

Fonds Documentaire IRD

Cote : Bx 11918 Ex : 1

ELEMENTS DE COMPARAISON
DU COMPORTEMENT REPRODUCTEUR COLONIAL
DE TROIS ESPECES DE PLOCEIDES :
PASSER LUTEUS, *PLOCEUS CUCULLATUS*
ET *QUELEA QUELEA*,
EN ZONE SEMI-ARIDE DE L'OUEST-AFRICAIN

par Marie-Yvonne MOREL (*) et Gérard MOREL (**)

Notre connaissance du comportement reproducteur de trois Plocéidés coloniaux : *Passer luteus*, *Quelea quelea* et *Ploceus cucullatus*, a suffisamment progressé ces dernières années dans la région de Richard-Toll (16°25' N - 15°42' W) pour qu'il soit maintenant possible d'établir des éléments de comparaison.

Les aires géographiques de ces trois Plocéidés se recouvrent ici, bien que leur distribution diffère sensiblement : *Ploceus cucullatus* et *Quelea quelea* sont des espèces éthiopiennes intertropicales, tandis que *Passer luteus* monte jusqu'au 20° N sans descendre plus bas que le douzième parallèle nord.

Les colonies de *Passer luteus* ont été étudiées dans la région de Richard-Toll et la vallée moyenne du fleuve Sénégal (MOREL et MOREL, 1973), celles de *Ploceus cucullatus*, sur les bords des canaux des rizières de Richard-Toll (COLLIAS et COLLIAS, 1970, 1971) et celles de *Quelea quelea*, enfin, dans la partie mauritanienne de la région sahélienne (MOREL G., 1968 ; MOREL G. et BOURLIERE, 1955 et 1956 ; MOREL G., MOREL M.-Y. et BOURLIERE, 1957).

Nous étudierons le mode d'établissement de ces colonies et leur succès, puis les facteurs de déclenchement de cette reproduction.

**

Dans cette région tropicale semi-aride, le climat se caractérise par une saison des pluies unique (entre juillet et octobre), une faible pluviométrie (moyenne annuelle de 320 mm qui exprime mal

(*) Chargée de Recherches au C.N.R.S.

(**) Directeur de Recherches à l'O.R.S.T.O.M. Adresse : Station d'Ecologie tropicale, O.R.S.T.O.M., B. P. 20, Richard-Toll (Sénégal).

L'Oiseau et R.F.O., V. 43, 1973, n° 4.

Fonds Documentaire ORSTOM



010011918

~~28 AVR. 1974~~
O. R. S. T. O. M.
Collection de Référence
67547001

H
34

les écarts importants interannuels), des températures élevées (moyenne annuelle 27° C) avec de grandes variations intra-annuelles (minimum de 10° environ en janvier et maximum voisin de 40° entre avril et juin et en octobre). La végétation est de type savanicole à arbres épineux : *Acacia* sp. et *Balanites aegyptiaca*, quelque peu modifiée, il est vrai, par la traversée du fleuve Sénégal d'Est en Ouest.

I — MODE DE REPRODUCTION COLONIAL

C'est un terme imprécis désignant un mode de distribution des nids sans référence au comportement parental : il définit une concentration importante de nids d'une même espèce en un endroit donné. Dans les cas limites d'ailleurs, on ne peut distinguer entre une colonie lâche d'une espèce grégaire et les nids rapprochés d'une espèce solitaire à densité élevée (LACK, 1968).

Avantages et inconvénients de ce mode de reproduction ont déjà été discutés par différents auteurs. Leurs arguments peuvent être ainsi regroupés :

— FRIEDMANN (1935) d'après COLLIAS et COLLIAS (1964) considère la séparation des aires de gagnage et de nidification : les aires de gagnage sont établies là où la nourriture est abondante et celles de nidification dans des lieux sûrs. Ce système, très répandu chez les oiseaux de mer, est rare chez les oiseaux terrestres, sans doute à cause des risques de prédation.

— Pour WYNNE-EDWARDS (1962), le système colonial offre, à côté du système territorial des espèces solitaires, l'autre version d'une dispersion territoriale capable de limiter la densité de la population. Sur les aires de gagnage, la quantité de nourriture aurait un rôle modérateur sur le nombre de reproducteurs. La difficulté de trouver des matériaux de construction ainsi que la tension (« stress ») créée par le pillage de ces matériaux sur les nids en cours d'édification pourraient également jouer dans le même sens.

— Pour COLLIAS *et al.* (1971) qui reprend à son compte l'hypothèse de DARLING (1938), le rassemblement des oiseaux dans une colonie exercerait une stimulation sociale à la fois chez le mâle (construction des nids et parades de montrance des nids) et chez la femelle (maturation des ovules). Le regroupement faciliterait aussi le choix des partenaires, en même temps que la coopération de tous pourrait aider à la détection et à la prise en chasse des prédateurs.

— Pour LACK (1968), enfin, il existe une relation entre le type de nourriture et l'organisation sociale pour son obtention : les espèces qui se nourrissent en bandes nichent habituellement en colonies. Ordinairement aussi, les oiseaux granivores ou à régime mixte des savanes à *Acacia* sont coloniaux et polygames : le mâle cherche à attirer les femelles vers les nids successifs par une parade spécialisée et leur laisse ensuite le soin de s'occuper de la nichée.

Le tableau 1 résume l'essentiel de nos connaissances sur les colonies de *Passer luteus*, *Quelea quelea* et *Ploceus cucullatus* établies dans la région de Richard-Toll.

Ces trois espèces nichent indépendamment les unes des autres, sans former d'association.

Les colonies de *Quelea quelea* sont habituellement pures ; celles de *Passer luteus* et de *Ploceus cucullatus* souvent mélangées à d'autres espèces de Plocéidés : *Passer luteus* occupe les parties basses d'un arbre, tandis que *Bubalornis albirostris*, sa partie supérieure ; ces deux espèces utilisent le même matériel de construction : le bois mort trouvé à terre. *Ploceus capitalis* niche souvent sur les basses branches des mêmes arbres que *Ploceus cucullatus* (COLLIAS et COLLIAS, *ibid.*).

a) *Quelea quelea*.

Il apparaît immédiatement que le succès de *Quelea* est remarquable, comparé à celui des deux autres espèces. Mais il ressort également que l'organisation spatiale de la colonie de *Quelea* est celle qui répond le mieux à la notion de colonie, telle qu'elle est définie pour les oiseaux de mer. Sur la zone de nidification, la concentration est énorme, due à la fois au nombre de nids sur chaque arbre et à l'occupation de chacun des arbres de la colonie. L'aire de nourrissage ne peut être confondue avec la zone de nidification ; elle s'étend jusqu'à 20 kilomètres. L'organisation *temporelle* est excellente : la vie de la colonie est très brève tant est parfaite la synchronisation des activités.

Les risques de prédation sont de ce fait réduits car les prédateurs n'ont pas le temps de se rassembler sur ces lieux en nombre suffisant pour y causer des dégâts appréciables. Et la cible offerte par les parents est difficile. Ces derniers arrivent en groupe avant de se disperser rapidement dans les arbres épineux de la colonie et repartent de même. En outre, le nombre de leurs visites est limité par suite de l'habitude qu'ils ont de nourrir leurs poussins par régurgitation.

Les dangers auxquels ils sont exposés se placent ailleurs : sur

les aires de gagnage de nourriture et pendant les longs parcours qu'ils effectuent chaque jour : on doit déduire, au nombre restreint d'abandons de nids pendant l'incubation et l'élevage, que ces dangers seraient faibles.

b) *Passer luteus* et *Ploceus cucullatus*.

L'organisation spatiale des colonies de *Passer luteus* et de *Ploceus cucullatus* est beaucoup plus lâche. Les arbres occupés par les nids de *Passer luteus* sont distribués de la même façon que dans le cas du *Quelea quelea* sans que la concentration de nids par arbre soit de loin aussi importante. A l'inverse chez *Ploceus cucullatus*, la concentration des nids par arbre peut atteindre celle de *Quelea quelea*, mais la distribution des arbres est linéaire, les arbres utilisés bordant les mares et les cours d'eau.

L'organisation temporelle pêche également en longueur, soit par la venue progressive des couples chez *Passer luteus* (monogame), soit par la construction échelonnée des nids chez *Ploceus cucullatus* (polygame). Dans ces deux cas, les prédateurs disposent de plus de temps pour s'installer et causent des dégâts relativement plus importants car les parents ont, en outre, une activité intense autour des nids qui les rend aisément vulnérables : ils multiplient leurs allées-et-venues auprès de leurs poussins pour les nourrir d'insectes ramassés à proximité et portés un à un.

Ces colonies se distinguent en effet de celles de *Quelea quelea* par une séparation beaucoup moins nette entre aires de gagnage et de nidification. Cela est possible, car l'ensemble des besoins alimentaires est beaucoup moins élevé par suite de la faible densité de la population, elle-même liée au mode de distribution des nids. Leur nombre réduit par arbre permet à *Passer luteus* de trouver une nourriture suffisante au pied même des arbres où sont installés ces nids. La disposition linéaire des arbres occupés par *Ploceus cucullatus* autorise l'exploitation des environs immédiats de ces arbres : la distance moyenne entre le lieu de collecte de la nourriture et le nid est estimée à 300 mètres (COLLIAS et COLLIAS, 1967). Toutefois, le comportement de ces espèces diffère profondément de celui des espèces solitaires par la mise en commun des ressources alimentaires : c'est au même endroit que plusieurs parents collectent la nourriture de leurs jeunes sans se manifester, semble-t-il, d'agressivité.

Il y a lieu de noter ici qu'au nid habituellement discret des espèces solitaires s'est substituée une construction élaborée, aisément visible de loin et qui exige un gros travail. Le nid de *Quelea*

quelea est le plus simple. Peut-être est-ce dû au fait que les risques de prédation sont beaucoup plus faibles pour cette espèce.

Pour les deux autres, la protection contre les prédateurs n'est pas très satisfaisante malgré d'évidentes adaptations dans ce sens : installation des nids dans des arbres épineux, à l'extrémité des rameaux, au-dessus de l'eau, à proximité des villages (*Ploceus cucullatus*), architecture compliquée avec des couloirs diversement orientés et même structure savante avec tissage de matériaux (*Ploceus*).

Dans ces conditions, le système colonial paraît bien lié à une organisation territoriale particulière, plus ou moins poussée suivant les espèces.

Les avantages seraient essentiellement sociaux : facilitation de la recherche de la nourriture, synchronisation des cycles reproducteurs des adultes d'autant plus importante que les « relais » fournis par le milieu sont peu nombreux, accélération de la construction des nids par excitation mutuelle des mâles, déclenchement de la maturation sexuelle chez les femelles à la vue de cet élan de construction.

Bilan énergétique

Si l'établissement d'un bilan énergétique exact est encore impossible à établir, les données maintenant acquises sont suffisantes pour juger de certaines dépenses (construction des nids et élevage des jeunes) et des résultats obtenus (nombre de jeunes à l'envol).

CONSTRUCTION DU NID

Le poids d'un nid de *Passer luteus* est de 25 fois supérieur à celui de *Quelea quelea*. Le nombre d'éléments entrant dans la construction de ses parois extérieures est seulement double de celui de *Ploceus cucullatus*. Comme ces deux espèces collectent ces matériaux à proximité, le travail fourni par le mâle de *Passer luteus* pour l'extérieur de son nid consiste à faire approximativement deux fois plus de trajets avec chaque fois une charge moyenne vingt fois plus lourde que pour *Quelea*.

ELEVAGE DES JEUNES

Chez *Passer luteus* et *Quelea quelea*, les deux parents nourrissent avec part prépondérante de la femelle.

Pour *Quelea quelea*, la principale dépense est liée aux longs vols nécessaires pour trouver les lieux de gagnage. En les supposant d'une longueur moyenne de 5 km dans un sens à raison de 4,7 voyages pour le mâle et de 6,0 pour la femelle chaque jour, le nombre moyen de kilomètres parcourus journalièrement s'élève à 106, soit pour la période d'élevage au nid (12 jours) : 564 km pour le mâle et 720 pour la femelle, ou un total de 1 284 km. La charge moyenne transportée à chaque voyage se monte à 0,38 g, soit un peu plus de 2 % du poids de l'oiseau.

Dans son étude sur la reproduction du *Quelea quelea* au Nigéria, WARD (1965) s'est livré à quelques calculs pour estimer l'énergie dépensée par les parents à la période de l'élevage des poussins. Cet auteur constate une perte du poids des oiseaux (8,1 % chez le mâle et 10,7 % chez la femelle) et corrélativement une diminution des réserves lipidiques : celles-ci tombent de 10 % à 2 % chez le mâle et de 12 % à 3 % chez la femelle. Les 2 grammes de graisse ainsi brûlés ne couvrent qu'une faible part des seuls besoins des parents pour leur métabolisme basal (estimé à 100 Cal.) pour la durée de l'élevage des poussins. WARD conclut que les parents sont à la limite de leurs possibilités physiologiques et ne pourraient élever de nichées plus nombreuses.

Notre connaissance de la physiologie des oiseaux tropicaux est encore assez maigre et la conclusion de WARD est peut-être prématurée. La fonte des réserves lipidiques est-elle un signe certain, que les oiseaux sont à la limite de leurs possibilités physiologiques (« taxed to the limit ») ? Est-il nécessaire pour un oiseau tropical granivore de faire des réserves lipidiques : a) à une période de l'année où la température nocturne (24° C) est suffisamment élevée pour réduire au minimum la lutte contre le refroidissement ; b) à une saison où la nourriture est redevenue abondante ; c) la constitution de réserves lipidiques n'est pas obligatoirement un avantage et on peut même se demander si un excès de poids n'est pas une gêne pour un oiseau qui se déplace beaucoup.

Pour *Ploceus cucullatus* et *Passer luteus*, nos connaissances n'atteignent pas la précision obtenue chez *Quelea quelea*.

Pour *Ploceus c. cucullatus*, d'après les données de COLLIAS et COLLIAS (1971 a et b), on peut estimer la longueur des vols effectués pendant l'élevage des poussins pour la collecte de leur nourriture à 300 km pour la femelle et 10 pour le mâle. Pour élever une nichée, les adultes parcourent donc 4 fois moins de kilomètres que *Quelea*, mais rendent 8 fois plus de visites au nid.

Le nombre de visites au nid du *Passer luteus* serait encore plus

élevé, mais comme la durée de l'élevage au nid est plus courte, le nombre total de kilomètres parcourus est finalement plus faible : 62 km pour le mâle et 117 km pour la femelle.

Le bilan calculé au niveau de l'individu doit être repris pour l'espèce si l'on veut tenir compte de certaines particularités du comportement et des pertes survenant à l'échelle des colonies.

Chez *Quelea quelea*, du fait même de la dimension des colonies, les pertes peuvent atteindre des proportions considérables.

Au moment de leur installation, des abandons ont été constatés plusieurs fois en Mauritanie. On les attribua aux perturbations causées par la visite de prospecteurs dans les lieux très retirés et très tranquilles où le mange-mil commençait à construire. La perte est imputable au seul mâle qui délaisse son nid tout juste ébauché. Habituellement, à quelques kilomètres de là, une nouvelle colonie s'établit dans les jours qui suivent. Il est alors logique de considérer que le travail du mâle déjà fourni dans la colonie désertée doit s'ajouter à celui qu'il exécute présentement. Pour l'espèce, il est peut-être préjudiciable que l'installation d'une colonie soit reportée de quelques jours tant les conditions du milieu sont précaires, comme l'illustrent les exemples suivants.

Au cours de la nidification proprement dite, on observe également des abandons de colonies (MOREL G., 1968 a). En Mauritanie, en 1953, les parents cessèrent de nourrir leurs jeunes, pourtant proches de l'envol. Cet échec était vraisemblablement dû à l'assèchement de la mare où les oiseaux avaient l'habitude de boire. Les autres mares disponibles étaient situées à une distance qui dépassait les possibilités de vol des parents. Ces abandons en relation, semble-t-il avec des changements du milieu, sont encore mal répertoriés mais pourraient être moins rares qu'on ne le pense.

Les jeunes devenus indépendants demeurent quelque temps encore sur les lieux de leur naissance et se heurtent aux mêmes problèmes que leurs parents. Il arriva en 1960 à Gérard MOREL d'assister à la mort par la soif de plusieurs milliers de ces jeunes.

Dans ces régions semi-arides, le statut des mares est en effet très instable. Leur remplissage est assuré par les pluies, lesquelles tombent irrégulièrement et cessent brusquement. Aucun indice ne permet donc d'en prévoir la durée.

Ces pertes sont très graves pour l'espèce car elles anéantissent d'un coup tout le travail fourni par une colonie et il n'est pas sûr que les parents aient le temps d'élever une nouvelle nichée, vu la date avancée de la saison.

Chez *Ploceus cucullatus*, le problème se pose autrement par suite de la polygamie et de l'habitude qu'ont les mâles de cons-

truire bon nombre de nids dont peu seront acceptés des femelles. COLLIAS et COLLIAS (1967) ont établi le bilan suivant pour *Ploceus cucullatus graueri* au Congo : sur 100 nids construits, 37 sont acceptés par les femelles, 27 réussis à l'éclosion et 14 à l'envol. Le calcul du nombre de kilomètres parcourus montre que 64 pour cent des vols ont été faits par le mâle pour le transport des matériaux à ses nids et que 88 pour cent de ceux effectués par la femelle sont consacrés au nourrissage des jeunes. A Richard-Toll, la part prise par le mâle de *Ploceus c. cucullatus* dans la construction est encore plus importante (COLLIAS et COLLIAS, 1971 a), si bien que les pertes au cours de l'incubation et de l'élevage sont essentiellement à mettre au compte de la femelle dans la sous-espèce ouest-africaine.

Pour *Passer luteus*, on ne sait pas encore s'il faut ajouter aux pertes déjà importantes causées par la prédation celles qui pourraient survenir par abandon de colonies en cours d'installation. Dans le premier cas, elles sont imputables au couple, dans le second au mâle seul.

NOMBRE DE JEUNES A L'ENVOL

Le succès de cet élevage se traduit par un nombre moyen de jeunes à l'envol par nid réussi de 2,2 *Quelea* et 2,3 *Passer*, soit une biomasse approximative de 35 g pour chacune de ces deux espèces. Pour *Ploceus c. cucullatus*, nous estimons le nombre moyen voisin de 1,7 soit une biomasse de 70 g environ, double de la précédente par conséquent.

Pour 100 nids construits dans chaque espèce, la biomasse produite devient : 3,5 kg pour *Quelea quelea* (en supposant la réussite de la totalité des nids d'une colonie (ce qui n'est pas loin de la réalité) ; 2,5 pour *Passer luteus* (après estimation des abandons à 30 pour cent) et 1,0 pour *Ploceus cucullatus* (en se basant sur la réussite de 14 pour cent des nids). L'image obtenue est très différente si on se réfère à 1 hectare de colonie, puisque le nombre de nids de *Passer luteus* pour un hectare est souvent inférieur à celui de *Quelea quelea* ou de *Ploceus cucullatus* sur un ou plusieurs arbres.

En effet, sur cette surface, *Passer luteus* construit une centaine de nids et *Quelea quelea* entre 12.000 et 100.000 nids.

Le poids des matériaux nécessaire à leur édification est respectivement de 39 kg et de 186 à 1.500 kg. Le nombre d'œufs pondus et de jeunes à l'envol est de 320 et 168 pour *Passer luteus*. Pour *Quelea quelea*, entre 35.000 et 280.000 œufs sont pondus et entre 27.000 et 220.000 jeunes quittent ces nids. Les biomasses de jeunes

sont alors de 2,5 kg pour *Passer luteus* et de 450 à 3.500 kg pour *Quelea quelea*.

II — FACTEURS DE DECLENCHEMENT DE LA REPRODUCTION

Passer luteus niche habituellement pendant la saison des pluies et quelquefois en saison sèche ; *Ploceus cucullatus* et *Quelea quelea* uniquement en saison des pluies.

La reproduction est déterminée par un certain nombre de facteurs, les uns internes, les autres externes. Pour ces derniers, on distingue avec BAKER (1938) ceux à action lointaine de ceux à action immédiate.

FACTEURS A ACTION LOINTAINE (« Ultimate factors »)

Sont regroupés sous ce terme les facteurs qui conditionnent le succès de la reproduction et sont sélectionnés par voie évolutive : disponibilité des lieux de nidification et des matériaux de construction, et nourriture.

1°. Lieux de nidification.

Pour ces trois espèces, interviennent à la fois les arbres sur lesquels sont construits les nids et la proximité de l'eau nécessaire à la vie de la colonie.

— *Arbres* : aucune limite ne paraît venir des arbres eux-mêmes sur lesquels sont construits les nids et qui sont disponibles d'un bout à l'autre de l'année.

— *Eau* : elle représente certainement un facteur limitatif car chez *Ploceus c. cucullatus*, la construction au-dessus de l'eau apparaît comme un moyen de se protéger des prédateurs. L'occupation des arbres au bord des mares ne peut donc avoir lieu qu'une fois celles-ci remplies (du moins là où il niche au-dessus de l'eau).

Chez *Quelea quelea*, certains abandons de colonies en pleine activité en Mauritanie, après l'assèchement des mares avoisinantes, laissent penser que des points d'eau sont nécessaires dans un certain rayon de la colonie pour son succès.

Chez *Passer luteus*, le besoin d'eau se traduit par l'installation de colonies en pleine savane, à l'époque des pluies lorsque les mares sont pleines et au bord des cours d'eau en saison sèche.

2°. Matériaux de construction.

Chez *Passer luteus*, aucune limitation ne semble venir des matériaux de construction : il y a toujours à terre du bois mort pour l'extérieur du nid et des plumes de Tourterelles pour son rembourrage. Et la coupe intérieure est tapissée de tiges indifféremment vertes ou sèches.

Chez *Quelea quelea* et *Ploceus cucullatus*, le fait de tisser les contraint à utiliser du matériel souple, et vert par conséquent. C'est pourquoi la construction du nid du *Quelea quelea* coïncide avec la poussée des graminées dont les tiges entrent dans cette construction (MOREL G., 1968 a).

Chez *Ploceus cucullatus*, l'emploi de lambeaux de feuilles dilacérées par l'oiseau même, permet une meilleure extension dans le temps, bien que le choix des espèces végétales intervienne à son tour.

Au Congo et en Afrique de l'Est d'après COLLIAS et COLLIAS (1967), les colonies de *Ploceus c. graueri* sont généralement installées à moins de 50 yards (45 mètres) des touffes de *Pennisetum purpureum* et des Palmiers. La zone de nidification dépend alors étroitement de la répartition géographique de ces espèces.

3°. Nourriture.

Il s'agit à la fois de qualité et de quantité. Pour *Quelea quelea*, par suite des quantités énormes nécessaires au même moment pour l'élevage des poussins, celui-ci doit avoir lieu au moment d'une production importante de graines de graminées et d'insectes comestibles. Pour *Ploceus cucullatus* et *Passer luteus*, les insectes constituent la majeure partie du régime alimentaire des poussins. Mais, pour l'instant, faute d'études assez poussées du régime alimentaire et de la biologie des insectes, il est impossible de discuter plus loin. Une question intrigante est celle du ravitaillement en insectes des colonies de *Passer luteus* de saison sèche.

FACTEURS A ACTION « IMMÉDIATE » (« Proximate factors »)

Jouant le rôle d'informateurs auprès des oiseaux, ils leur permettent de se reproduire au moment opportun.

Chez *Quelea*, on a déjà noté que l'installation d'une colonie coïncide avec un certain aspect de la végétation, en particulier du tapis graminéen, ce qui laisse penser que les changements de paysage causés par la poussée des feuilles vertes des arbres et des plantes herbacées peuvent avoir une action stimulante (MOREL et BOURLIÈRE, 1956 ; DISNEY et MARSHALL, 1956).

Chez *Ploceus cucullatus*, d'après COLLIAS et COLLIAS (1970), les pluies ne joueraient d'aucune façon puisque cette espèce est capable de se reproduire dans des volières installées en plein air à Los Angeles pendant les mois d'été réputés pour leur absence de pluie. Le facteur le plus important agissant sur l'acquisition du plumage nuptial est constitué par l'augmentation de la durée d'éclairement journalier tandis qu'un cycle interne règle le développement des gonades (COLLIAS et COLLIAS, 1970 *b*). Ce schéma est le même que celui déjà mis en évidence chez *Quelea quelea* (MOREL G. et BOURLIÈRE, 1956 ; LOFTS, 1964).

Chez *Passer luteus*, le problème posé par cette espèce est beaucoup plus complexe que celui des espèces précédentes, car elle est connue pour se reproduire dans son aire géographique à n'importe quelle période de l'année : MACKWORTH-PRAED et GRANT (1955) donnent les dates de mai à septembre pour le Soudan et de janvier à mars pour la côte de l'Erythrée ; HEIM DE BALSAC et MAYAUD (1962) citent pour les régions sahariennes une reproduction en mars pour le Tibesti (massif montagneux entre 19 et 22°N) et en avril pour l'Ennedi (massif montagneux au 17° N) et pour les steppes désertiques du Darfour (massif montagneux entre 12 et 15° N) une reproduction d'été et d'automne.

Dans la vallée du Sénégal, cette espèce que nous avons tout d'abord classée parmi les espèces nicheuses uniquement en saison des pluies (MOREL et MOREL, 1962) s'est révélée capable de se reproduire une année pendant toute la saison sèche (MOREL et MOREL, 1973). Ce cas paraît exceptionnel car c'est la première fois qu'il est signalé pour cette région et il ne semble pas s'être représenté depuis. Il mérite quelques commentaires.

Les dates de reproduction déjà citées montrent que cette espèce semble bien insensible aux facteurs astronomiques tels que la longueur du jour, par exemple. C'est d'ailleurs un fait bien connu pour le genre *Passer*. Lors de l'examen des conditions de nidification, nous avons alors souligné qu'aucune contrainte ne pouvait provenir du support sur lequel est construit le nid (l'arbre), ni des matériaux entrant dans sa construction (bois mort, plumes, tiges indifféremment fraîches ou sèches).

Les conditions climatiques très particulières dans lesquelles s'est déroulée la saison des pluies précédant cette reproduction exceptionnelle de saison sèche méritent d'être rappelées ici : cette année-là, les pluies bien réparties s'étaient prolongées en octobre, si bien que la végétation herbacée continuait de pousser et les mares de se remplir.

Par ailleurs, le calendrier des semis de culture de décrue n'avait pas été modifié puisqu'il est établi en fonction de la date du retrait des eaux du Sénégal, laquelle varie peu d'une année à l'autre. Du décalage de ces dates, il est résulté que ces semis de sorgho levèrent au moment où la savane commençait seulement à jaunir alors qu'habituellement elle est déjà jaune depuis plusieurs semaines. De même, les mares des savanes furent facilement prises en relai par toutes les flaques laissées par la décrue du fleuve. En d'autres termes, au tapis vert de la savane se substitua sans aucune transition celui des cultures.

Or, SERVENTY et MARSHALL (1957) pensent que dans les régions arides de l'Australie, le jaunissement de la végétation et la disparition progressive des mares auraient un rôle inhibiteur sur la reproduction et au contraire une action stimulante sur le déclenchement de la mue.

On aurait alors assisté à une véritable expérience naturelle montrant le rôle que joueraient certains éléments du milieu : couleur et aspect général de la végétation, présence de mare, sur les mécanismes de mue et de reproduction de *Passer luteus*. Si cette hypothèse se révélait juste, il faudrait conclure que toute modification importante du milieu dans le sens que nous venons de préciser pourrait provoquer un changement dans les habitudes nidificatrices de certaines espèces ⁽¹⁾ et, dans le cas qui nous intéresse, de *Passer luteus*. Or, dans la vallée du Sénégal, de telles modifications risquent fort de se produire avec le développement des cultures irriguées de saison sèche. En Australie, sous l'influence de pratiques agricoles semblables, on a déjà assisté à de tels changements. Pour circonscrire ces dangers, il faudrait alors recommander l'adoption d'un calendrier de semis qui tienne compte de ces faits. Pour cela, la levée des semis des plantes cultivées devrait avoir lieu plusieurs semaines après le jaunissement de la végétation naturelle. Ainsi, il continuerait de se produire cet arrêt, à première vue si important, du stimulus « verdure » ; l'aspect desséché des plantes de savane induirait comme par le passé l'arrêt de la reproduction et le démarrage de la mue. Une fois cette dernière en cours, l'apparition d'une nouvelle végétation bien verte ne pourrait plus déclencher de reproduction puisque les oiseaux ne seraient plus en état physiologique de répondre à ce stimulus.

(1) On peut noter que *Passer griseus*, pourtant partiellement commensal de l'homme, ne semble pas pouvoir s'adapter et modifier ses dates de reproduction qui demeurent limités d'août à octobre.

TABLEAU 1. — Résumé synoptique des données relatives à la reproduction de
Passer luteus, *Ploceus c. cucullatus* et *Quelea qu. quelea*
(D'après les travaux de COLLIAS et COLLIAS pour *Ploceus cucullatus*
et MOREL G., MOREL M.-Y. et BOURLIÈRE pour les deux autres espèces)

	<i>Passer luteus</i>	<i>Ploceus c. cucullatus</i>	<i>Quelea qu. quelea</i>
Tribu	Passerinae	Ploceinae	Ploceinae
Poids (g)	17	40	17
Statut du couple	Monogame	Polygame	Monogame
Mode de reproduction	Colonial	Colonial	Colonial
Epoque de reproduction	Saison des pluies et éventuellement saison sèche	Saison des pluies	Deuxième partie de la saison des pluies
Biotope de la colonie	Savane arbustive épineuse	Bords des cours d'eau et des mares	Savane arbustive épineuse (parfois sur roseaux)
Points d'eau	A proximité	A proximité	Plus ou moins éloignés (une dizaine de km)
Principales espèces végétales portant les nids	<i>Balanites aegyptiaca</i> et <i>Acacia</i> sp.	<i>Acacia</i> sp. <i>Tamarix</i> sp., Palmiers	<i>Balanites aegyptiaca</i> et <i>Acacia</i> sp.
Dispersion des arbres occupés	La totalité sur la surface de la colonie	Ponctuelle ou en succession linéaire	Comme <i>Passer luteus</i>
Nombre moyen de nids par arbre	Entre 1 et 5	De quelques dizaines à plusieurs centaines	De quelques-uns à plusieurs milliers
Durée de l'occupation des nids	Moins de 2 mois en saison des pluies	3 mois environ	Moins d'un mois
Durée de la construction des nids	10 jours	Quelques jours	Quelques jours
Durée de l'époque de la ponte	Echelonnée sur 4 semaines	Echelonnée	2 ou 3 jours
Durée de l'époque de l'envol	Echelonnée sur 4 semaines	Echelonnée	2 ou 3 jours
Nids			
Forme	Fermée	Fermée	Fermée
Entrée	Apico-latérale	Tournée vers le bas	Apico-latérale
Construction :			
Mode	A partir d'une plateforme	A partir d'un anneau	A partir d'un anneau
— Parois :			
Matériaux	Branchettes de bois mort	Feuilles dilacérées de Palmiers, de <i>Carex</i> sp. et d' <i>Andropogon gayanus</i>	Tiges vertes de Graminées
Mise en place	Entassement	Tissage	Tissage
— Chambre intérieure :	Oui	Oui	Non
Matériaux	Paille, brins d'écorces, plumes	Petits morceaux de feuilles de bam- bous, maïs, <i>Carex</i> et Graminées (par le ♂). Epis de <i>Sporobolus helvolus</i> et <i>Cenchrus</i> sp. (par la ♀).	
Mise en place	Entassement	Entassement	
Poids du nid (g) :	377	Non pesé	15
— Parois	350	Non pesés	—
— Chambre intérieure	27	Non pesée	0
Nombre de matériaux :			
— Parois	831	470 (tissés)	Non comptés
— Chambre intérieure	Non comptés	641 (non tissés)	—
Parents construisant :			
— Partie extérieure	♂	♂	♂
— Chambre intérieure	♂ et ♀	♂ et ♀	—

Reproduction

Formation du couple	Pendant la construction du nid, grâce à la « parade de montrance du nid » ♂ et ♀ 11	Pendant la construction du nid, grâce à la « parade de montrance du nid » ♂ et ♀ 12 - 13 20	Pendant la construction du nid, grâce à la « parade de montrance du nid » ♂ et ♀ 11 - 12 12 6
Incubation (discontinue)			
Elevage			
Durée de l'incubation (jours)	11	12 - 13	11 - 12
Durée de l'élevage au nid (jours)	14	20	12
Durée de l'élevage hors du nid (jours)	—	—	6
Rythme journalier du nourrissage des jeunes	♂ : 44 ; ♀ : 83	♂ : 1,7 ; ♀ : 50,0	♂ : 4,7 ; ♀ : 6,0
Longueur des vols accomplis pour le nourrissage (km) :			
— Pendant 1 jour	♂ : 4,4 ; ♀ : 8,3	♂ : 0,5 ; ♀ : 15	♂ : 47 ; ♀ : 60
— Pendant l'élevage au nid	♂ : 62 ; ♀ : 117	♂ : 10 ; ♀ : 300	♂ : 564 ; ♀ : 720
— Pendant l'élevage hors du nid	—	—	♂ : 282 ; ♀ : 360
Nourrissage des poussins	Réurgitation et directement	Réurgitation et directement	Réurgitation
Qualité de la nourriture	Essentiellement insectes	Essentiellement insectes	Insectes + graines
Lieu de collecte	Dans la colonie même, au pied des arbres	A proximité des arbres (maximum 300 m)	Exceptionnellement jusqu'à 20 km
Systeme social des parents pour collecter cette nourriture	Solitaire	Solitaire	En bandes
Nombre moyen par nid réussi :			
— Œufs pondus	3,2	2 ou 3	2,8
— Œufs éclos	3,0	—	—
— Jeunes à l'envol	2,3	1,7 (avec réserve)	2,2
Abandon de nids entre la ponte et l'envol (%)	30	60 (avec réserve)	Faible
Causes de mortalité :			
— Prédateurs	Nombreux	Nombreux	Peu nombreux
— Abandon des colonies	Peu	Pas (?)	Parfois
Bilan pour 100 nids construits			
Œufs pondus	320	93	280
Œufs éclos	276		
Jeunes à l'envol	168	24	220
Biomasse de ces jeunes (kg)	2,5	1,0	3,5
Bilan pour 1 hectare de colonie			
Nombre de nids construits	103		12.400 - 100.000 (*)
Poids des matériaux entrant dans leur construction (kg)	39		186 - 1.500
Nombre d'œufs pondus	320		34.720 - 280.000
Nombre de jeunes prêts à l'envol	168		27.000 - 220.000
Poids de ces jeunes (kg)	2,5		430 - 3.500
Consommation quotidienne moyenne des poussins :			
— Graines (kg)			38 - 304
— Insectes (kg)			12 - 96

(*) Ces chiffres peuvent être considérés comme des extrêmes.

RESUME

Résumé et comparaison de la reproduction de trois espèces de Plocécidés (*Passer luteus*, *Ploceus cucullatus* et *Quelea quelea*) nichant toutes trois dans la même région géographique : les savanes sahéliennes de l'Ouest-africain (région de Richard-Toll).

Bien que se reproduisant toutes trois en colonies, il existe d'importantes différences dans leur organisation : sociale (monogamie ou polygamie), temporelle (synchronisation ou non des activités), spatiale (distribution des nids dans ces colonies), la construction de leur nid, le rôle de chaque sexe des parents, le mode de nourrissage des poussins et la collecte de la nourriture pour ceux-ci. Rôle de la prédation, Evaluation de la longueur des vols effectués lors de la construction du nid et l'élevage. Calcul des biomasses produites pour un nid réussi, un hectare de colonies, une centaine de nids construits.

Facteurs de déclenchement de la reproduction.

Ploceus cucullatus et *Quelea quelea* nichent uniquement en saison des pluies tandis que *Passer luteus* peut se reproduire aussi bien en saison des pluies qu'en saison sèche : la reproduction pendant toute une année, observée exceptionnellement en 1969/70, serait vraisemblablement liée au prolongement de la saison des pluies en octobre si bien que les cultures de dégru levèrent au moment où la savane commençait seulement à jaunir ; le déclencheur de la mue lié sans doute à une modification du paysage et plus spécialement au jaunissement de la végétation n'ayant pu jouer à temps, les oiseaux continuèrent de se reproduire, stimulés par la vue d'une végétation encore verte.

A la différence des deux autres espèces, *Passer luteus* n'est pas limité par les matériaux de construction et sa dépendance vis-à-vis de la nourriture paraît moins stricte. Si notre hypothèse se révèle juste, les cultures irriguées pourraient la prendre en considération.

SUMMARY

The reproductive patterns of three species of Ploceines (*Passer luteus*, *Ploceus cucullatus* and *Quelea quelea*) are summarized and compared : these birds inhabit the same region, sahelian savannas of Western Africa, near Richard-Toll, Senegal.

Though each of them breeds in colonies, they exhibit important differences. Social organization : mono — or polygamy ; temporal structure : activities synchronized or otherwise ; spatial structure : distribution of nests over the colonies ; nest-building : the role of each sex, the way the young are fed and the behaviour of adults collecting food. The role of predation. An assessment of the distance flown for nest-building and feeding activities. Also biomass figures are given for a successful nest, a colony of one hectare, one hundred nests built.

The releasing factors of reproduction.

Unlike *Ploceus cucullatus* and *Quelea quelea* which breed in the rainy season, *Passer luteus* may breed in the rainy season as well as in the dry season. An exceptional recording of the reproduction was made for the whole of 1969-1970 and was supposedly connected with an extension of rains as late as October ; so that sorghum cultures germinated exactly when the grass was about to turn yellow. The moult releaser which is probably linked with the environmental changes, and especially vegetation colour, could not operate as usual and the sparrows continued to breed, stimulated by the new green fields.

Unlike the two other species, *Passer luteus* is not limited by building materials and is far less dependant upon the food it gives its young.

If further evidence supports our hypothesis, the irrigated crop schemes should make allowance for it.

BIBLIOGRAPHIE

- COLLIAS, N. E., and E. COLLIAS, 1964. — Evolution of nest-building in the Weaverbirds (Ploceidae). *Univers. California Publications in Zoology*, 73, 1-239.
- 1967. — A quantitative analyses of breeding behaviour in the African Village Weaverbird. *Auk*, 84, 396-411.
- 1970. — The behaviour of the West African Village Weaverbird. *Ibis*, 112, 457-480.
- 1971 a. — Comparative behaviour of West African and South-african subspecies of *Ploceus cucullatus*. *Ostrich*, suppl 9, 41-52.
- 1971 b. — Ecology and behaviour of the Spotted-backed Weaverbird in the Kruger National Park. *Koedoe*, 14, 1-27.
- COLLIAS, N. E., et al., 1971. — Social facilitation in Weaverbirds : importance of colony size. *Ecology*, 52, 823-828.
- DISNEY, H. J. de S., and A. J. MARSHALL, 1956. — Photostimulation of an equatorial bird (*Quelea quelea*). *Nature*, 177, 143-144.
- HEIM DE BALSAC, H., et N. MAYAUD, 1962. — *Les oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique*. Paris.
- LACK, D., 1968. — *Ecological adaptations for breeding in birds*. London.
- LOFTS, B., 1964. — Evidence of an autonomous reproductive rhythm in an equatorial bird. *Nature* (Lond.), 201, 524-532.
- MACKWORTH-PRAED, C. W., and C. H. B. GRANT, 1955. — *Birds of Eastern and North-Eastern Africa*. London.
- MOREL, G., 1968 a. — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mémoires ORSTOM*, 29, 1-179.
- 1968 b. — L'impact écologique de *Quelea quelea* (L.) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce Plocéidé. *Terre et Vie*, 22, 69-98.
- MOREL, G., et F. BOURLIÈRE, 1955. — Recherches écologiques sur *Quelea qu. quelea* (L.) de la basse vallée du Sénégal. I : Données quantitatives sur le cycle annuel. *Bull. I.F.A.N.*, 17, A, 617-663.
- 1956. — *Id.* II : La reproduction. *Alauda*, 24, 97-122.
- MOREL, G., et M.-Y. MOREL, 1962. — La reproduction des oiseaux dans une région semi-aride : la vallée du Sénégal. *Alauda*, 30, 161-203 et 241-269.
- MOREL, G., M.-Y. MOREL et F. BOURLIÈRE, 1957. — The Blackfaced Weaverbird or Dioch in West Africa : an ecological study. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 54, 811-825.
- MOREL, M.-Y., et G. MOREL, 1973. — Premières observations sur la reproduction du Moineau doré, *Passer luteus* (Licht.) en zone semi-aride de l'Ouest-africains. *L'Oiseau et R.F.O.*, 43, 97-118.
- SERVENTY, D. L., et A. J. MARSHALL, 1957. — Breeding periodicity in Western Australian birds : with an account of unseasonal nestings in 1953 and 1955. *Emu*, 57, 99-126.
- WARD, P., 1965. — The breeding biology of the Black-faced Dioch in Nigeria. *Ibis*, 107, 173-214.
- WYNNE-EDWARDS, V. C., 1962. — *Animal dispersion in relation to social behaviour*. London.