

BIBLIOGRAPHIE

ANALYSES ET RÉSUMÉS DE THÈSES

DRENT, Pieter J.

THE FUNCTIONAL ETHOLOGY OF TERRITORIALITY IN THE GREAT TIT (*Parus major* L.). Dissertation doctorale, laboratoire de Zoologie de l'Université de Groningen et Institut pour la Recherche écologique, Heteren, Pays-Bas, 15.07.1983, 224 p.

Nombre d'études sur l'écologie des populations d'oiseaux ont tourné autour des relations existant entre des facteurs clés de la dynamique des populations tels que survie, dispersion, reproduction, et la densité. Le comportement agonistique, exprimé dans la hiérarchie de rang ou l'occupation d'un territoire, s'est souvent vu attribuer un rôle d'intermédiaire pour mettre en jeu des effets de la densité. Certains l'ont considéré comme responsable de la densité de reproduction et même de la taille des populations, spécialement chez les espèces où la totalité de l'habitat est partagé entre les nicheurs, chaque couple exerçant la totalité de ses activités, y compris la recherche de nourriture, dans les limites de ses frontières. Depuis près de trente ans, la mésange charbonnière *Parus major* a fait l'objet de nombreuses études de longue durée pour découvrir la nature des mécanismes assurant la régulation des populations nicheuses, sans toutefois qu'un consensus soit trouvé entre les avis divergents. Ainsi, pour KLUIJVER (de 1951 à 1971), le nombre de jeunes candidats à l'établissement d'un territoire au sein d'une population nicheuse serait déterminé fondamentalement par la densité de population au cours de l'automne précédent; le nombre d'adultes et de jeunes en été déterminerait un nombre variable de jeunes à émigrer en septembre, au travers de la compétition intraspécifique exprimée dans l'occupation et la défense des territoires. Pour LACK (1954 à 1966) au contraire, la densité de couples nicheurs une année donnée serait déterminé encore plus précocement l'année précédente par la mortalité survenant, du fait de la diminution des ressources alimentaires, durant le mois qui suit l'envol des jeunes. Selon cette conception, la territorialité ne servirait qu'à espacer les couples et candidats survivants après que la mortalité dépendant de la densité estivale ait déjà joué. Le désaccord est donc profond sur l'importance à accorder à la territorialité comme facteur de limitation de la population. Le problème central revient donc à déterminer comment le comportement territorial peut intervenir car, si les problèmes de densité de population et le recrutement des charbonnières avaient été bien étudiés, le comportement territorial en lui-même demeurerait fort méconnu, comme l'avait souligné CHITTY dès 1967.

Les travaux de HUBLE, DHONT et KREBS avaient déjà fait apparaître que la localisation ou la grandeur des territoires peut considérablement varier selon les individus, le lieu, le moment, les années, et que ces différences, corrélées à des différences de survie, dispersion, reproduction, suggèrent des relations de causalité à vérifier sur le terrain et à tester expérimentalement.

L'originalité du travail de DRENT tient à ce qu'il ne s'est pas contenté de considérer ses oiseaux comme une somme de reproducteurs

ou de compétiteurs, mais comme des individus possédant une histoire personnelle qu'il convient d'analyser pour comprendre le lien entre comportement et densité. En effet, comprendre quels mâles particuliers arrivent à délimiter un territoire, combien y parviennent, et comment les propriétaires réussissent à s'y maintenir suppose qu'on connaisse l'ontogénèse du comportement agonistique au niveau individuel, puisque c'est par ce comportement que l'individu parvient à s'approprier des objets ou des sites qui ont pour sa survie ou sa reproduction une valeur potentielle. Celle-ci n'est certes pas négligée dans la littérature, mais est considérée seulement sous l'angle des avantages ultimes; or, pour un oiseau qui se bat ou parade pour établir un territoire, ce qui compte, c'est l'avantage immédiat. On peut supposer que les avantages immédiatement acquis sont susceptibles de rétroagir sur les comportements. Etablir cette interaction suppose une analyse appropriée du développement du comportement agonistique individuel. DRENT a donc suivi pendant plusieurs années le sort d'oiseaux marqués individuellement, se concentrant sur le comportement de rivalité (confrontations directes et rôle du chant) et ses effets sur le statut social (dominance et territorialité). Le processus d'installation du territoire a été suivi de façon à découvrir le facteur déterminant finalement les densités de la population nicheuse. Les résultats peuvent être résumés comme suit :

Quand elles ont acquis leur indépendance, les jeunes charbonnières s'assemblent en troupes qui errent dans le domaine vital, et auxquelles se joignent de temps en temps des adultes. Des accrochages se produisent fréquemment au sein de ces groupes, entre sexes et oiseaux de tous âges; ils sont importants quant à l'évolution du comportement agonistique et des statuts sociaux. Les vainqueurs cherchent à susciter de nombreux accrochages dans le voisinage immédiat du lieu de leur victoire, tandis que les vaincus compensent en s'engageant dans des contestations à l'écart du lieu de leur rencontre malheureuse, et de préférence vis-à-vis d'oiseaux à leur portée, par exemple des femelles juvéniles. Des tests expérimentaux en volière ont montré qu'une série de succès (ou de défaites) a un effet certain sur les comportements à venir, de telle sorte qu'un vainqueur tend à devenir un gagnant, tandis qu'un vaincu devient un perdant; ce cercle vicieux ne peut souvent être rompu que par l'émigration. Mâles et femelles participent à ces accrochages. Dès qu'un mâle a revêtu son plumage adulte, il peut défier n'importe quelle femelle; seuls les mâles établissent des territoires; l'ordre hiérarchique des femelles détermine leurs chances d'obtenir un compagnon.

Pendant cette période d'accrochages, le mâle chante, comme un moyen de susciter la bagarre. Après une victoire, le vainqueur chante plus que le perdant, mais celui-ci chante plus que les non interventionnistes. Les oiseaux qui ont remporté plusieurs affrontements et qui deviennent territoriaux chantent plus que les non territoriaux, ceux qui ont perdu souvent. Quand un oiseau a souvent été battu dans ses affrontements avec un opposant, il cesse de répondre à l'émission du chant de celui-ci. Les mésanges peuvent se reconnaître à leur chant et, par conséquent, entre oiseaux qui se connaissent, les duels vocaux peuvent remplacer les combats. Le chant d'un propriétaire avertit donc les rivaux de sa présence, mais il attire aussi les femelles, vis-à-vis de qui il peut restaurer le contact initialement rompu lors des premiers affrontements dans le groupe.

Les confrontations répétées dans un groupe en mouvement conduisent à des relations de dominance-subordination et à l'établissement d'une hiérarchie. L'ordre est linéaire au sommet, mais il peut varier

entre sujets selon le lieu, en fonction des expériences vécues par chacun en ces lieux. A chaque endroit, le propriétaire du territoire est le dominant, suivi de ses voisins, et la position sociale de chacun dépend de la distance le séparant de son territoire. Au début de l'hiver, les mâles adultes occupent une position supérieure à celle que prédit la distance par rapport à leur territoire, car ils tendent à dominer les jeunes mâles nouveaux venus, mais cette primauté due à l'ancienneté s'estompe au cours de l'hiver. Les mâles territoriaux dominent toujours les non territoriaux, mais certains de ceux-ci défendent un site dortoir; ils y bénéficient d'un rang supérieur à ceux qui ne l'ont pas fait, et leur statut dans le groupe dépend de la distance séparant celui-ci du dortoir. Les mâles dominent toujours les femelles, et le rang des femelles entre elles dépend du statut de leur compagnon car la présence de celui-ci influence le résultat des affrontements entre femelles. Les hiérarchies sont stables sauf si le statut des membres se modifie (acquisition d'un territoire ou d'un dortoir pour les mâles, d'un compagnon pour les femelles) ou quand la localisation des territoires ou dortoirs change.

Une fois qu'un territoire est établi, il est défendu pour la vie, et le propriétaire y demeure le plus souvent possible. La présence des groupes y est tolérée, mais en cas de disette, le propriétaire accompagne et suit le groupe, cherchant d'ailleurs à étendre son domaine dans la direction des sites plus favorables du point de vue nourriture ou dortoir. Tout déplacement des territoires vers le site de nourrissage préféré est en soi avantageux. Le territoire n'est abandonné qu'en cas de disette absolue.

Chaque juvénile s'efforce d'établir un territoire dès son premier automne, mais n'y réussit que dans des zones marginales ou vacantes. L'acquisition d'un territoire se fait progressivement, au travers des accrochages successifs. En automne, les oiseaux qui occupent le rang le plus élevé et arrivent à acquérir un territoire sont les mâles qui se sont envolés le plus tôt dans la saison. Si l'âge et l'ancienneté de résidence sont identiques, la taille est le facteur de succès. Le nombre de jeunes qui arrivent à établir un territoire est déterminé par le degré d'occupation du site par les adultes et le nombre de candidats; il est maximal si la vacuité est importante, le nombre de voisins peu nombreux, le nombre de candidats élevé. L'élimination d'un nombre donné de voisins provoque davantage d'installations que l'élimination du même nombre de propriétaires espacés. Il y a plus d'installations aussi si les candidats se présentent simultanément. La taille des nouveaux territoires et leur nombre sont ainsi déterminés par le coût de l'installation. Le bénéfice de la territorialité ne se limite pas à ses frontières, mais détermine le rang hiérarchique selon un gradient partant du territoire, et donc le succès prévisible dans les environs. La majorité des jeunes qui ne peuvent établir un territoire en automne sont contraints d'émigrer.

Les différences annuelles dans les densités des territoires automnaux dépendent du nombre d'adultes et de candidats interagissant à ce moment. Les habitats riches en nourriture au cours de l'hiver précédent (bois de chênes) contiennent toujours plus d'oiseaux que les habitats plus pauvres (bois de pins). Quand les conditions hivernales permettent une résidence continue et un bon taux de survie, la densité automnale est maintenue au printemps. Si les conditions hivernales sont dures, la densité automnale diminue d'autant, et les pertes hivernales ne sont que partiellement compensées par l'immigration au printemps.

Le taux de remplacement dépend de la richesse de base de l'habitat; les pertes sont plus facilement compensées dans les bois de chênes.

En conclusion, l'opinion de LACK pour qui la mortalité des juvéniles en été est le facteur décisant des densités ultérieures est correcte dans la mesure où le nombre des candidats survivants en automne est un des facteurs déterminant le nombre de sujets parvenant à établir un territoire à ce moment et qui dès lors, pour la plupart, survivront pour se reproduire au printemps suivant, de telle façon que les densités printanières reflètent les densités automnales. Par contre, la dispersion post-juvénile des jeunes a été négligée par LACK en tant que facteur influençant la densité locale. Le fait que nombre de ces jeunes présents en automne n'arrivent pas à s'installer et doivent émigrer confirme l'hypothèse de KLUIJVER pour qui le comportement territorial est l'expression d'un processus de limitation de la densité. L'interaction entre le nombre d'adultes territoriaux et le nombre de jeunes candidats se traduit par des différences de densité dans les différents habitats. Les points critiques influençant les densités ultérieures sont donc d'une part le processus de fixation des nombres de candidats au début de l'automne et d'autre part le processus de compétition qui prend place dès ce moment.

J.C1. RUWET

LIBERG, Olof
PREDATION AND SOCIAL BEHAVIOUR IN A POPULATION OF DOMESTIC CAT. AN EVOLUTIONARY PERSPECTIVE. Dissertation doctorale de l'Université de Lund, 11.12.1981. Adresse : Department of Animal Ecology, Ecology building, Halgonavägen, 5, S-223, 62 Lund, Suède.
Référence : LUNBDS/(NBZE-1012)/1-135/(1981).
U.D. Zoologie Liège n° 5868

Parce qu'il avait toujours été intéressé par l'écologie des Vertébrés, LIBERG, vétérinaire de formation et de profession, ne fut pas spécialement heureux lorsque son promoteur de doctorat lui suggéra une recherche sur les chats domestiques; il le ressentit d'abord comme un "retour en arrière dans la sphère des animaux domestiques". Mais il réalisa rapidement qu'une population de chats domestiques circulant librement en milieu rural peut nous apprendre beaucoup sur le comportement des carnivores en général, leur organisation sociale, la dynamique de leurs populations, en même temps que sur les pressions sélectives et les adaptations qui caractérisent l'évolution du chat domestique lui-même. Il s'est donc attaché à étudier une population de chats domestiques et de chats harets dans une zone rurale de la Suède méridionale, des points de vue des patrons de dispersion (par observation, capture et radio-repérage), des habitudes alimentaires et de la pression de prédation, du comportement de cour et de la sélection sexuelle, du succès reproducteur des mâles compétiteurs.

Les principaux résultats peuvent être résumés comme suit :

- Les chats vivent seuls ou en groupes parentaux attachés à des familles humaines. Beaucoup de femelles restent toute leur vie dans le même groupe maternel, tandis que d'autres (moins de 15 %) se dispersent et rejoignent un autre groupe où il n'y a aucune femelle adulte. Les femelles partagent un domaine vital commun au groupe, sans empiéter sur les domaines d'autres femelles. La plupart des chats mâles se dispersent avant l'âge de quatre mois, en réponse à l'agressivité des mâles dominants. Les mâles émigrants s'établissent d'habitude comme chats harets, se nourrissant de proies naturelles.

- Les proies naturelles représentent 40 à 50 % en été et 10 à 20 % en hiver du total consommé par les chats domestiques. Les lapins sauvages sont les proies principales en été; les lapins et les petits rongeurs sont prélevés à parts égales en hiver. La prédation annuelle totale sur le campagnol agreste représente 21 % de la production annuelle, tandis que pour le lapin, elle n'est que de 3 %. L'impact sur le "petit gibier", lièvre et faisan, est respectivement de 13 % et de 7 % de la production annuelle. Les chats harets représentent environ 15 % de la population totale des chats, mais leur consommation totale de proies parvient à égaler celle des chats domestiques.
- Les chats mâles entrent en compétition pour la reproduction : une femelle en oestrus est généralement courtisée par plusieurs mâles simultanément. Le mâle central (CM) réalise toutes les copulations; les autres mâles sont les mâles périphériques (PMS). En général, le même mâle détient la position CM à tous les oestrus d'un même groupe de femelles pour au moins une année entière. Un tel mâle est le géniteur ("breeder") de ce groupe. Le chat mâle passe par toute une série de statuts au cours de sa vie. Agé d'environ un an, il est attaqué par les autres mâles : il est alors "novice". Il se reproduit irrégulièrement avec les femelles, quand il n'y a pas d'autres mâles présents. Les novices qui émigrent et s'installent comme chats féraux, loin des femelles, sont appelés "proscrits" ("outcats"). Les proscrits et les novices évitent les mâles dominants, mais progressivement ils changent de comportement et deviennent des "challengers". Les challengers participent régulièrement à la cour des femelles, en tant que mâles périphériques (PMS). L'un d'entre eux assure le rôle de géniteur quand celui-ci disparaît. L'âge et le poids du corps sont des facteurs importants dans le statut social. Un géniteur a des priorités sur un certain nombre de groupes de femelles, l'ensemble étant son "domainion", mais il visite aussi d'autres groupes. Les géniteurs ont un rendement reproducteur deux fois plus élevé que celui des challengers et quatre fois plus élevé que celui des novices et des proscrits.

Tous ces acquis sont examinés en regard des théories sur l'évolution des structures et statuts sociaux en fonction des facteurs de l'environnement tels que la dispersion, l'abondance et la prévisibilité de la nourriture, la compétition.

J. KALPERS et J.CI. RUWET

MALQUIST, Björn
 THE FEEDING, BREEDING AND POPULATION ECOLOGY OF THE BROOK LAMPREY
 (*Lampetra planeri*). Dissertation doctorale de l'Université de Lund,
 03.12.1982. Adresse : Department of Animal Ecology, Ecology building,
 Halgonavägen 5, S-223, 62 Lund, Suède.
 Référence : LUNBDS/(NBZE-A013)/1-88 (1982)
 U.D. Zoologie Liège n° 5864.

Cette thèse, vouée à l'éco-éthologie de la lamproie de Planer, est basée sur quatre articles déjà publiés (*Arch. Hydrob.*, 84 : 65-86, 1978; *Oecologia*, 45 : 35-38, 1980; *J. Fish Biol.*, 16 : 105-114, 1980 et *Oikos*, 38 : 40-46, 1982) et deux en voie de publication au moment de la soutenance (*Holarct. Ecol. et Oikos*). Cinq d'entre eux concernent des travaux *in situ* ou au laboratoire de lamproies de la petite rivière Stampen; le sixième concerne la migration de ponte dans un ruisseau tributaire d'un lac.

Le flux d'énergie dans la rivière Stampen est alimenté par les feuilles mortes réduites par abrasion et par les microorganismes en fines particules organiques constituant la nourriture des larves de lamproies. Les patrons temporaux et spatiaux de la distribution et du transport de ces particules a d'abord été établi. La distribution des larves de lamproies est indépendante de la position des habitats dans le profil en long de la rivière; les habitats sélectionnés sont caractérisés par un courant, une profondeur, une proportion de particules de fond de 0,5 à 1 mm de diamètre, un niveau de chlorophylle-a faibles. L'eau est filtrée dans la corbeille branchiale; les fines particules alimentaires et les micro-organismes associés sont englués et piégés dans un réseau de mucus, puis sont dirigés vers l'oesophage. La vitesse de nourrissage est relativement lente, et est influencée par la température de l'eau et la taille de la larve; le taux de nourrissage des plus petites larves est considérablement augmenté aux températures entre 15 et 20°C, tandis que les plus grandes larves en sont plus indépendantes; toutefois, les taux optimum se situent aux températures inférieures à 10°C qui correspondent au maximum de transport des particules.

La croissance est lente. Les taux les plus élevés coïncident avec les explosions d'algues en mai et la chute des feuilles en automne. En aquarium, la densité influence négativement le taux de croissance. De même, les changements de population sont rapides aux fortes densités. Comme les larves sont piètres nageuses, la population se déplace lentement vers l'aval. Il en résulte que la distribution longitudinale est déterminée par trois facteurs : la localisation des sites de fraie, le succès de la reproduction au cours des années successives, le rythme de la dérive vers l'aval.

La métamorphose prend place après plusieurs années, mais à des moments variables selon les individus et les populations; en général, le mâle l'entreprend plus jeune et à une taille moyenne inférieure. Elle prend vraisemblablement place plus tôt dans les populations où le niveau de stress est plus élevé, du fait de la compétition, de la prédation, de la pression du parasitisme. Le nombre de myomères, la "dentition" et la fécondité varient également selon les populations. L'auteur suggère que ces différences sont adaptatives et reflètent l'isolement génétique de la plupart des populations. Le degré de variation est beaucoup moins important chez la lamproie fluviatile migratrice, où le mixage de populations est possible.

La métamorphose prend place à la fin de l'été, et la reproduction, précédée d'une migration vers l'amont, n'a pas lieu avant le printemps suivant. L'intensité de la migration est corrélée au niveau des eaux, aux vents sur le rivage et à la température; elle est déclenchée par la température critique de 7.5°C.

La fécondité est liée à la taille; une vie larvaire prolongée permet à la femelle adulte de produire et porter un nombre d'oeufs plus considérable; une vie larvaire courte permet au plus petit mâle de commencer tôt sa carrière de fécondeur. Toutefois, dans la mesure où, lors de la fraie, le mâle est fixé à la tête de la femelle et enlace son tronc de sa queue, il serait désavantageux que leur taille s'écarte trop l'une de l'autre. Dans différentes combinaisons de taille, les meilleurs taux de fertilisation ont été observés quand le rapport de taille femelle-mâle se situait dans la gamme 1.05 à 1.14. Sur 600 enlacements observés, on a trouvé une corrélation positive dans la taille corporelle des partenaires d'une population de toutes tailles; il y a ainsi une tendance marquée des mâles à s'associer avec les femelles plus

grandes. Une stratégie des femelles pour trouver des mâles adéquats est de porter leur choix vers des groupes de mâles compétiteurs rivalisant dans la construction des nids. L'accouplement dans la nature se fait dans une relative promiscuité : nombreuses interactions agressives, accouplements prolongés de femelles "vidées", fertilisation possible par des mâles satellites non accouplés, etc. Cette promiscuité peut avoir une composante adaptative, en entretenant une certaine diversité génétique de la progéniture.

Les oeufs éclosent après 22-31 jours à 10°C; les embryons atteignent le stade larvaire après 3 semaines et commencent leur dérive vers des habitats convenables. Les premiers stades larvaires sont vulnérables, de sorte que la dérive se fait en concentration et de nuit. La croissance initiale rapide réduit les risques de mortalité; les larves atteignent 30 mm dans leur première année.

La compétition interspécifique est faible, car le milieu instable qu'est la rivière à planer abrite peu d'autres animaux. Par contre, la compétition intraspécifique est élevée, ce qui ralentit la croissance ou suscite l'émigration. Les larves toutefois sont casanières, ce qui réduit les risques. La mortalité est élevée surtout aux stades initiaux - oeufs et embryons - et pendant la migration anadrome et la fraie.

On nous permettra de rappeler ici les travaux pionniers de H. DAMAS sur la reproduction en aquarium de la lamproie de Planer (Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1950, 81 : 151-162).

J.CI. RUWET

NILSSON, Ingvar, N.
ECOLOGICAL ASPECTS ON BIRDS OF PREY, ESPECIALLY LONG-EARED OWL AND TAWNY OWL. Dissertation doctorale de l'Université de Lund, 10.09.1981.
Adresse : Department of Animal Ecology, Ecology building, Helgonavägen, 5, S-223 62 LUND, Suède.
Références : LUNBDS/(NBZE-1010)/1-106/(1981)
U.D. Zoologie Liège n° 5865.

Comme les autres travaux de terrain du département d'Ecologie animale de l'Université de Lund, cette thèse montre qu'étudier l'écologie des animaux sauvages requiert non seulement des qualités naturalistes, une collecte systématique et un traitement rigoureux des données, mais aussi l'implication du chercheur dans des considérations d'ordre théorique. Fréquenter une bibliothèque, méditer sur les ouvrages généraux et théoriques, formuler des hypothèses de travail à tester sur le terrain sont aussi importants qu'une parfaite connaissance de la biologie de l'animal choisi. Comme les autres, cette thèse montre aussi qu'il n'est pas concevable de comprendre l'écologie d'un animal sans tenir compte de la composante comportementale. Les rapaces sont à tous ces égards un matériel passionnant par les nombreux problèmes d'interactions qu'ils illustrent : relations proies-prédateurs, compétitions intra- et interspécifiques, dimorphisme sexuel inversé quant à la taille.

La question centrale est donc de comprendre comment la stratégie de vie d'un rapace est influencée par la disponibilité de ses proies et ressources. A tout instant, l'animal doit prendre des décisions, ou tout au moins faire des choix sur les stratégies les plus efficaces, selon

les circonstances, le lieu, le moment, pour atteindre les meilleurs rapports coût/résultats. L'analyse de l'auteur se fonde ici essentiellement sur une étude de la dynamique des populations, de la biologie de reproduction et sur l'évolution saisonnière du régime alimentaire du hibou moyen-duc en Suède méridionale. La niche alimentaire et le succès reproductif du moyen duc sont comparés ensuite à ceux de la chouette hulotte dans des zones où le domaine de chasse des deux espèces se chevauche et où ils sont susceptibles de se concurrencer. Des hypothèses nouvelles sont alors formulées sur la signification du dimorphisme sexuel inversé quant à la taille chez les rapaces, et sur le rôle de la dépression des ressources du fait de la fuite des proies, sur le patron régulier d'espacement des nids et donc sur l'évolution de la territorialité chez les rapaces.

Un échantillon de 7.800 proies étalé sur trois années a permis d'établir l'évolution du régime alimentaire du moyen-duc. Le campagnol agreste représente 80 à 90 % de la biomasse ingérée en hiver; il est la proie principale d'août à avril. Le reste de l'année, pendant la saison de reproduction, le hibou consomme aussi des campagnols terrestres (15 à 65 %) et des oiseaux (10 à 60 %); quelques mulots sont consommés toute l'année (5 à 25 %). Ces changements, notamment la diminution de l'importance des campagnols agrestes au printemps, coïncident avec des variations saisonnières de l'abondance et de la disponibilité des populations de proies. Les changements rapides de la composition du régime indiquent une aptitude à changer de catégorie de proie, en accord avec la théorie de la recherche optimale ("optimal foraging theory").

Le patron de variation des populations locales de hiboux ne peut s'expliquer par le recrutement local seul, c'est-à-dire par le succès de la reproduction sur place; il implique une forme d'immigration et un mode de vie nomade et erratique, d'autant plus que les variations cycliques des populations de rongeurs sont asynchrones dans l'aire de distribution européenne du moyen-duc, un phénomène qui doit avoir favorisé le nomadisme.

En toute saison, le moyen-duc exploite plusieurs catégories de proies, même quand il se spécialise. Or, il n'est pas le seul prédateur du lieu, et ses populations de proies sont également exploitées par d'autres. Chaque prédateur est donc susceptible de subir une compétition, les spécialistes davantage que les généralistes. Le chevauchement des niches alimentaires peut être une mesure du degré de compétition. Le moyen-duc plus ou moins nomade et la chouette hulotte sédentaire se rencontrent l'un et l'autre dans la région de Revinge, et la radiotélémetrie a montré que la seconde ne limite pas son territoire de chasse aux zones boisées, mais peut chasser au vol sur les zones dégagées, ce qui rapproche son mode d'utilisation de l'habitat et des proies de celui du moyen-duc. En général, la niche alimentaire de la hulotte est trois fois plus large que celle du moyen-duc; quand ils coexistent, la hulotte capture plus de camp. terrestres, d'oiseaux et d'amphibiens, et moins de campagnols agrestes; pour chaque catégorie de proies, les captures de la hulotte ont une taille égale ou supérieure à celle du moyen-duc. De plus, le chevauchement des proies est moindre si on compare des hulottes et hiboux voisins, que si on compare des non voisins. Il y a donc compétition et celle-ci est amoindrie par une spécialisation de niche. Mais celle-ci peut affecter l'ajustement au milieu, dont le succès reproducteur est une mesure. Or, le succès reproducteur du moyen-duc augmente avec la distance qui le sépare des hulottes voisines. C'est le contraire pour la hulotte. C'est sans doute parce que la hulotte ne s'installe dans l'habitat du moyen-duc que quand la nourriture y est très abondante. L'effet de la compétition sur la hulotte est donc difficile à estimer, mais il semble clair que cette compétition entre les deux espèces est asymétrique.

Si la compétition subie par le moyen-duc du fait de la hulotte n'est pas négligeable, et s'il a intérêt à ce que leurs nids respectifs soient suffisamment espacés, la compétition est encore plus vive évidemment avec ses propres congénères. L'espacement de leurs nids est donc un impératif plus grand encore. La concurrence entre couples voisins dont une partie des territoires de chasse se chevauchent se conçoit généralement sous l'angle d'une diminution des proies accessibles, du fait de l'exploitation exercée par les compétiteurs. Or, par sa seule présence, à l'occasion d'un seul passage, un rapace en chasse peut provoquer la dissimulation ou la fuite, et donc la disparition temporaire ("evasive behaviour") des proies, de telle sorte que le rapace visitant les lieux en second y rencontre moins de proies; il y connaît une situation de moindre densité temporaire de la population-proie (ou "ressource de pression"). Comme les oiseaux et les mammifères sont, parmi les proies potentielles, celles qui sont les plus susceptibles d'un comportement d'évasion, on peut spéculer que les rapaces dont le spectre alimentaire contient le plus d'oiseaux et mammifères sont le plus susceptibles de réduire ce genre de compétition par un espacement régulier de leurs nids. L'hypothèse est testée, et confirmée, en comparant 24 populations de rapaces de 19 espèces différentes. Il n'est bien sûr pas possible de séparer complètement le degré d'espacement dû respectivement à l'exploitation concurrente et au phénomène de dépression des ressources, mais le premier ne peut, seul, expliquer les différents degrés observés dans la régularité d'espacement des voisins.

La nature de la relation entre les partenaires d'un même couple est aussi remarquable. Habituellement, le mâle couvre les besoins alimentaires de la famille pendant l'incubation et le début de l'élevage des jeunes; il récolte un grand nombre de proies variées de petite taille. Par la suite, la femelle participe au ravitaillement. Selon les espèces, on note un dimorphisme sexuel quant à la taille, allant de l'égalité de poids aux cas où la femelle pèse deux fois plus lourd que le mâle. En comparant ces différents cas, on constate que l'augmentation de la taille des oeufs n'est pas proportionnelle à celle des femelles; avoir une grande taille est donc pour la femelle un moyen de réduire le coût relatif de la production des oeufs. De plus lorsque, les jeunes se développant, leurs besoins alimentaires augmentent, une femelle de grande taille peut contribuer à leur alimentation d'une manière complémentaire à celle du mâle, en exploitant un spectre de proies différent elle peut en effet capturer et transporter - et a avantage à le faire, car cela réduit le nombre de ses voyages - des proies de plus grande taille, d'ailleurs plus importantes à ce stade du développement des jeunes.

J.CI. RUWET

SCHANTZ, Torbjörn von
EVOLUTION OF GROUP LIVING AND THE IMPORTANCE OF FOOD AND SOCIAL ORGANIZATION IN POPULATION REGULATION; A STUDY ON THE RED FOX (*Vulpes vulpes*).
Dissertation doctorale de l'Université de Lund, 29.09.1981.
Adresse : Department of Animal Ecology, Ecology building, Helgonavägen 5
S-223 62 LUND, Suède.
Références : LUNBDS/(NBZE-1011)/1-112/(1981)
U.D. Zoologie Liège n° 5866

Cette thèse de doctorat s'inscrit dans le programme général du département d'écologie animale de l'Université de Lund sur les relations proies-prédateurs et visant à déterminer par quelles stratégies (dispersion, choix des proies, succès reproducteur) les Vertébrés ajustent leurs

populations aux ressources du milieu. SCHANTZ présente d'abord une discussion bibliographique et un modèle théorique de ces problèmes en regard de la théorie de la sélection de groupe, pour des Vertébrés assurant des soins à leur progéniture et soumis à des fluctuations des ressources alimentaires. Il tend ainsi à démontrer qu'il n'est pas toujours vrai que la taille du territoire (entendons ici le domaine vital) varie avec la quantité de nourriture disponible d'une année à l'autre. Cela entraîne nécessairement une certaine stabilité de la population, essentiellement parce que certains animaux peuvent, par sélection de groupe, monopoliser le statut de reproducteur dans chaque domaine vital. Au contraire, une population ne pourrait être stable si les animaux ne sont pas capables de maintenir un domaine fixe ou s'ils n'ont rien à gagner dans leur ajustement au milieu en monopolisant la position de reproducteur. SCHANTZ présente dès lors les résultats de ses recherches en Suède méridionale sur : la consommation des proies; l'espacement en relation avec les ressources alimentaires; la compétition entre mâles et la coopération entre femelles; la densité, la reproduction et l'organisation sociale pour différents niveaux de ressources alimentaires chez le renard. Les faits saillants peuvent être résumés comme suit :

Les tailles des domaines vitaux établies par radiorepérage ont été comparées entre Grimsö en Suède centrale (faible densité de nourriture et fluctuations cycliques des populations de rongeurs) et Revinge en Suède méridionale (forte densité et diversité de nourriture, populations stables de rongeurs). En moyenne, les domaines vitaux sont plus grands à Grimsö, où malgré les fluctuations importantes des densités de proies, les domaines vitaux sont demeurés stables. A Revinge et durant les périodes de très forte densité de proies, les renards de la région ont consommé une faible part seulement (10-15 %) de la production annuelle des campagnols et des lapins. Les femelles adultes non reproductrices de la région de Revinge avaient des petits domaines vitaux situés à l'intérieur des domaines plus étendus des adultes reproducteurs; ces femelles β étaient vraisemblablement apparentées aux femelles α reproductrices. Les non reproducteurs ont passé la plupart de leur temps dans des milieux marginaux à campagnols, tandis que les reproducteurs exploitaient les milieux à lapins. Dans ce sens, les non reproducteurs évitent la compétition avec les reproducteurs et augmentent ainsi leurs propres chances de rester dans le groupe. Il y a par ailleurs une coopération entre femelles jusqu'après le décès d'une femelle α , c'est une non reproductrice β qui a élevé ses jeunes.

Bien que la densité des lapins a varié de manière marquée d'une année à l'autre, les populations de renards au printemps sont restées assez stables. Les renards ont répondu à un accroissement de la densité des lapins par une augmentation de leur consommation; quand les lapins furent les plus abondants, il y eut vraisemblablement plus d'une femelle qui se reproduisirent dans chaque groupe.

Le succès reproductif des renards a baissé quand la densité de lapins a diminué, probablement à cause de la compétition entre femelles reproductrices d'un même groupe. Durant le déclin des populations de lapins, les renards se sont rabattus sur les campagnols, une ressource faiblement exploitée auparavant à Revinge. Durant la deuxième année du déclin des lapins, une seule femelle se reproduisit dans chaque groupe, et environ la moitié de la population adulte ne se reproduisit pas. Il faut noter qu'en cas de faible ressource, les femelles β , même fécondées, avortent fréquemment, ou abandonnent leurs petits.

La densité de lapins fut exceptionnellement basse durant les deux dernières années de l'étude (1980 et 1981). En 1980, quand il y avait encore des non reproducteurs dans la région, le succès reproductif fut faible. Au printemps 1981 et bien que la densité de lapins fut la même qu'en 1980, le nombre des renards du lieu diminua et il n'y eut quasiment plus de non reproducteurs sur place; cependant, la production de renardeaux fut beaucoup plus importante en 1981 qu'en 1980.

L'auteur suggère que la taille du domaine vital du renard dans un environnement stable est fondamentalement ajustée pour optimiser l'effort et le succès de la reproduction d'un "couple", et secondairement pour permettre l'installation d'un groupe apparenté de taille idéale, c'est-à-dire tolérable. Cela suggère à son tour que dans un environnement instable, dont la période de fluctuation est plus courte que la durée de vie d'un renard reproducteur, la taille du domaine vital est ajustée pour permettre la reproduction d'un couple aussitôt que la densité des proies le permet (première année d'accroissement des proies). En période de faible densité, la reproduction est freinée et le domaine vital est maintenu stable; quand la nourriture augmente au-delà des besoins de la paire reproductrice, le domaine vital demeure stable mais peut accueillir un groupe (apparenté) de taille croissante.

En conclusion, l'auteur conteste que la coopération (helper-effet) soit une force sélective importante dans l'évolution de la vie en groupe chez le renard et suggère que celle-ci peut être induite chez cette espèce par des surplus alimentaires temporaires dans le domaine vital stable. Il semble enfin que la population de Revinge soit contrôlée à terme par les ressources alimentaires, et dans l'immédiat par l'organisation sociale.

J. KALPERS et J.CI. RUWET

SYLVEN, Magnus
REPRODUCTION AND SURVIVAL IN COMMON BUZZARDS (*Buteo buteo*) ILLUSTRATED BY THE SEASONAL ALLOCATION OF ENERGY EXPENSES. Dissertation doctorale de l'Université de Lund, 26.03.1982. Department of Animal Ecology, Ecology building, Halgonavägen, 5, S-223 62 LUND, Suède
Référence : LUNBAS/(NBZE-1015)(1-102/(1982)
U.D. Zoologie Liège n° 5867

Cette thèse fait partie d'un programme de recherches sur l'impact des oiseaux et mammifères prédateurs sur les petits rongeurs (campagnols et mulots) en Suède méridionale, une région où les populations de ces derniers ne subissent pas de variations cycliques notables, et où la production annuelle de leurs populations est à peu près égale à la prédation exercée à leurs dépens. Les buses participent pour une large part à cette prédation en raison de leur forte densité, et ont donc fait l'objet de recherches intensives. La thèse se présente sous forme d'une série de chapitres pouvant être considérés comme articles séparés et indépendants dans le cadre général précité. Elle débute par une introduction générale situant le lien entre chapitres.

La population a été surveillée pendant six saisons (1975 à 1980) sous l'angle des relations entre la production des jeunes et les variations locales et saisonnières de la quantité de nourriture (premier chapitre); en 1975-76, le patron mensuel d'activité des adultes a été analysé dans quatre territoires surtout où les oiseaux pouvaient être suivis individuellement grâce à des marquages naturels ou expéri-

mentaux; les dépenses énergétiques estimées sont mises en relation avec la reproduction, la mue, la survie (deuxième chapitre). Une attention particulière est portée sur le comportement pendant la nidification, spécialement quand le mâle nourrit sa compagne pendant la phase de formation des oeufs et de la ponte (troisième chapitre). Suit un texte déjà paru (*Ornis Scandinavia*, 9 : 197-206, 1978) sur les relations interspécifiques observées en 1975-76 entre la buse commune *Buteo buteo* et la buse pattue *Buteo lagopus* (quatrième chapitre). Les faits saillants peuvent être résumés comme suit :

La reproduction démarre au printemps aussitôt que les conditions de l'environnement le permettent. La ponte elle-même est initiée par le nourrissage de la femelle par le mâle à l'occasion du nourrissage de cour. La densité des populations-proies de campagnols est à ce moment-là au plus bas, et les oiseaux recourent à la capture de grenouilles comme proies de complément. Le nourrissage de la femelle par le mâle se continue pendant une quinzaine de jours. Les femelles réfreinent leur comportement de chasse au moment de la formation des oeufs et de la ponte, sans doute pour réduire les risques de malformation des oeufs ainsi que la prédation à leurs dépens. Leur comportement est ainsi modulé par deux pressions sélectives antagonistes : investissement énergétique limité dans la production d'oeufs, maximisation de la protection des oeufs. C'est au début du cycle de nidification pourtant que les échecs sont surtout abondants, sans doute à cause de l'insuffisance alimentaire. Les variations dans le succès de la reproduction observées d'une année à l'autre sont imputables à ce qui se passe à ce moment-là. Cela dit, tant le taux d'éclosion que la survie des jeunes au nid ont constamment été élevés, d'autant plus que la quantité de nourriture disponible s'améliore (lapins) avec la saison, et après l'envol, les jeunes survivent très bien grâce à la situation alimentaire favorable à la fin de l'été.

Il est vraisemblable que les mécanismes déclenchant le cycle de reproduction tôt au printemps - alors que les conditions alimentaires sont médiocres - ont évolué de telle façon que les oiseaux disposent du temps nécessaire et des conditions favorables pour muer et s'engraisser avant l'hiver, ceci étant essentiel pour survivre à l'hiver. Au cours de l'étude, la production de jeunes fut directement déterminée par le nombre d'oeufs pondus, lui-même dépendant de la quantité de nourriture disponible. La variation considérable dans la diversité des proies apportées aux jeunes n'a pas eu d'influence discernable sur la survie de ceux-ci. Pendant deux saisons caractérisées par une nourriture abondante et riche en été, les buses ne furent pas à même de maximaliser leur potentiel reproductif car la nourriture disponible était limitée au moment de la ponte. Les buses doivent maximaliser leur ingestion de nourriture au milieu de l'hiver en période de jours courts. Cette époque coïncide avec un pic de mortalité. La survie des adultes fut cependant élevée (89 %). Les femelles accumulent des quantités absolues et relatives de graisses plus élevées que les mâles en automne, sans doute parce qu'elles peuvent terminer leur mue plus précocement; elles l'ont commencé en effet dès l'incubation. Cela pourrait contribuer au taux de survie plus élevé des femelles en hiver. En hiver encore, les couples résidents de buses communes défendent un espace de chasse tant contre les congénères que contre les buses pattues. La compétition interspécifique entre ces deux buses se reflète alors dans la distribution allopatrique de leur territoire de chasse respectif.

En annexe de l'introduction, SYLVEN discute aussi, à partir de données de la littérature et de données des chapitres 1 et 3, de problèmes de la sélection en faveur d'une ségrégation de la nourriture via le

dimorphisme sexuel inversé quant à la taille chez les rapaces, un problème qui a suscité beaucoup de discussions au cours de la décennie. Les idées de l'auteur méritent d'être résumées :

1. L'incubation, la défense et les soins aux jeunes fraîchement éclos sont le fait de la femelle seule chez les espèces où l'exploitation des ressources alimentaires dans la zone de nidification est mieux assurée par un adulte seul que par les deux en succession; la séparation des rôles favorise dès lors l'accroissement de taille de la femelle comme une assurance contre la prédation sur le nid.
2. L'avantage ultime de l'évolution d'un dimorphisme sexuel prononcé quant à la taille chez les oiseaux rapaces est probablement qu'il permet l'élargissement de l'éventail des proies du couple, et favorise ainsi la production de jeunes. Le fait que le mâle exploite une partie différente du spectre de proies que la femelle signifie qu'il ne gêne pas celle-ci lorsqu'elle se met à chasser elle-même, et cette ségrégation des niches exploitées augmente l'efficacité de l'utilisation des ressources du site de nidification.
3. Du fait que les oiseaux constituent des populations de proies plus variées que les mammifères dans une région géographique donnée, les rapaces mangeurs d'oiseaux ont davantage l'occasion de réaliser un partage des proies entre les sexes; il n'y a toutefois une ségrégation des niches que chez les espèces qui ont développé un dimorphisme quant à la taille.

J.CI. RUWET

TINBERGEN, Joost M.

FORAGING DECISIONS IN STARLINGS *Sturnus vulgaris* L. Dissertation doctorale, Institut de Zoologie de l'Université de Groningen, 28.07.1980, publié dans *Ardea*, Vol. 69, 1981, 67 p.

Nombre d'écologistes se sont consacrés à l'étude de l'impact des prédateurs sur les populations de proies, et sur la façon dont la densité de ces dernières déterminait la consommation et le succès des prédateurs. Mais comme aucune relation simple ne put être établie, il devint clair qu'il fallait se préoccuper des mécanismes comportementaux dirigeant la réponse des prédateurs aux populations de proies. C'est dans cette perspective que Lucas TINBERGEN, un pionnier en la matière, étudia pendant huit ans l'alimentation des jeunes charbonnières (*Parus major*) au nid, ce qui le conduisit à constater que les proies sont souvent sous-représentées dans le menu des jeunes lorsque leurs densités commencent à augmenter, qu'elles sont surexploitées aux densités moyennes, et de nouveau sous-exploitées aux densités très fortes. Il formula le concept selon lequel les oiseaux chassent avec une "image de recherche" des proies, ce qui augmente la détection visuelle de celles-ci, mais à partir d'un certain seuil de densité seulement. Cela expliquerait qu'une proie soit négligée aux faibles densités et apparaisse brusquement dans l'alimentation aux densités plus fortes. L. TINBERGEN formula enfin l'hypothèse que la sous-représentation dans le menu des jeunes des proies de très fortes densités pouvait découler de l'avantage à ne pas baser l'alimentation des jeunes exclusivement sur une seule catégorie de proies. ROYAMA a ensuite introduit le concept fonctionnel de profitabilité ou taux d'énergie ingérée par site d'exploitation. Les proies en effet ne sont pas distribuées uniformément, mais chacune occupe un biotope particulier. Le choix d'une proie et/ou d'un site sont fonction de la profitabilité en énergie. L'apparition soudaine d'une

proie nouvelle dans l'alimentation aux densités intermédiaires de cette proie s'expliquerait donc par un changement brusque du type de site utilisé par l'adulte; le faible taux d'exploitation aux plus fortes densités s'expliquerait par la limite incompressible du temps de manipulation des proies capturées. Les modèles théoriques de profitabilité conduisent donc à rechercher les procédures de capture de proies maximalisant les taux d'ingestion les plus profitables. Un protocole d'analyse conduit à définir d'abord un cas où l'optimisation est spécialement requise, par exemple la recherche de nourriture pour les jeunes au nid, et ensuite à élucider comment l'animal se comporte pour la réaliser. J.M. TINBERGEN choisit d'étudier ce problème en milieu naturel, milieu certes complexe, mais qui est celui ayant présidé à l'évolution de l'animal tel qu'il est, et en se situant non seulement au niveau populationnel, niveau favori des écologistes, mais surtout au niveau individuel, puisque les choix de l'oiseau quant au site de chasse et à la nature de la proie recherchée et capturée impliquent des phénomènes d'apprentissage et mémoire.

Le travail a couvert six saisons de nidification sur l'île de Schiermonnikoog en Frise, et a consisté à tester l'hypothèse de ROYAMA qui veut que les étourneaux adultes choisissent les sites et les proies de façon à maximaliser le bénéfice calorique. Il est basé sur l'observation directe du taux de capture des proies sur les lieux de nourrissage et sur l'enregistrement photographique automatique des proies apportées au nid; ce dernier permet l'identification, la mesure de la longueur des proies, et donc l'évaluation de leurs poids et valeur calorique. Les parents étant marqués individuellement, il fut possible, en fin de compte, d'analyser de manière synchrone les activités des adultes sur le terrain et leurs apports aux nids.

Le menu des poussins d'étourneaux était dominé chaque année par quelques espèces de proies seulement, et principalement par des tipules récoltées dans un pâturage polderien d'une part, et des chenilles *Cerapteryx* récoltées dans un pré salé adjacent, tous deux proches des colonies. Après chaque nourrissage au nid, le parent doit décider quelle proie chasser ensuite; comme les deux types de proies principales occupent des habitats distincts, il est possible à l'observateur de quantifier le choix parental grâce à cette heureuse dichotomie. Au cours de la journée, le temps nécessaire pour récolter une proie donnée varie de manière caractéristique, montrant par exemple un pic de disponibilité apparent pour les tipulides à midi. Toutefois, le taux de délivrance de la proie au nid ne suit pas nécessairement ce patron, le premier dépendant de la demande des jeunes comme l'ont montré les manipulations portant sur le degré de satiété de ceux-ci.

Le temps nécessaire pour récolter une chenille dans le pré salé dépasse de loin celui nécessaire pour capturer un tipule dans le polder, du seul point de vue du gain calorique par rapport au temps et à l'énergie investis, le parent devrait abandonner ce premier type de chasse. Or, les expériences de choix confirment toute la préférence des parents étourneaux pour les chenilles. D'autres critères que la seule valeur calorique et notamment la qualité des proies quant à leur composition, peuvent donc faire valoir leur priorité; d'ailleurs, des manipulations du taux de satiété des poussins et de la taille des familles montrent que quand la demande des jeunes n'est pas trop élevée, les parents continuent à récolter des chenilles, mais quand la demande augmente, ils se concentrent sur les tipulides plus accessibles. Toutefois, une alimentation exclusive en tipules de moins bonne qualité semble

nuire à la longue à la santé des poussins; la balance entre les deux types de proies résulte donc d'un compromis entre deux facteurs complémentaires : quantité/qualité. On a certaines indications que quand elle est confrontée à une forte demande, la femelle réduit sa propre consommation de chenilles, se contentant des tipules, pour continuer à assurer à ses jeunes une alimentation diversifiée.

Le parent ayant décidé quelles proies récolter, doit dès lors décider du voyage et du lieu d'atterrissage. Ce problème a été analysé en détail dans le polder pour les tipulides, où TINBERGEN a enregistré en particulier les points d'atterrissage et de trajets de recherche d'une femelle pendant sept jours consécutifs en 1979. La sommation des données montre que la femelle concentre son effort de chasse dans trois zones particulières, en opposition à trois autres qui de ce point de vue se révèlent marginales. L'oiseau passe la plus grande partie de son temps dans les zones livrant le taux de capture le plus élevé, et les contrôles révèlent que celles-ci coïncident avec les zones de plus fortes densités de proies, conduisant à la conclusion qu'à ce moment, le seuil d'exploitabilité était de 70 tipules/m². Une manipulation expérimentale sur table de nourrissage avec le mâle local confirme que la fréquentation du site de nourrissage est corrélée au rendement; celui-ci détermine la fréquence des visites ultérieures. Le déroulement longitudinal de l'exploitation des tipulides, spécialement la distribution des points d'atterrissage au fil du temps, argumente en faveur d'une mémoire topographique. L'analyse des points d'atterrissage par rapport aux lieux d'envol précédents établit que le premier tend à être proche du second si le succès de récolte avait été important et inversement. Cette relation, établie d'abord pour des distances de cinq mètres, persiste pour une analyse au mètre près. Cette fine mémoire topographique, qui peut être influencée par des visites accessoires à d'autres habitats, implique que les proies ont une distribution agrégative, ce qui fut vérifié par l'échantillonnage absolu des proies pour des plots allant jusqu'à 25 cm². Le taux de capture correspondant au seuil d'exploitation profitable des tipulides établi pour la femelle de 1979 n'est pas toujours le même; il varie d'une année à l'autre. Le critère le plus simple pour un oiseau particulier est de se référer à son expérience accumulée et de fixer le seuil d'exploitabilité au niveau de la moyenne des taux de capture à l'époque considérée.

La forme la plus simple de l'effort de chasse consiste en un aller du nichoir vers le site de chasse, la capture d'une ou plusieurs proies, et le transport de la becquée vers le nid. En fonction des captures cumulées et de la durée de l'aller et retour entre le nid et le site de chasse, le modèle de CHARNOV et ORIANs permet de prédire la taille optimale de la becquée, c'est-à-dire le nombre de proies que les parents doivent récolter et transporter à chaque voyage. Les données récoltées coïncident bien avec la prédiction, mais ce problème mériterait une investigation plus approfondie.

La question se pose de savoir si l'adulte diminue la densité des proies au point que son taux de capture en souffre, ce qui conduirait à l'abandon du site. Quand on introduit successivement des étourneaux dans une volière posée sur le site d'études polderien, on constate toujours un taux de capture moindre chez le second, mais à un point que ne peut expliquer le nombre absolu de captures effectuées par le premier oiseau. L'explication la plus vraisemblable pour ces succès différents est que les proies ne sont pas également accessibles dans les deux cas. Un oiseau tenderait donc à abandonner un site après qu'un petit nombre seulement de proies aurait été enlevé, puisque le taux de

capture diminue rapidement pour des taux d'enlèvement modestes. Le cycle d'observation de 7 jours révèle que 20 % seulement des proies ont été capturées par l'ensemble des étourneaux. L'échantillonnage des proies, aussi complet soit-il, est donc insuffisant pour prédire le taux de capture d'un prédateur. La disponibilité différentielle des proies et la diminution subséquente de la fraction capturable sont des réalités dont les études de terrain devront tenir compte...

Dans sa synthèse finale, J.M. TINBERGEN argumente sur deux aspects de son travail méritant d'être incorporés dans la théorie générale de la recherche de nourriture.

Ainsi, pour Mac ARTHUR, l'environnement est une mosaïque à trois dimensions caractérisé par une certaine répétitivité, d'où il découle une seconde caractéristique de prévisibilité. Dans le cas de l'étourneau, la discontinuité de la distribution des proies ne peut être convenablement décrite par le simple concept de plots (patches). En fait, ceux-ci existent à deux niveaux. Au niveau le plus simple, on peut distinguer des plots indivisibles de distribution des proies, correspondant au site potentiel de vie d'une ou deux proies, et caractéristique du concept de répétabilité; ils sont très petits (1 m^2); la recherche de proies s'y fait au hasard, et leur exploitation est à court terme; ils sont rapidement épuisés; ce sont les micro-plots (micro-patches), qui ont une distribution agrégative au sein de surfaces de plus grande dimension (200 m^2), distribuées quant à elles de manière moins répétitive et donc non prévisible, et dont l'exploitation est liée à la mémoire topographique de l'oiseau. Ce sont les centres d'exploitation où se font les atterrissages successifs de l'étourneau; le point précis d'atterrissage et de trajet à la recherche des micro-plots sont fonction des succès réalisés précédemment. La stratégie de prédation de l'étourneau, du point de vue de son budget temps/activité, doit être envisagée sous deux composantes : le temps passé sur chaque entité de capture (micro-plot) et la durée des trajets de l'un à l'autre. Un point d'atterrissage précis évolue en fonction du succès réalisé précédemment lors des passages précédents dans une zone de chasse à plus ou moins forte concentration de micro-plots ou surfaces de capture, selon l'état d'abondance des proies et le taux de leur disparition en ces lieux. Il se justifie, selon J.M. TINBERGEN, de distinguer ces deux niveaux car ils correspondent à des niveaux de décision différente dans le comportement de prédation.

Par ailleurs, le concept de l'image de recherche de L. TINBERGEN et celui de la profitabilité de ROYAMA ne sont pas contradictoires; ils sont complémentaires, et sont intégrés par J.M. TINBERGEN dans son explication de la stratégie de prise de décision de l'étourneau quant au choix de la nature de la proie (chenille ou tipule) qui est un facteur immédiat de prise de décision lié à l'image de recherche, quant au terrain (polder ou pré salé) vers lequel se diriger; tandis que la profitabilité, facteur ultime, intervient sur l'évolution du comportement de prospection et capture effectifs de la proie sur le terrain choisi. La décision quant au choix de la nature de la proie, dictée par la demande et l'état physiologique des jeunes d'une part et l'appétit des parents d'autre part, précède la décision de choix du terrain où la chasser. La profitabilité est un concept correct pour expliquer la décision quant au choix du site où exploiter la proie choisie. L'image de recherche intervient dans le choix de la nature de la proie, et cette décision relève d'un niveau hiérarchique d'un ordre supérieur.

L'ensemble de la stratégie de recherche de nourriture peut donc être vu comme une série de décisions devant aboutir à la composition de la meilleure alimentation possible (en qualité et en quantité), selon les circonstances et au cours du développement des jeunes.

J.CI. RUWET

Autres thèses reçues

Elles feront l'objet d'un examen dans un prochain numéro des Cahiers.

ADRET, Patrice

Analyse de l'organisation sociale de l'avocette Recurvirostra avo-
setta L. au cours de la phase d'élevage.
Thèse de 3^e cycle, Université de Rennes, 1981.

BERNARD, Ariane

Biologie du Tétraz lyre Lyrurus tetrix (L.) dans les Alpes françai-
ses : la sélection de l'habitat de reproduction par les poules.
Thèse de 3^e cycle, Académie de Montpellier, 1981.

EHMANN, Marianne

Organisation sociale et stratégie reproductrice du faisan commun
(Phasianus colchicus). Etude de deux populations en milieu semi-
naturel.
Doctorat d'Etat, Université de Rennes, 1981.

EROME, Georges

Contribution à la connaissance éco-éthologique du Castor (Castor fiber)
dans la vallée du Rhône.
Thèse Doctorat, Université de Lyon, 1982.