiers d'Ethologie appliquée*, 3 : 191-214.
- METZMACHER, M. (1985). — *Stratégies adaptatives des oiseaux granivores dans une zone semi-aride. Le cas des Moineaux domestiques Passer domesticus L. et des Moineaux espagnols Passer hispaniolensis Temm.* Thèse de doctorat, Université de Liège.
- MIRZA, Z.B. (1974). — A preliminary study of the breeding, food, sexual dimorphism and distribution of the spanish sparrow, *Passer hispaniolensis* Temm. in Libya. *Intern. Stud. Sparrows*, 7 : 76-87.

- MOREL, M.Y., et MOREL, G. (1973). — Eléments de comparaison du comportement reproducteur colonial de trois espèces de Plocéidés : *Passer luteus*, *Ploceus cucullatus* et *Quelea quelea*, en zone semi-aride de l'ouest africain. *L'Oiseau et R.F.O.*, 43 : 314-329.
- MURPHY, E.C. (1978). — Breeding ecology of house sparrows : spatial variation. *Condor*, 80 : 180-193.
- MURTON, R.K., et WESTWOOD, N.J. (1977). — *Avian breeding cycles*. Oxford : Clarendon Press.
- NEWTON, I. (1972). — *Finches*. London : Collins.
- ORIAN, G.H. (1960). — Autumnal breeding in the tricolored blackbird. *Auk*, 77 : 379-398.
- ORIAN, G.H. (1961). — The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems. *Ecol. Monogr.*, 31 : 285-312.
- PEIPONEN, V. (1957). — Wechselt der Birkenzeisig, *Carduelis flammea* (L.) sein Brutgebiet während des Sommers ? *Ornis Fennica*, 34 : 41-64.
- PERRINS, C.M., et BIRKHEAD, T.R. (1983). — *Avian ecology*. Glasgow : Blackie.
- PINEAU, J., et GIRAUD-AUDINE, M. (1977). — Notes sur les oiseaux nicheurs de l'extrême nord-ouest du Maroc : reproduction et mouvements. *Alauda*, 45 : 75-103.
- PINOWSKI, J. (1966). — Der Jahreszyklus der Brutkolonie 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.
- RICHARDSON, S.C., PATTERSON, I.J., et DUNNET, G.M. (1979). — Fluctuations in colony size in the rook *Corvus frugilegus*. *J. Anim. Ecol.*, 48 : 103-110.
- RICKLEFS, R.E. (1980). — Geographical variation in clutch-size among passerine birds. Ashmole hypothesis. *Auk*, 97 : 38-49.
- SACARRÃO, G.F., et SOARES, A.A. (1975). — Algumas observações sobre a biologia de *Passer hispaniolensis* (Temm.) em Portugal. *Estudos sobre a fauna portuguesa*, 8 : 1-14.
- SCHULZE-HAGEN, K. (1984). — Bruterfolg des Sumpfrohrsängers (*Acrocephalus palustris*) in Abhängigkeit von der Nistplatzwahl. *J. Orn.*, 125 : 201-208.
- SCHWABL, H., WINGFIELD, J.C., et FARNER, D.S. (1985). — Influence of winter on endocrine state and behavior in european blackbirds (*Turdus merula*). *Z. Tierpsychol.*, 68 : 244-252.
- SEEL, D.C. (1968). — 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.
- SUMMERS-SMITH, D. (1963). — *The house sparrow*. London : Collins.
- TAHON, J., TORREKENS, Ch., et GIGOT, J. (1978). — Données récoltées lors du baguage au nichoir de pulli d'étourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) en Belgique. 1. Résultats de 1976 et 1977. *Parasitica*, 34 : 122-182.
- THREADGOLD, L.T. (1960). — A study of the annual cycle of the house sparrow at various latitudes. *Condor*, 62 : 190-201.
- TINBERGEN, J.M. (1981). — Foraging decisions in starling (*Sturnus vulgaris* L.). *Ardea*, 69 : 1-67.

- WALSBERG, G.E. (1978). — Brood size and the use of time and energy by the *Phainopepla*. *Ecology*, 59 : 147-153.
- WALTER, H., et LIETH, H. (1960). — *Klimadiagramm-Weltatlas*. Jena : VEB Gustav Fischer Verlag.
- WARD, P. (1971). — The migration patterns of *Quelea quelea* in Africa. *Ibis*, 113 : 275-297.
- WEATHERHEAD, P.J. (1979). — Ecological correlates of monogamy in tundra-breeding savannah sparrows. *Auk*, 96 : 391-401.
- WIENS, J.A., et JOHNSTON, R.F. (1977). — Adaptive correlates of granivorous birds. In : *Granivorous birds in ecosystems*, PINOWSKI, J., et KENDEIGH, S.C. (eds.) : 301-340. Cambridge : Cambridge Univ. Press.
- WINGFIELD, J.C., MOORE, M.C., et FARNER, D.S. (1983). — Endocrine responses to inclement weather in naturally breeding populations of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Auk*, 100 : 56-62.
- 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*. Londres et High Wycombe : Charles Griffin et Company Ltd.
- 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.

*Institut de Zoologie (Laboratoire d'Ethologie),
22, quai van Beneden, B-4020 Liège (Belgique).*

ANNEXE. — Croissance des poussins de Moineaux espagnols

| Age (jours) | Remarques |
|-------------|---|
| 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 |