

Eléments de comparaison entre *Quelea qu. quelea* (L.) et *Passer luteus* (Lichtenstein) dans les savanes tropicales de l'ouest africain

Gérard J. MOREL

Marie-Yvonne MOREL

ORSTOM, Station d'Ecologie BP 20 Richard-Toll,
Sénégal

RÉSUMÉ

Cet article a pour but de montrer les différences éco-éthologiques entre ces deux espèces de Plocéidés, numériquement importantes et déprédatrices des cultures céréalières, qui vivent ensemble dans les mêmes savanes de l'Ouest africain. Toutes les fois qu'on a pu, on a cherché à expliquer leurs comportements par leur patrimoine héréditaire (Passérinés et Plocéinés) et par les contraintes d'un milieu très hétérogène (imprévisibilité du déroulement des pluies pendant la saison de la mousson; mosaïque de groupements végétaux). Dimorphisme sexuel et saisonnier chez *Quelea* et seulement sexuel chez *Passer*. En saison sèche, régime alimentaire à base de graines décortiquées de Graminées, en particulier *Panicum laetum* mais *Echinochloa colona* serait connu seulement chez *Quelea*. Recherche de la nourriture par grands vols sur des surfaces très dégagées chez *Quelea* et par vols beaucoup plus petits dans des savanes claires chez *Passer*. Reproduction possible toute l'année chez *Passer*, mais toujours sur espèces ligneuses épineuses; limitée à la saison des pluies chez *Quelea*, mais possible à la fois en savane sur strate arborée épineuse (liée aux pluies) et sur roseaux en zone d'inondation (liée à la crue) et encore dans les cultures irriguées. Comparaison limitée à la nidification sur strate ligneuse en saison des pluies, commune aux deux espèces. *Quelea* montre une solution remarquable à l'hétérogénéité du milieu et à l'imprévisibilité climatique: choix des sites de nidification dans les peuplements serrés entourés de grandes aires de gagnage parfaitement dégagées et date de nidification liée à un repère visuel associé au déroulement des pluies: épiaison des Graminées (tiges pour la construction des nids; graines pour la nourriture des jeunes; proximité des mares pour boire): les colonies sont denses et leur synchronisation parfaite (bonne protection contre les prédateurs). En contre-partie, une certaine difficulté de nourrissage des jeunes qui expliquerait la monogamie de cette espèce. Chez *Passer*, aucun repère visuel direct possible car les jeunes sont nourris d'insectes (Curculionidés, Lépidoptères, Pentatomidés) dont la pullulation dépend de facteurs jusqu'ici inconnus. En réponse à cette imprévisibilité, colonies lâches dans le temps et l'espace (faible densité des arbres/ha; nids/arbre; synchronisation réduite). Nourriture des jeunes prélevée dans la colonie même. Monogamie pour des raisons différentes de celles de *Quelea*. Protection contre les prédateurs assurée par la structure du nid (dôme de branchettes mortes dans arbres épineux). Par suite de la sécheresse, diminution importante des effectifs de *Quelea*; déplacement vers le sud de la limite géographique du *Passer*, tout au moins dans la partie centrale de l'Ouest africain. Avec le retour de saisons pluvieuses, le problème se posera de savoir comment se comporteront ces populations face à une strate arborée profondément modifiée elle aussi par la sécheresse.

MOTS-CLÉS: *Quelea qu. quelea* — *Passer luteus* — Plocéidés — Oiseau granivore — Ravageur — Sahel — Eco-éthologie comparée.

SUMMARY

COMPARISON DATA BETWEEN *Quelea qu. quelea* (L.) AND *Passer luteus* (L.) IN THE TROPICAL SAVANNAS OF WEST AFRICA.

Study of some eco-ethological differences between two pest-birds (*Quelea qu. quelea* and *Passer luteus*) living in large populations in the same West-African savannas. Whenever possible, their behaviour was explained by their phylogeny and by the constraints of a very heterogenous environment (unpredictability of the rains during the rainy season; patchy vegetational pattern). Sexual and seasonal dimorphism in *Quelea* and only sexual dimorphism in *Passer*. During the dry season, diet of hulled grass-seeds, specially *Panicum laetum*, but it seems that *Echinochloa* sp. would be eaten by *Quelea* only. Food was searched in large flocks over fertile grass plains by *Quelea* and in much smaller flocks in open savannas by *Passer*. *Passer* may breed all the year round but only on spiny bushes; *Quelea* breeds in the rainy season on thorny bushes and on reeds in flooded areas and irrigated sugar-cane as well. Comparisons are limited to the reproduction in thorn bush savanna. A remarkable adaptation to the patchy environment and climatic unpredictability is shown by *Quelea*: choice of breeding sites in dense bushy patches surrounded by large fertile grass areas and breeding dates triggered by a visual signal, which also depends on the rains: ripening grasses (providing nest material and seeds for the nestlings); drinking water is found in the temporary rain ponds. Colonies are dense and very highly synchronized (good protection against predators), but some difficulties in gathering enough food for nestlings, which accounts for monogamy. *Passer luteus*: cannot

rely on any visual signals, for the nestlings are nourished with insects (Curculionidae, Lepidoptera, Pentatomidae) whose pullulation depends on factors which are not yet known. In response to the unpredictability, colonies are dispersed over both time and space (low density of trees per ha and of nests per tree; poor synchronization). Food for nestlings is gathered in the colony area. Monogamy cannot be explained by the same causes as for *Quelea*. Protection against predators is enhanced by the nest structure (made of wood twigs in spiny trees). Following the recent drought, the population of *Quelea* has dramatically decreased while the southern limit of *Passer* shifted southward, at least in Central West Africa. With the comeback of more humid years, the question is how those populations will adjust to a badly altered vegetational environment.

KEY WORDS : *Quelea qu. quelea* — *Passer luteus* — Ploceidae — Granivorous pest-birds — Comparative eco-ethology — Sahel.

Depuis 1953 existe en Afrique occidentale une organisation multinationale chargée du repérage et de la destruction de *Quelea* (Travailleur à bec rouge)* et autres oiseaux déprédateurs éventuels. Or, ce n'est qu'en 1966 que les services de lutte anti-aviaire signalèrent l'importance de *P. luteus* (Moineau doré) parmi les effectifs d'oiseaux tués dans la vallée du Sénégal alors que cette espèce était connue comme déprédatrice des cultures au Mali dès 1955 et signalée dans les mêmes vols que *Quelea* en 1958 au Mali encore (Malzy, 1960). En 1955, au Symposium de Dakar/Richard-Toll organisé par le CCTA-CSA, *P. luteus* n'est donc pas mentionné comme espèce nuisible pour le Sénégal. Bannerman (1953), dans son ouvrage, ne le reconnaît pas non plus à l'ouest de Tombouctou (nord-est du Mali). Pourtant, cette espèce avait été observée en Mauritanie dès 1943 par Guichard (1947) en vols importants à la mi-septembre, et retrouvée ensuite près du lac de R'Kiz par Villiers en 1953 (Dekeyser, 1954) et par G. J. Morel (*inéd.*) en 1960 et encore en 1961 près de Kankossa. Au Sénégal, cette espèce avait été trouvée pendant la saison des pluies 1948 à sa limite méridionale (Ferlo, près de Linguère) en grand nombre par Villiers (1953) et des colonies furent découvertes, toujours dans le Ferlo, en 1961 par G. J. Morel (*inéd.*), en 1967 (Morel et Morel, 1973 a) et en 1975 (Morel et Morel, 1976).

Dans la région du Tchad, les rapports numériques entre les populations de *Quelea* et de *P. luteus* se sont profondément modifiés durant ces vingt-cinq dernières années et sont attribuées aux modifications climatiques du Sahel (Jones, 1976, C.O.P.R., 1977) : les énormes populations de *Quelea* des années 1950 seraient tombées au dixième de ce qu'elles étaient alors, en même temps que la limite septentrionale de sa reproduction serait descendue au sud de 150 km. Parallèlement, *P. luteus*, observé naguère seulement sur le tronçon nord de la frontière du Niger avec le Nigéria, est maintenant commun dans la région du Tchad (12 °N).

Dans la vallée du fleuve Sénégal, la population de *P. luteus* semble avoir augmenté ces dernières

* Dans le texte, on désignera *Quelea quelea* par *Quelea* et *Passer luteus* par *P. luteus*.

années alors que celle de *Quelea* s'est effectivement amenuee (Ndiaye, 1974). Différentes explications ont été avancées pour expliquer ces changements :

— pour le Sénégal, migration d'est en ouest (Bortoli, 1977) à la suite d'un gonflement de la population de *P. luteus* dans la vallée du Niger;

— fluctuations des populations selon les variations du milieu comme chez les autres espèces sahéliennes (Morel et Morel, 1978);

— relâchement de la compétition avec *Quelea*. En effet ces deux Passereaux, plus ou moins sympatriques, présentent un certain nombre de points communs :

— petite taille et même habitat sahélien;

— même type d'organisation sociale : dortoirs nocturnes sur arbustes épineux (ou canne à sucre). Reproduction en colonies, avec monogamie et nourrissage des jeunes d'un régime mixte ou d'insectes en saison des pluies. Mêmes déplacements en grands vols ;

— même régime alimentaire composé de petites graines décortiquées de Graminées (sauvages et cultivées) pendant la saison sèche. Même dépendance des points d'eau. Régime mixte en saison des pluies. Toutefois, ces ressemblances cachent un grand nombre de différences éco-éthologiques que nous allons préciser au cours de cet article.

1. SYSTÉMATIQUE, DISTRIBUTION, MORPHOLOGIE

SYSTÉMATIQUE ET DISTRIBUTION

P. luteus et *Quelea* sont des petits Passereaux, de la famille des Ploceidés. Cette famille, d'origine tropicale, est limitée à l'Ancien Monde : Eurasie et Afrique. Le genre *Passer* appartient à la sous-famille des Passérinés ou Moineaux que l'on trouve sur tout l'Ancien Monde; le genre *Quelea* à la sous-famille des Ploceinés dont l'extension géographique est moindre que celle des Passérinés et limitée aux régions indomalaise et éthiopienne; elle s'est particulièrement diversifiée dans cette dernière. Ces deux sous-familles

différent entre elles par un caractère morphologique : 9 régimes primaires chez les Passérinés et 10 (la dixième, il est vrai, vestigiale) chez les Plocéinés.

Le genre *Passer*, qui groupe une quinzaine d'espèces, est représenté en Afrique tropicale par 9 espèces vraies (White, 1963) que Hall et Moreau (1970) regroupent en 4 super-espèces. Ces espèces de White se subdivisent, à leur tour, en plus de 20 sous-espèces. Des 3 espèces présentes dans cette région, *P. griseus*, *P. simplex* (connu seulement dans sa partie septentrionale) et *P. luteus*, seule cette dernière compte de gros effectifs. Elle occupe la zone sahélienne et sahélo-soudanienne (isohyètes 100-500 mm) depuis l'Océan Atlantique jusqu'à la Mer Rouge d'où elle s'étend sur le sud de l'Arabie avec la sous-espèce *euchlorus* (considérée comme espèce par Hall et Moreau (*op. cit.*)).

Le genre *Quelea* ne comporte, d'après White (*op. cit.*), que 3 espèces, uniquement éthiopiennes : *quelea*, *erythroptus* et *cardinalis*. Mais l'espèce nominale *quelea*, elle-même subdivisée en 3 principales sous-espèces, est de loin la plus importante. Seule, la sous-espèce *Quelea qu. quelea* nous retiendra ici. Son aire géographique couvre les zones sahélienne et soudanienne (isohyètes 200-1 200 mm) comprises entre l'Océan Atlantique et le lac Tchad. Par suite de la distribution des isohyètes dans cette partie extrême-occidentale de l'Afrique (Sénégal, Mauritanie), la zone sahélo-soudanienne occupe une surface réduite (entre les parallèles 14° et 17° N); les mouvements nord-sud y sont donc réduits, et la zone de recouvrement avec *P. luteus* importante (fig. 1).

MORPHOLOGIE

P. luteus et *Quelea* sont tous deux de petite taille, mais se distinguent, outre la différence de coloration, par plusieurs caractères morphologiques qui pourraient avoir une signification écologique (Karr et James, 1975). *P. luteus* a un bec plus court, une queue plus longue (caractère utilisé pour sa reconnaissance sur le terrain) et un poids plus faible pour des longueurs d'aile et de tarse sensiblement égales.

Plumage

Si le plumage et la succession des mues sont bien connus chez *Quelea*, (Magor et Ward, 1972) il n'en est pas de même pour *P. luteus*. Pourtant, l'essentiel en avait été dit par Paludan (1936), mais fut incomplètement repris par Bannerman (*op. cit.*). En effet, les mâles adultes diffèrent entre eux par la répartition et l'intensité du marron sur le dos et du jaune sur le ventre et la tête; certaines femelles

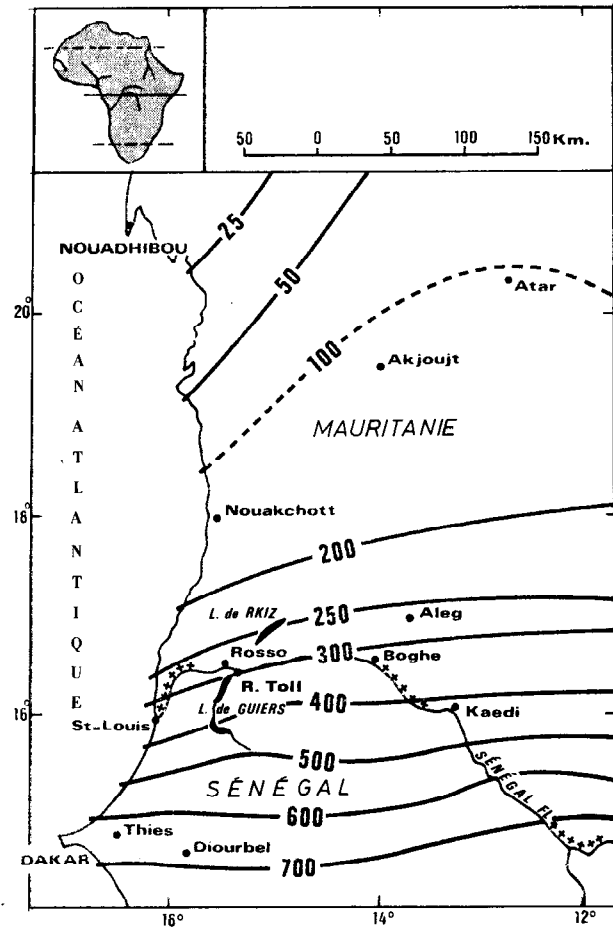


FIG. 1. — Carte du Sénégal et de la Mauritanie.

adultes ont la poitrine si fortement teintée de jaune qu'on peut les confondre avec des mâles de première année; la mue se termine pour les primaires et les secondaires en février/mars, mais se continue chez les mâles pour les plumes de contour jusqu'à la prochaine saison de reproduction; enfin, il est probable que le plumage des mâles de première année diffère par sa couleur plus pâle de celui des mâles plus âgés (Morel et Morel, *inéd.*). *Quelea* fait deux mues par an : une mue complète post-nuptiale chez les deux sexes au début de la saison sèche et chez le mâle une deuxième mue, pré-nuptiale, limitée au plumage de contour, en fin de saison sèche, avant la saison de reproduction. *Quelea* a donc à la fois dimorphisme saisonnier et dimorphisme sexuel (chez la femelle, seul le bec change de couleur). Chez *P. luteus*, le dimorphisme sexuel est permanent, seul le bec du mâle change de couleur.

Ces différences dans l'organisation des mues posent quelques problèmes généraux intéressants, car ces deux espèces sont soumises aux mêmes pressions extérieures (climatiques et alimentaires) et ont un même mode de vie (recherche de nourriture en bandes, dortoirs en saison sèche et reproduction en colonies).

(a) l'acquisition d'un plumage neutre en saison sèche est généralement considérée comme facilitant la coexistence des deux sexes et aussi de plusieurs espèces (*Ploceus*, *Quelea*, *Euplectes*) qui forment des vols mixtes (Wynne-Edwards, 1962). Tel n'est pas le cas avec *P. luteus* dont le plumage est, au moins chez les mâles, très contrasté.

(b) le coût énergétique de la mue est évidemment plus élevé chez *Quelea*. Même si ces deux espèces ont un même budget, elles ne le gèrent pas de la même façon; mais rien ne prouve évidemment qu'il est le même.

(c) la contrainte d'un plumage nuptial limite la nidification de *Quelea* à une période de l'année (saison des pluies et début de saison sèche) à la différence de *P. luteus* qui peut se reproduire toute l'année.

P. luteus, soumis à des pressions évolutives du milieu comparables à celles subies par *Quelea*, a pourtant gardé la mue annuelle unique, typique des *Passer*. Cependant, le plumage jaune vif du mâle, unique et surprenant dans le genre *Passer*, généralement très terne, peut être regardé comme une adaptation à la vie coloniale dans le paysage ouvert de la savane arbustive, comparable en cela à celui des tisserins *Ploceus* qui, eux aussi, ont dans l'ensemble un plumage jaune.

2. PRÉSENTATION DU MILIEU

Cette vaste zone occupée par *Quelea* et *P. luteus* est située au sud du tropique du Cancer et appartient donc à la région tropicale. La température moyenne annuelle est voisine de 29 °C et les pluies sont du type mousson.

On peut caractériser cette région par : UNE PLUVIOMÉTRIE qui diminue régulièrement à mesure que l'on remonte vers le nord en même temps qu'augmente son imprévisibilité : l'amplitude des variations annuelles ne cesse de croître (Rodier, 1975) et il devient impossible en dessous de l'isohyète de 500 mm de prévoir à plus de 50 pour cent la période pendant laquelle les précipitations décennales seront supérieures à l'évapotranspiration potentielle (Cornet, 1976; Poupon, 1978);

LA PRÉSENCE DE DEUX GRANDS BASSINS FLUVIAUX, Sénégal et Niger, qui constituent les seuls points d'eau perma-

nents : il n'existe ailleurs que des mares temporaires qui se remplissent avec les pluies, puis s'assèchent progressivement;

LA DIVERSITÉ PÉDOLOGIQUE ASSOCIÉE A UN RELIEF TRÈS FAIBLE, MAIS SUFFISANT POUR CRÉER DE GRANDS DISPARITÉS. Au-dessous de l'isohyète 400 mm, les eaux de ruissellement qui s'accumulent dans les dépressions créent des conditions tout à fait particulières pour la végétation (Bille, 1977). Des études récentes effectuées au Sénégal ont bien dégagé la complexité des groupements végétaux (Audru, 1966; Valenza et Diallo, 1972; Bille et Poupon, 1972, 1974; Bille, 1977).

Pour la région du lac Tchad, Gaston (1976) a également mis en évidence de nombreux groupements végétaux et relié la présence de *Quelea* à certains d'entre eux.

EN CONCLUSION, les milieux fréquentés par *P. luteus* et *Quelea* sont loin d'être homogènes, comme on l'avait tout d'abord cru. C'est au contraire une mosaïque de groupements végétaux soumise à de grandes variations climatiques.

3. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE EN SAISON SÈCHE

En saison sèche, la nourriture est constituée de graines de Graminées sauvages et cultivées qui sont toujours décortiquées avant d'être avalées. En début de saison des pluies, au moment de la germination des graines, le régime devient insectivore.

Pendant la saison sèche, la composition du régime en graines varie avec le mois et le lieu où les oiseaux ont mangé. Il a été étudié pour *Quelea* dans la région du lac Tchad (Ward, 1965 et Gaston, 1976) et pour *P. luteus* dans la vallée du fleuve Sénégal (Morel et Morel, à paraître).

(a) *Quelea* : son régime alimentaire se compose au début de la saison sèche de graines de taille moyenne et groupées sur le sol, ce qui facilite leur recherche : plusieurs espèces de *Panicum*, dont *P. laetum*, et *Echinochloa colona*. Puis, quand la saison sèche avance, *Quelea* se nourrit de graines plus petites et plus dispersées : *Dactyloctenium aegyptium*, *Schoenefeldia gracilis*, *Chloris* sp. et encore des Andropogonées. *Panicum laetum* et *Echinochloa* sont communs dans les jachères des vallées, *Echinochloa* dans les groupements à *Acacia seyal* et *Panicum laetum*, dans ceux à *Balanites aegyptiaca*. *Quelea* se nourrit donc dans des zones de gagnage précises qu'il est facile de localiser quand la carte de la végétation pour une région a été établie (Gaston, *op. cit.*).

(b) *P. luteus* : son régime alimentaire se distingue de celui de *Quelea*, par plusieurs points : proportion très importante de *Panicum laetum* (jusqu'à 90 % du poids du contenu stomacal); absence totale d'*Echinochloa*. Bortoli (1977) a noté de son côté la présence de fruits en fin de saison sèche.

Quant aux céréales deux, le petit mil (*Pennisetum* sp) et le sorgho (*Sorghum* sp), sont attaquées par les deux espèces, alors que le riz l'est seulement par *Quelea*. Le riz sauvage figure également dans le régime de *Quelea*, mais exceptionnellement dans celui de *P. luteus*.

Ces dissemblances dans le régime alimentaire expriment bien, à notre avis, les préférences écologiques propres à chaque espèce, même si les lieux de prélèvement des échantillons ne sont pas géographiquement les mêmes.

Les différences d'utilisation des zones de gagnage trouvent une justification dans les *stratégies alimentaires de ces deux espèces*.

— *Quelea* exige de vastes zones dégagées et à productivité élevée en graines de Graminées. En effet, cette espèce forme des vols de milliers, voire de centaines de milliers d'oiseaux qui s'abattent au même moment ou par vagues successives sur une même zone de gagnage.

— *P. luteus* recherche au contraire une savane boisée claire, de plus faible productivité grainière. Au cours de la journée, ses vols, forts de quelques dizaines à une centaine d'oiseaux, se déplacent d'arbre en arbre et picorent les graines au pied des arbres. Or Bille et Poupon (1974) ont montré qu'un groupement herbacé particulier, à base de *Panicum laetum*, se développe sous la couronne des arbres. *P. luteus* est, de ce fait, plus apte à exploiter des ressources localement moins importantes, mais qui se rencontrent sur de vastes surfaces. C'est la raison qui, selon nous, explique la présence de *P. luteus* et l'absence de *Quelea* dans le Ferlo (vaste ensemble aride situé au sud du Fleuve Sénégal). On peut également penser que *P. luteus* remonte en Mauritanie plus au nord que *Quelea* à cause de son aptitude à exploiter un tapis graminéen plus pauvre (en particulier *Panicum laetum*) dont le développement est très lié à la pluviométrie et plus encore au ruissellement (Bille, 1977).

4. REPRODUCTION

Ces deux espèces sont coloniales.

Quelea : il niche sur arbres et arbustes épineux (Dekeyser, 1955; Morel et Bourlière, 1955; Ward,

1965, etc.) sur roseaux (Dekeyser, *op. cit.*; Morel et Morel, 1974) et depuis peu sur canne à sucre (Morel, *inéd.*) dans la deuxième partie de la saison des pluies et au début de la saison sèche. Les dates de reproduction varient avec les lieux de nidification et les facteurs qui la déclenchent (Gaston, *op. cit.*) :

— dans la deuxième partie de la saison des pluies en savane arbustive;

— en fin de saison des pluies et début de la saison sèche, dans la zone d'inondation du Niger (septembre-octobre) et du lac de Guier (alimenté par le Sénégal), (novembre-décembre), (Morel et Morel, *inéd.*);

— au début de la saison sèche, dans les cultures irriguées de l'Office du Niger et les champs industriels de canne à sucre à Richard-Toll, (novembre-décembre).

P. luteus : un seul type de nidification a été reconnu sur arbres ou arbustes épineux, mais sa saison de reproduction est mal délimitée dans le temps : saison des pluies habituellement, et parfois saison sèche (Morel et Morel, 1973).

Notre comparaison se limitera à la reproduction de ces deux espèces en saison des pluies et sur arbres.

FACIÈS VÉGÉTAL DES COLONIES

Quelea : depuis les travaux de Gaston et de l'équipe d'ornithologues du «Projet PNUD/lutte contre les oiseaux granivores (*Quelea*)», les critères botaniques d'une colonie de *Quelea* liée aux pluies sont maintenant bien connus. Il s'agit :

(1) d'une strate arbustive à recouvrement de 20 à 50 % avec dominance très nette d'arbustes de 4 à 6 mètres de haut, très souvent à plusieurs troncs, répartis d'une manière uniforme ou laissant quelques petites clairières. Les ligneux sont pratiquement toujours des épineux;

(2) la strate herbacée (graminéenne ou non), mais souvent à une espèce dominante, de hauteur variable (30 à 200 cm), mais toujours à recouvrement de 100 pour cent, sauf sous les bosquets d'arbres serrés;

(3) la zone choisie est relativement humide, mais rarement hydromorphe;

(4) elle est voisine d'aires dégagées et riches en Graminées annuelles.

Ces critères, établis pour la région du Tchad, sont applicables à notre région car, lors des premières recherches sur *Quelea* dans les années 50, au Sénégal et en Mauritanie, les colonies étaient construites sur des peuplements denses d'arbustes épineux *Acacia*, *Balanites* et *Zizyphus*, avec dominance probable d'*Acacia*, à raison de 50 à 150 arbustes à l'hectare, situation

très comparable à celle décrite par Gaston (Grosmaire, 1955; Sonnier, 1957; Morel, 1968b). Dans la zone sahé-lienne, Bortoli (1977) distingue deux sortes de colonies :

(a) des petites colonies (de 1 à 5 ha) autour d'une mare sur *Acacia nilotica*, *Balanites aegyptiaca* et *Ziziphus mauritiana*. C'est sur une colonie de ce type que Thiollay (1975) a étudié l'action des prédateurs naturels;

(b) des colonies plus grandes (jusqu'à 20 ha et quelquefois beaucoup plus) dans des dépressions avec peuplements plus ou moins denses de *Balanites*. Dans les deux cas, les *Acacia* des dunes voisines (*A. senegal* et *A. raddiana*) peuvent porter quelques nids.

P. luteus : la structure de la végétation de ses colonies n'a pas encore reçu assez d'attention, mais il apparaît dès maintenant qu'elle est différente. Les essences ligneuses sont encore des *Acacia* (Thiollay, *comm. pers.*) et des *Balanites* (Morel et Morel, *op. cit.*). Bortoli (1977) reconnaît deux grandes zones de nidification : *Acacia senegal* et *Balanites* sur sables et *A. adansonii* et *Balanites* sur limons plus ou moins inondables. Mais leur peuplement est beaucoup plus lâche et hétérogène, dégageant entre les arbres de larges clairières, de superficie d'ailleurs variable. En Mauritanie, au nord du 18°N, quelques arbres à l'hectare; dans le Ferlo, en 1975, 19 arbres à l'hectare et en 1967, exceptionnellement, semble-t-il, 64 arbres à l'hectare.

Dans ces conditions, seuls certains boisements conviendraient à la fois aux deux espèces, constituant la limite inférieure pour *Quelea* et la limite supérieure pour *P. luteus*. Sur des dunes fixées couvertes d'*Acacia senegal*, dans le secteur de Gourma, delta central du Niger, Bortoli (*op. cit.*) trouva de telles colonies mixtes.

Les boisements recherchés par les deux espèces n'occupent d'ailleurs pas la même position topographique : Bortoli (*op. cit.*) trouva, par exemple, au Mali, à Menaka, les colonies de *P. luteus* sur les dunes et les plateaux et les colonies de *Quelea* dans les vallées et les interdunes. C'est ce qui explique sans doute pourquoi les colonies de *P. luteus* échappèrent aux prospecteurs des colonies de *Quelea* dans les années 1950. G. J. Morel étudiait en septembre 1960, en Mauritanie, près du lac de R'Kiz une colonie de *Quelea* et collecta des *P. luteus* en pleine reproduction sans en découvrir les colonies.

Depuis une décennie, sous l'influence combinée de la sécheresse, des rongeurs et des sauterelles, on assiste à une dégradation importante de la strate ligneuse. Sur une parcelle de 25 hectares du Ferlo, Poupon (1977) a chiffré l'importance de la mortalité chez *Acacia senegal* et observé l'absence totale de régéné-

ration. Il envisage même la disparition complète de ce peuplement si les agressions du milieu extérieur ne se relâchent pas. Ce constat s'étend, à des degrés moindres il est vrai, à toutes les espèces ligneuses à l'exception du Baobab (Poupon et Bille, 1974). Or, des sites traditionnels de nidification de *Quelea* ont été abandonnés après abattage d'arbres dans le delta central du Niger (Bortoli, *op. cit.*); et nous soupçonnons la même chose pour la Mauritanie où l'on a autrefois détruit les nids (et les arbres) au lance-flammes. Dans ces conditions, on peut se demander si le retour d'un cycle d'années pluvieuses entraînera automatiquement la remontée de *Quelea* dans les zones actuellement occupées par *P. luteus* et le retrait de ce dernier plus au nord (Jones, 1976). Nous pensons au contraire que cela peut prendre de nombreuses années dans une région où les séquences pluvieuses ne sont jamais continues, où les effets positifs de la pluie sont puissamment contrebalancés par l'action du feu, des insectes et des rongeurs (sans parler de l'homme). Dans de telles conditions, il est vraisemblable que les pics de pullulation des Passereaux granivores sont parfois très largement espacés... Et, dans le cas d'un retour de *Quelea* dans les régions provisoirement délaissées, son comportement nidificateur serait vraisemblablement modifié. Faute de boisements suffisamment denses et en attendant qu'ils se régénèrent, les colonies seraient, pour un certain nombre d'années, plus petites et plus dispersées ou s'installeraient dans d'autres milieux, comme les roseaux ou les cultures industrielles de canne à sucre.

NIDS

Les nids de ces deux espèces sont très différents.

Quelea : ce nid est un ouvrage typique de tisserin (Morel et Bourlière, 1956). C'est l'œuvre exclusive du mâle qui sectionne de longues tiges de Graminées qu'il tisse en forme de sphère allongée, avec entrée apico-latérale. A la différence de nombreux *Ploceus*, *Quelea* ne double pas son nid qui reste à claire-voie. Bien que simple, ce nid est solide car, en séchant, les tiges d'herbe acquièrent une bonne résistance; de plus, bien fixé aux branches, il ne se déchire pas facilement. Dans ce nid à claire-voie, les oisillons semblent subir sans dommage la pluie ou les températures élevées de la mi-journée. La défense du nid, assurée par le mâle, est réduite au nid même; les nids peuvent d'ailleurs se toucher ou être amarrés l'un à l'autre : la nécessité de vivre en colonies denses l'a nettement emporté sur le sens territorial.

P. luteus : le nid est une tout autre affaire. Tous les vrais moineaux (genre *Passer*) construisent des

nids en dôme, avec une forte tendance, pour le Moineau domestique en particulier qui recourt aux deux procédés, à nicher aussi dans des cavités (Summers-Smith, 1963). Dans les arbres, *P. domesticus* et *P. hispaniolensis* construisent par entassement de paille sèche une sphère volumineuse et peu soignée; l'abondance des matériaux semble compenser leur mauvais assemblage. La tendance à adopter des cavités, comme aussi chez *P. griseus*, semble une bonne stratégie dans les régions à fortes précipitations. La sphère de branchettes épineuses de *P. luteus* n'est donc qu'une simple version du nid en dôme, considéré par les auteurs comme typique. Cette construction, rare chez les Passereaux (mais connue chez *Bubalornis* (Crook, 1958), présente plusieurs avantages: elle remédie au manque de cavités, qui serait un obstacle à la reproduction en colonies, elle constitue une meilleure protection contre les pluies d'orage fréquentes à l'époque des nids, qu'un nid d'herbe sèche non tissé (cf les pertes dues aux pluies chez *P. hispaniolensis*, (Bachkiroff, 1953). De fait, le nid de *P. luteus* résiste bien aux intempéries et paraît d'accès difficile aux prédateurs.

MODE COLONIAL DE REPRODUCTION

Bien que soumises aux mêmes conditions de milieu, ces deux espèces semblent avoir trouvé chacune leur propre réponse. Dans le milieu instable que sont les savanes sahéliennes, la meilleure stratégie semble bien être une saison de reproduction relativement longue, qui permette de diviser les risques (Morel et Morel, 1962; Emlen, 1973). La reproduction de *P. luteus* appartient à cette catégorie. Inversement, la reproduction de l'ensemble de la population aux mêmes dates peut conduire à des résultats catastrophiques si toutes les conditions ne sont pas réunies. *Quelea*, qui a adopté la deuxième solution, a minimisé les risques grâce à la synchronisation très poussée de ses colonies et à la rapidité de son cycle de reproduction. Le taux de succès qui en résulte est élevé.

Quelea: sa stratégie semble dépendre de deux facteurs: les tiges vertes des Graminées pour tisser son nid et l'alimentation mixte (graines + insectes) de ses poussins. Tiges et graines sont évidemment fournies par la strate herbacée graminéenne dont le développement est lié aux pluies. Or le temps pendant lequel les tiges conviennent au tissage des nids est court, ce qui limite la période de leur construction, oblige donc les oiseaux à nicher tous à la même date et, vu l'importance de la population, à constituer des colonies. De ce fait, *Quelea* ne peut commencer sa nidification

qu'une fois que l'herbe a atteint une certaine hauteur, approximativement au moment de l'épiaison, ce qui correspond à une pluviométrie cumulée d'environ 200 mm (Gaston, 1976). Cela fixe le début de la reproduction à la deuxième partie de la saison des pluies. Rappelons que, selon Jones et Ward (1976), la femelle mettrait à profit le début de la saison des pluies pour faire les réserves protidiques nécessaires à la formation des œufs grâce à un changement de régime alimentaire: de granivore qu'elle était en saison sèche, elle devient partiellement insectivore en saison des pluies.

L'alimentation des poussins est constituée à la fois de graines (essentiellement *Panicum laetum*, *P. maximum* et *Echinochloa colona*, Gaston, *op. cit.*) et d'insectes (Morel *et al.* 1957, Morel, 1968 a et b, Ward, 1965). Mais l'éclosion des œufs ne peut avoir lieu que dans la seconde moitié de la saison des pluies, alors que la production d'insectes est sur sa phase descendante (Gillon et Gillon, 1974) et que les graines commencent juste à mûrir. Il ne semble pas que ce soit à ce stade que les graines soient les plus énergétiques: elles n'ont pas encore atteint leur taille définitive et sont à l'état pâteux. De ce fait, elles seraient plus faciles à digérer. Une éclosion un peu plus tardive (à supposer qu'elle fût possible compte tenu des contraintes de la construction du nid) diminuerait l'effort de collecte des graines par les parents, puisqu'elles auraient atteint une plus grande valeur énergétique pour un même volume; mais ce serait au détriment de l'approvisionnement en insectes dont le nombre a tendance à baisser et au risque de voir sécher les mares temporaires où s'abreuvent les oiseaux (cf. plus bas). Or, les insectes, par leur teneur en protides, accélèrent certainement le développement des oisillons (avantage pour une colonie) et leur fournissent une partie de l'eau nécessaire, ainsi d'ailleurs que les graines vertes.

Les nidifications dans les autres biotopes montrent que les exigences de *Quelea* sont fondamentalement les mêmes et que les dates de reproduction tiennent aux mêmes facteurs. La reproduction tardive dans la canne à sucre est possible grâce au remplacement des tiges vertes de Graminées par des rubans de feuilles de canne dilacérées (Morel et Morel, *inéd.*).

Par l'heureuse dépendance de sa reproduction avec la strate herbacée, *Quelea* a tourné, en partie, les difficultés de l'imprévisibilité du milieu. La production de tiges vertes précède nécessairement de quelques jours la production des graines, ces deux dates étant étroitement associées. La seule limite imposée par ce système tient donc à la date du développement des plantes, laquelle est conditionnée par la chute des pluies. Cette relation est si étroite que Gaston (*op. cit.*) a pu montrer que l'étude de la progression des pluies

(par histogrammes des précipitations décadaires) permet de prévoir à l'avance le choix du lieu de l'installation d'une colonie de *Quelea* dans une zone géographique favorable par ailleurs à cette nidification.

Un autre avantage que tire *Quelea* de cette reproduction dans la seconde partie de la saison des pluies est la localisation des points d'eau où il doit se rendre tous les jours pour boire. Lorsque commence la nidification, les pluies ont été suffisantes pour remplir les mares si bien que les oiseaux peuvent installer leur colonie à distance convenable de l'eau. Comme certaines mares (en particulier les années où la deuxième moitié de la saison des pluies est faible) ne durent que quelques semaines, une forte synchronisation donne les meilleurs chances d'avoir de l'eau jusqu'à l'envol des oisillons. Cette synchronisation permet aussi à l'espèce de changer de site chaque année pour exploiter les parties de l'habitat — même marginales — qui ont été les mieux arrosées. L'échec de plusieurs colonies, du fait de l'assèchement prématuré des mares, souligne l'importance de ce facteur dans le nord du Sahel (Morel, 1968).

P. luteus : sa stratégie de la reproduction dépend essentiellement de la présence d'insectes pour les jeunes (bien que Bortoli et Bruggers, 1976, aient trouvé au Mali en fin de saison des pluies des oisillons nourris à la fois de graines et d'insectes) et accessoirement du bois mort nécessaire à la construction du nid : ces conditions sont très différentes de celles de *Quelea*, puisque le bois mort, toujours disponible, n'offre pas de repère chronologique et que la production d'insectes paraît imprévisible dans le temps et l'espace (1). Malgré l'absence d'étude d'ensemble de l'entomofaune nous savons cependant que sa composition varie de façon considérable d'une année sur l'autre, mais sans pouvoir la relier par une relation simple au déroulement de la saison des pluies. La pullulation préférentielle de certains insectes doit être la résultante de facteurs multiples qui nous échappent encore et dont certains peuvent même avoir agi au cours de la saison sèche précédente. Il est certain que les insectes composant la nourriture des oisillons en 1975 (Curculionidae, Locustidae et Lepidopteridae (chenilles), Morel et Morel, 1976) et en 1977 (mêmes espèces + Pentatomidae (Forge, *comm. pers.*)) ne sont pas abondants tous les ans : tous ces insectes sont rares en effet dans les relevés de faune dans le Ferlo en 1971 (Gillon et Gillon, *op. cit.*) (2). La composition doit certainement varier localement une même année, si l'on considère les variations de pluviométrie d'un point à un autre, mises en évidence par les relevés météorologiques (3). L'abondance de ces insectes ne dure souvent que quelques jours, ce qui doit entraîner localement la disette dans certaines colonies et exclut

toute synchronisation rigoureuse. En Europe, d'ailleurs, où l'on s'attendrait à une meilleure synchronisation, on sait par exemple que les œufs de *Ficedula hypoleuca* éclosent toujours après le maximum de la population de chenilles dont les jeunes seront nourris (Lack, 1966).

Or, face à une nourriture aussi imprévisible, *P. luteus* niche précisément en colonies lâches et étendues dans le temps. Ces colonies sont effectivement très lâches. Le nombre moyen de nids par arbres est de deux. Cette faible densité peut s'expliquer de diverses façons : (1) soit par la forte agressivité des mâles observée en captivité (L. Bortoli, *com. pers.*), lors de la construction des nids, qui se ménagent ainsi pour l'élevage des jeunes une réserve suffisante d'insectes dont la production est évidemment imprévisible. Car le comportement de cette espèce se rapproche beaucoup de celui des espèces territoriales, bien que les oiseaux d'une même colonie manifestent une bonne tolérance sur le terrain de chasse. Les deux sexes participent à l'élevage. Ils transportent un à un les insectes à leurs jeunes et n'utilisent donc pas la possibilité de les stocker dans le jabot; ils se comportent donc comme de vrais insectivores et ont donc avantage à prélever la nourriture dans un rayon aussi court que possible; (2) soit par la dispersion de toute la population sur les vastes surfaces occupées par les groupements de *Balanites* ou d'*Acacia* en réponse aux variations locales de pluviométrie qui favoriseraient la pullulation des insectes en un point plutôt qu'en un autre; (3) enfin, les matériaux de construction de nids pourraient agir dans le même sens : car la quantité de bois mort utilisée dans les nids, et qui doit être ramassée aux abords immédiats, n'est ni négligeable ni certainement illimitée. En effet, en Mauritanie, vers le 20°N, les nids construits à partir d'une végétation plus pauvre, semblent plus petits : un nid prélevé ne pesait que 129 g, la moyenne étant pour le Sénégal de 377 g (Morel et Morel, 1976). L'activité des termites qui consomment rapidement tout bois mort sur le sol (Lepage, 1974) de même que le fait pour *P. luteus* de n'employer que des branchettes de moins de 15 cm et en bon état doivent encore éventuellement accentuer cette pénurie.

Le temps d'occupation d'une colonie peut s'étendre sur deux mois environ, car les oiseaux s'installent progressivement. Les premiers mâles arrivés attirent par leurs chants audibles de loin et leurs parades très démonstratives les oiseaux se tenant dans le voisinage : la synchronisation de ces colonies est donc toute relative.

Cette stratégie, lâche dans le temps et l'espace, présente plusieurs désavantages que le *Quelea* ne connaît pas.

— Il semble bien, en effet, que chez *Quelea* l'extrême concentration des nids dans les grosses colonies en même temps que la synchronisation très poussée de la reproduction réduisent considérablement les risques de prédation (Morel *et al.*, 1957; Ward, 1965). Certes, quelques oiseaux savent fort bien ouvrir les nids (Marabout, Aigle ravisseur, Milan noir) ou même y introduire le bec (Petits calaos), mais la solidité des nids en même temps que leur installation dans des buissons d'épines paraissent limiter ce genre de pertes. C'est avant tout, le temps très court pendant lequel les *Quelea* sont réunis à une telle densité qui interdit à aucune population de prédateurs d'atteindre un taux d'exploitation réellement significatif (Elgood et Ward, 1962; Morel, 1968). Inversement, les petites colonies souffrent parfois beaucoup de la prédation. Stewart (1959) lui attribue l'abandon d'une petite colonie. (Thiollay (1975) a calculé un taux moyen de prédation, essentiellement causée par les oiseaux (Rapaces et autres), de 32 % dans une petite colonie installée sur les arbres en bordure d'une mare, preuve que la pression de prédation est réelle.

— La structure du nid de *P. luteus*, gros tas de branchettes sèches logé au milieu d'épines, semble une barrière efficace contre les oiseaux prédateurs et trahit moins que la vannerie légère de *Quelea* la présence des oisillons dans les nids. De fait, nous n'avons assisté qu'une seule fois au démantèlement laborieux d'un nid par *Corvus albus*. Restent varans et serpents qui se glissent facilement dans le nid et que nous avons en effet vus à l'œuvre. L'étalement de la reproduction favorise ce genre de prédateurs mais leur concentration ne doit jamais être très forte. D'après ce que nous savons de *Quelea*, ce sont les prédateurs aviens qui seraient les plus redoutables et le nid semble bien fait pour leur résister. Chez *P. luteus* nous avons constaté une perte globale de 50 % mais sans pouvoir définir la part imputable aux prédateurs.

Par ailleurs, l'absence d'une bonne synchronisation, même sur une faible surface, oblige *P. luteus* à une surveillance accrue vis-à-vis des prédateurs et aussi de ses congénères. En effet, lors de la construction des nids, les mâles s'emparent volontiers des branchettes du nid voisin en l'absence de son propriétaire. En outre, les femelles peuvent être attirées par différents mâles. La défense du nid prend donc une grande importance chez *P. luteus* alors qu'elle est à peu près nulle chez *Quelea* : au même moment tous les oiseaux d'une même colonie se livrent à une activité identique et, de plus, dans cette espèce, chaque phase de la nidification est réduite au minimum, ne laissant guère de « temps libre » : la construction d'un nid de *Quelea* demande 2. à 3 jours, alors que celle de *P. luteus* s'étire sur une dizaine de jours.

Il est maintenant bien établi que les espèces animales répondent à l'hétérogénéité du milieu en se regroupant en colonies. Cela est particulièrement net dans le cas de *Quelea*, aussi bien dans le choix des sites de nidification que dans le mode de nourrissage des jeunes. Les critères d'un site de nidification favorable à *Quelea* ont été définis (tapis herbacé, essences ligneuses, proximité de l'eau) et ne sont réunis qu'en certaines zones, comme l'ont montré des travaux récents. Or, l'importance de l'hétérogénéité du milieu comme facteur responsable de la formation des colonies avait déjà été soulignée pour les *Ploceus* de savane (Crook, 1962), mais ne l'avait pas encore été pour *Quelea*. Celui-ci se comporte donc comme la plupart des Plocéinés savanicoles.

Horn (1968) montre que si la nourriture est groupée et imprévisible, le temps passé à sa recherche est minimisé pour les individus nichant en colonie si celle-ci est installée au centre géométrique de toutes les ressources disponibles. En outre, cette recherche de nourriture serait facilitée si elle se fait en groupe (Ward et Zahavi, 1973). Toutefois dans le cas de *Quelea*, ce système paraît avoir atteint sa limite. Car, du fait de la dimension des colonies, la recherche de la nourriture exige de longs déplacements, loin du site de nidification. Ce serait là un point faible car, bien que les deux sexes participent à l'élevage, le dernier oisillon semble assez souvent mourir de faim. C'est cette nécessité pour les deux sexes de participer aux tâches de l'élevage qui aurait conduit à la monogamie, alors que toutes les autres espèces de Plocéidés savanicoles sont polygames (Crook, 1963). La monogamie caractérise le statut social des Plocéidés de forêt, car, selon Crook (1962), puis Lack (1966) elle serait mieux adaptée à la recherche d'une nourriture plus pauvre qu'en savane. Brosset (1975) a vérifié cette hypothèse sur 3 espèces de *Malimbus* de la forêt gabonaise.

La synchronisation tout à fait remarquable des colonies de *Quelea* semble avoir valeur d'adaptation compte tenu des avantages que l'espèce en retire. Il semble que le facteur sélectif le plus important de la reproduction de *Quelea* — du moins dans l'ordre chronologique — soit le matériau dont est construit le nid. Ce facteur ne semble pas avoir été jusqu'ici justement apprécié. En effet, les Plocéidés qui nichent au bord de l'eau ou en haut des palmiers disposent à tout moment soit des Graminées riveraines soit des feuilles de palmier qu'ils dilacèrent. Rien de tel dans la savane arbustive où niche *Quelea* : seules sont disponibles les tiges de Graminées annuelles qui, on l'a déjà noté, poussent avec les pluies et ne restent souples que pendant peu de temps. D'ailleurs, la nécessité de tisser avec de l'herbe verte assure automatiquement à *Quelea* l'approvisionnement en graines fraîches, puis-

que les nids sont construits au moment de l'épiaison. Ainsi, le repère visuel pourvoit à la fois aux matériaux et à la nourriture.

Un autre avantage de la synchronisation, renforcé par l'extrême concentration des nids, serait une meilleure protection contre la prédation. Mais la forte concentration, comme on vient de le voir, a pour contrepartie la dissociation des sites de nidification et des lieux de gagnage et les inconvénients qui en découlent pour l'élevage des jeunes.

Les pressions auxquelles *P. luteus* est soumis sont, pour l'instant, peu claires : il est probable que le facteur critique est l'imprévisibilité de la nourriture pour les jeunes dans le temps et dans l'espace et que des forces s'exercent continuellement sur ces populations pour empêcher une concentration trop poussée des nids et une synchronisation trop parfaite de la reproduction — pressions exactement opposées à celles supposées actives chez *Quelea*. Faute de mieux connaître le comportement des deux sexes pendant l'élevage, il est impossible de discuter de la question de la monogamie de *P. luteus*; mais il apparaît immédiatement que les deux espèces ont subi des adaptations différentes.

5. CONCLUSION

Cette étude comparative a souligné les différences importantes qui caractérisent chacune de ces deux espèces. Si elles vivent plus ou moins en sympatrie et sur une nourriture comparable, chaque espèce montre une préférence marquée pour un régime particulier et un climat plus ou moins sec.

Il est également intéressant de noter les divergences et les convergences de comportement de ces deux espèces, lesquelles appartiennent à deux sous-familles distinctes. Nous pouvons donc conclure que le déclin de *Quelea* et l'augmentation de *P. luteus* sont essentiellement dus aux variations du milieu et plus précisément à la détérioration de l'habitat.

L'hypothèse de la compétition que nous avons soulignée en introduction nous paraît mal fondée. D'ailleurs peut-on parler de compétition dans des régions dont le caractère essentiel est l'instabilité climatique qui entraîne des fluctuations considérables des ressources alimentaires et, par voie de conséquence, de l'organisation des communautés aviennes ? Certains auteurs se sont récemment posé la question (Wiens, 1977).

REMERCIEMENTS.

Nous sommes heureux de remercier ici l'Organisation Commune de Lutte Antiacridienne et Lutte Antiaviaire (OCLALAV), et tout spécialement M. A. Dramé, chef du Groupement de Richard-Toll, pour leur collaboration; MM. A. Cornet et H. Poupon, botanistes à l'O.R.S.T.O.M. de Dakar et L. Bortoli (qui a relu et critiqué ce texte) et R.L. Bruggers, ornithologues au projet PNUD / oiseaux granivores « *Quelea* », pour les fructueux et toujours amicaux échanges de vue.

Manuscrit reçu au service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 29 mai 1979.

BIBLIOGRAPHIE

- AUDRU (J.), 1966. — Etude des pâturages naturels et des problèmes pastoraux dans le delta du Sénégal. Définition d'une politique de l'élevage. Etudes agrostologiques et agro-pastorales, I.E.M.V.T., Maisons-Alfort, 15, 2 vol., 359 p. *multigr.* + 1 c. coul.
- BACHKIROFF (Y.), 1953. — Le Moineau steppique au Maroc. Protectorat de la République française au Maroc, Service de la défense des végétaux, travaux originaux n° 3, Rabat, 135 p.
- BANNERMAN (D.A.), 1948, 1949. — The birds of Tropical West Africa, London Crown Agents for the colonies, VI, 1948 : 341-345 et VII, 1949 : 164-168.
- BANNERMAN (D.A.), 1953. — The birds of West and Equatorial Africa. Oliver et Boyd. London.
- BILLE (J.C.), 1977. — Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. *Trav. et doc. O.R.S.T.O.M.* n° 65, Paris, 82 p. + 1 c. coul.
- BILLE (J.C.), POUPON (H.), 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.
- BILLE (J.C.), POUPON (H.), 1974. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : la régénération de la strate herbacée. *La Terre et la Vie*, 28 : 21-48.
- BORTOLI (L.), 1977. — *Quelea quelea* dans la zone ouest. P.N.U.D./Recherche pour la lutte contre les oiseaux granivores « *Quelea quelea* ». SR 271. 24 p. *multigr.*
- BORTOLI (L.), BRUGGERS (R.L.), 1976. — Nidification de *Quelea quelea* dans le delta central nigérien en 1976. P.N.U.D./Recherche pour la lutte contre les oiseaux granivores « *Quelea quelea* ». SR 258. 28 p., *multigr.*

- BROSSET (A.), 1975. — Multi-male cooperation in the nesting behaviour of *Malimbus* (Ploceids of the forest of West Africa) *Emu*, 74 : 306 (Proc XVth Intern. Orn. Cong.).
- BRUGGERS (R.L.), 1977. — Summary of the present research on the Golden Sparrow. P.N.U.D./Recherche pour la lutte contre les oiseaux granivores « *Quelea quelea* ». SR 255. 4 p., *multigr.*
- BRUGGERS (R.L.), BORTOLI (L.), 1976. — Dry season nesting of the Golden Sparrow near Richard-Toll, Sénégal. *La Terre et la Vie*, 30 : 521-528.
- C.O.P.R. (éd.), 1977. — *Quelea* investigations Project Nigeria. Final Report 1972-1975. Centre for Overseas Pest Research. London. 57 p., *multigr.*
- CORNET (A.), 1976. — Données météorologiques recueillies dans les différents points d'études. *ORSTOM*, Dakar, *Doc .techn.*, 2, 19 p., *multigr.*
- CROOK (J.H.), 1958. — Etudes sur le comportement social de *Bubalornis a. albirostris* (Vieillot). *Alauda*, 26 : 162-195.
- CROOK (J.H.), 1962. — The adaptive significance of pair formation types in weaver-birds. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 8 : 57-70.
- CROOK (J.H.), 1963. — Monogamy, polygamy and food supply. *Discovery* : 35-42.
- DEKEYSER (P.L.), 1954. — Contribution à l'étude du peuplement de la Mauritanie. *Bull. I.F.A.N.*, 16, Sér. A : 1248-1292.
- DEKEYSER (P.L.), 1955. — Recherches sur la biologie du Travailleur à bec rouge (*Quelea qu. quelea* Latham) en A.O.F. (1951-1954). *Bull. I.F.A.N.*, 17, Sér. A : 592-616.
- ELGOOD (J.H.), WARD (P.), 1962. — A snake attack upon a weaver-bird colony. Possible significance of synchronous breeding activity. *Bull. B.O.C.*, 83 : 71-74.
- EMLÉN (J.M.), 1973. — Ecology: an evolutionary approach. Addison-Wisley. Publ. Co, 493 p.
- GASTON (A.), 1976. — Recherches sur la lutte contre les oiseaux granivores *Quelea quelea* N'Djamena-Tchad. Bilan de quatre années de travaux phyto-écologiques en relation avec la lutte contre le *Quelea*. Rapport final. Phases I et II. Etude agros-tologique en sous-traitance, I.E.M.V.T., Maisons-Alfort, 25, 219 p., *multigr.*
- GILLON (D.), GILLON (Y.), 1974. — Comparaison du peuplement d'invertébrés de deux milieux herbacés ouest-africains : sahel et savane préforestière. *La Terre et la Vie*, 28 : 429-474.
- GROSMAIRE (P.), 1955. — Essai sur l'évolution de la population de *Quelea* dans la Vallée du Fleuve Sénégal. Variation de cette population depuis mai 1953 jusqu'au 15 octobre 1955. Efficacité de la lutte entreprise par l'Organisme de lutte anti-aviaire, C.S.A. Réunion intern. *Quelea*, Dakar, 1955, 15 p., *multigr.*
- GUICHARD (K.M.), 1947. — Birds of the inundation zone of the River Niger. *Ibis*, 89 : 450-489.
- HALL (B.P.), MOREAU (R.E.), 1970. — An atlas of speciation in African Passerine birds. Trustees of the British Museum (Nat. Hist.), London : 310-315.
- HORN (H.S.), 1968. — The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's Blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, 49 : 682-694.
- JONES (P.J.), 1976. — The tale of the golden sparrow. *Spectrum*, 146 : 7-9.
- JONES (P.J.), WARD (P.), 1976. — The level of reserve proteins as the proximate factor controlling the time of breeding and clutch-size in the Red-billed *Quelea quelea*. *Ibis*, 118 : 547-574.
- KARR (J.R.), JAMES (F.C.), 1975. — Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities. in CODY (M.L.), DIAMOND (J.M.), (eds). Ecology and evolution of communities. The Belknap Press of Harvard University Press : 258-291.
- LACK (D.), 1966. — Population studies of birds. Clarendon Press. Oxford. 341 p.
- LEPAGE (M.), 1974. — Les termites d'une savane sahé-lienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : peuplement, population, consommation, rôle dans l'écosystème. Thèse université Dijon, 344 p., *multigr.*
- MAGOR (J.I.), WARD (P.), 1972. — Illustrated descriptions, distribution maps and bibliography of the species of *Quelea* (weaver-birds : Ploceidae). *Trop. Pest. Bull. C.O.P.R.*, London, 1 : 23 p.
- MALZY (P.), 1960. — La lutte anti-aviaire au Soudan de 1954 à 1959. Colloque C.C.T.A./F.A.O. sur le *Quelea*, Bamako, publ. 58 : 11 p., *multigr.*
- MOREL (G.), 1968 a. — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mém. ORSTOM* n° 29, Paris, 179 p.
- MOREL (G.), 1968 b. — L'impact écologique de *Quelea quelea* (L.) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce Plocéidé. *La Terre et la Vie*, 22 : 69-98.
- MOREL (G.), BOURLIERE (F.), 1955. — Recherches écologiques sur *Quelea quelea quelea* L. de la basse vallée du Sénégal. I. Données quantitatives sur le cycle annuel. *Bul. I.F.A.N.*, 17, Sér. A : 617-663.
- MOREL (G.), BOURLIERE (F.), 1956. — Recherches écologiques sur les *Quelea quelea quelea* (L.) de la

- basse vallée du Sénégal. II. La reproduction. *Alauda*, 24 : 97-122.
- MOREL (G.), MOREL (M.Y.), 1962. — La reproduction des oiseaux dans une région semi-aride : la vallée du Sénégal. *Alauda*, 30 : 161-203; 241-269.
- MOREL (G.), MOREL (M.Y.), 1974. — Une colonie de *Quelea qu. quelea* établie sur roseaux au Sénégal. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 25 : 67-71.
- MOREL (G.), MOREL (M.Y.), 1976. — Nouvelles observations sur la reproduction du Moineau doré *Passer luteus* en zone semi-aride de l'Ouest africain. *La Terre et la Vie*, 30 : 493-520.
- MOREL (G.), MOREL (M.Y.), 1978. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. Etude d'une communauté avienne. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. XIII, n° 1, 1978 : 3-34.
- MOREL (M.Y.), MOREL (G.), 1973 a. — Premières observations sur la reproduction du Moineau doré *Passer luteus* (Licht) en zone semi-aride de l'Ouest africain. *L'Oiseau et RFO*, 43 : 97-118.
- MOREL (M.Y.), MOREL (G.), 1973 b. — 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 RFO*, 43 : 314-329.
- MOREL (G.), MOREL (M.Y.), BOURLIERE (F.), 1957. — The black-faced weaver-bird or Dioch in West Africa. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 54 : 1-15.
- NDIAYE (A.), 1974. — Recherches sur la diminution des populations de *Quelea quelea* (L.) dans la vallée du fleuve Sénégal. Thèse Doct. 3^e cycle, Paris VI.
- PALUDAN (K.), 1936. — Report on the birds collected during Professor O. OLAFSEN's expedition to French Sudan and Nigeria in the year 1927; with field notes by the collector, Mr Harry MADSEN. *Vidensk Medd. Dansk Naturh Foren*, 100 : 248-346.
- PIANKA (E.R.), 1970. — On r-and K-selection. *Amer. Natur.*, 104 : 592-597.
- POUPON (H.), 1978. — Analyse des données météorologiques recueillies à Fété-Olé (Nord du Sénégal) de septembre 1969 à décembre 1977. ORSTOM, Dakar, *Doc. techn.*, 4, 31 p., *multigr.*
- POUPON (H.), 1977. — Evolution d'un peuplement d'*Acacia senegal* (L.) Willd. Dans une savane sahélienne, au Sénégal, de 1972 à 1976. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, vol. XII, n° 4 : 283-291.
- POUPON (H.), BILLE (J.C.), 1974. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la strate ligneuse. *La Terre et la Vie*, 28 : 49-75.
- RODIER (J.A.), 1975. — Evaluation de l'écoulement annuel dans le Sahel tropical africain. *Trav. et doc. ORSTOM*, 46 : 121 p.
- SONNIER (J.), 1957. — Rapport sur l'organisme de lutte anti-aviaire au Sénégal et en Mauritanie pendant l'année 1956. Symposium C.S.A. sur le *Quelea*, Livingstone, 1957, 8 p., *multigr.*
- STEWART (D.R.), 1959. — The Red-billed *Quelea* in Northern Rhodesia. *North. Rhod. J.*, 4 : 55-62.
- SUMMERS-SMITH (D.), 1963. — The house sparrow. London, Collins, 269 p.
- THIOLLAY (J.M.), 1975. — Exemple de prédation naturelle sur une population nicheuse de *Quelea q. quelea* (L.) au Mali. *La Terre et la Vie*, 29 : 31-54.
- VALENZA (J.), DIALLO (A.K.), 1972. — Etude des pâturages du Nord-Sénégal. Etudes agrostologiques et agro-pastorales, IEMVT, Maisons-Alfort, 34, 311 p., *multigr.* + 1 c. coul.
- VILLIERS (A.), 1953. — Sur la faune ornithologique de la région de Linguère. *Notes afr.*, 60 : 123-125.
- WARD (P.), 1965 a. — Feeding ecology of the Black-faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107 : 173-214.
- WARD (P.), 1965 b. — The breeding biology of the Black-faced Dioch *Quelea quelea* in Nigeria. *Ibis*, 107 : 326-349.
- WARD (P.), ZAHAVI (A.), 1973. — The importance of certain assemblages of birds as « information-centers » for food-finding. *Ibis*, 115 : 517-534.
- WHITE (C.M.N.), 1963. — A revised check-list of African Flycatchers... Weavers and Waxbills. The Government Printer. Lusaka, 218 p.
- WIENS (J.A.), 1976. — Population responses to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 81-120.
- WIENS (J.A.), 1977. — On competition and variable environments. *Amer. Sci.*, 65 : 590-597.
- WYNNE-EDWARDS (V.C.), 1962. — Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh, Oliver and Boyd, 653 p.