

NOTE SUR LE REGIME ALIMENTAIRE DES MOINEAUX ESPAGNOLS

Passer hispaniolensis TEMM. EN ORANIE (ALGERIE)

par Maxime METZMACHER *

ABSTRACT

The feeding regime of the spanish sparrow *Passer hispaniolensis* was studied in 1976-77 in the surroundings of Oran (Algeria). The analysis of 211 crops indicated that the vegetal food constituted at least 98 % of the intake of the free-living birds in the non-breeding period and at least 92 % in the breeding period. For the first period food consisted largely of cereal, weed seeds, and various vegetal parts, which relative importance varied much between successive months. For the second period, cereal seeds constituted the most important part. The animal food consisted mainly of insects.

RESUME

Le régime alimentaire du moineau espagnol, *Passer hispaniolensis*, Temm., a été étudié dans la région d'Oran (Algérie) en 1976-77. L'analyse de 211 jabots indique que la nourriture végétale constitue au moins 98 % des aliments consommés par les oiseaux volants en dehors de la période de reproduction, et 92 % au moins pendant celle-ci. Pour la première période, la nourriture végétale consiste principalement en semences de céréales et de plantes spontanées, ainsi qu'en divers fragments végétaux; l'importance relative de ces différentes catégories varie fort d'un mois à l'autre. En saison de reproduction, par contre, les grains de céréales prédominent nettement. La nourriture animale est quant à elle composée d'insectes.

* Contribution du Laboratoire d'Ethologie et Psychologie animale de l'Université de Liège, 22, quai Van Beneden, B-4020 Liège, et de la Station d'Avertissements agricoles de Misserghin, Algérie.

1. INTRODUCTION

Cette note fait partie d'une étude de l'écologie des moineaux dans l'ouest algérien. Elle concerne le régime alimentaire des oiseaux volants et complète ainsi les données déjà fournies sur celui des poussins (METZMACHER, publication en cours).

2. ZONE D'ETUDE

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

Le climat de cette région présente une saison pluvieuse d'octobre à mai et une saison sèche de juin à septembre. En 1977, le printemps fut hâtif; cela provoqua un développement plus rapide de la végétation et une nidification plus précoce des moineaux.

3. TECHNIQUES UTILISEES*

De mars à avril 1976 et de novembre 1976 à mars 1977, des moineaux espagnols, *Passer hispaniolensis* Temm. furent capturés en fin d'après-midi sur le terrain de la Station d'Avertissements agricoles de Misserghin. Celui-ci se situait sur une ligne de vol d'un dortoir fixé un peu plus en amont dans la vallée. En mai 1976 par contre, ainsi qu'en avril et mai 1977, les captures auront lieu en fin de matinée dans la vallée de l'Atchane et à proximité des colonies de reproduction. A l'exception de quelques oiseaux tirés au fusil au dortoir, tous les autres furent pris au filet droit. Il y eut le plus souvent 6 ou 7 jours de capture par mois, répartis entre les dates données par la figure 1.

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

4. RESULTATS

La figure 1, réalisée à partir des plus gros échantillons mensuels, donne la composition du menu des moineaux espagnols dans les deux lieux de captures. Certaines graines fragmentées (A) ou décortiquées (B) n'ont pu être identifiées. Pour A, certains fragments en germination révèlent toutefois qu'il s'agit de Dicotylées.

* Actuellement, il existe au moins une technique d'étude du régime alimentaire qui n'oblige pas à tuer l'oiseau (par exemple : BERTHOLD et al., 1980, p. 60-61).

Globalement, et en dehors de la période de reproduction, l'alimentation végétale représente au moins 98 % du poids sec des aliments consommés. En période de nidification, celle-ci constitue encore au moins 92 %. Mais d'une période à l'autre le nombre de catégories végétales varie fortement. Ainsi à Misserghin, de novembre à mars ou avril, quatre catégories figurent régulièrement ou constamment au menu des moineaux et elles représentent habituellement plus de 5 % du poids sec des aliments. Leur importance relative présente de fortes variations mensuelles (fig. 1). Il s'agit d'Amaranthus sp., des graines A, des grains de céréales, et d'une catégorie de débris végétaux provenant de feuilles, de tiges, de fleurs et/ou d'enveloppes de graines. Parmi les céréales, la présence d'avoine et de blé a été notée en hiver, et celle de l'orge au stade pâteux en avril. Les autres graines comme Lolium sp., Setaria sp. et Stellaria media, n'ont qu'un rôle accessoire. Il en va généralement de même des aliments de la catégorie "divers", qui regroupe des petites graines indéterminées, des graines déterminées mais très peu représentées, et les invertébrés lorsque leur biomasse est insignifiante. Enfin, pour compléter les informations données par la figure 1, ajoutons que les céréales sont souvent consommées par un plus petit nombre d'individus que certaines petites graines, comme Amaranthus sp. par exemple.

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

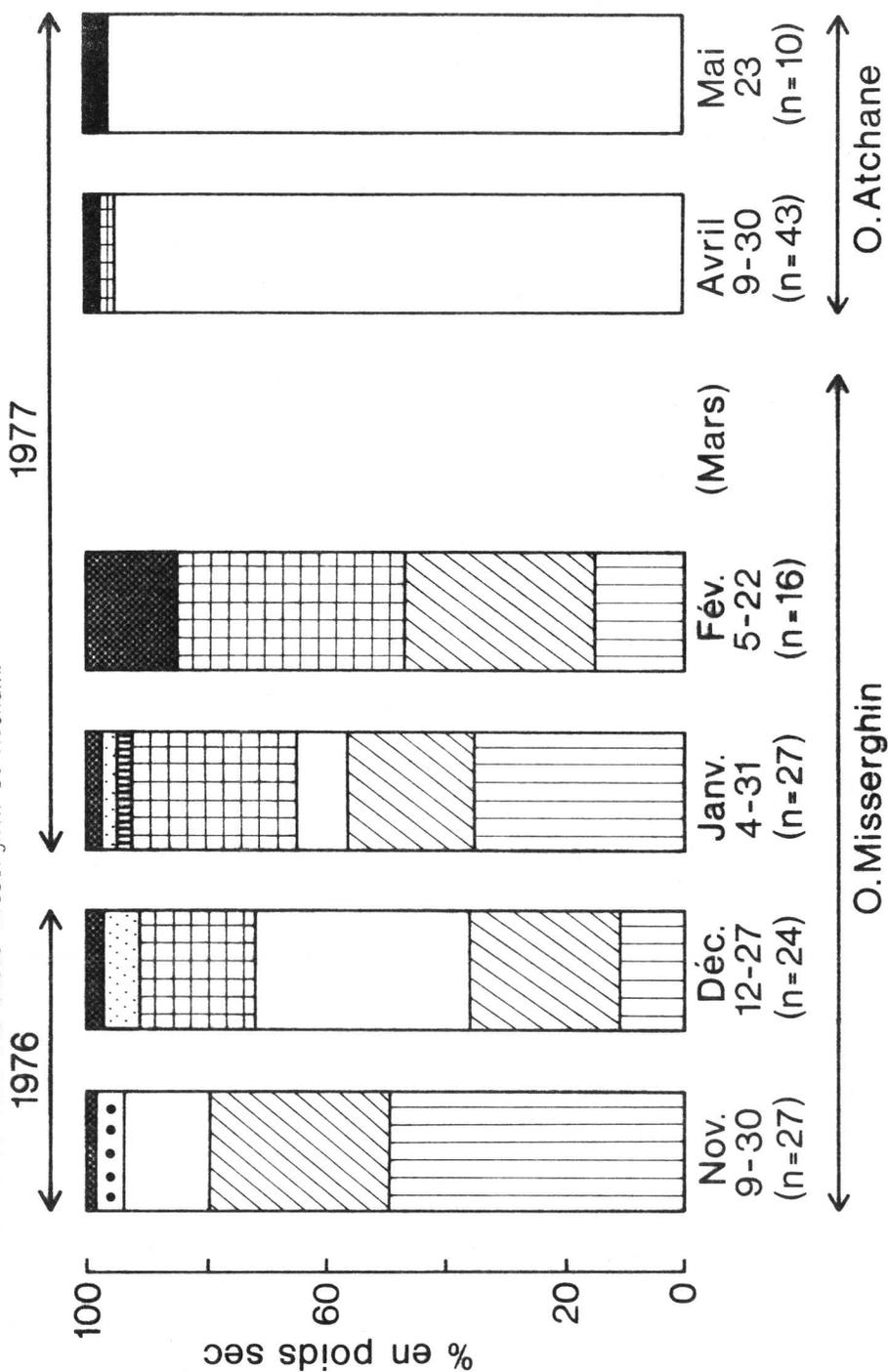
La consommation de nourriture d'origine animale, insignifiante de novembre à avril et peu importante en mai, concerne des Invertébrés de petite taille appartenant aux Arachnides, aux Mollusques et aux Insectes. Parmi ces derniers, mieux représentés, figurent des collemboles, des aphidiens et des coléoptères,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

5. DISCUSSION

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

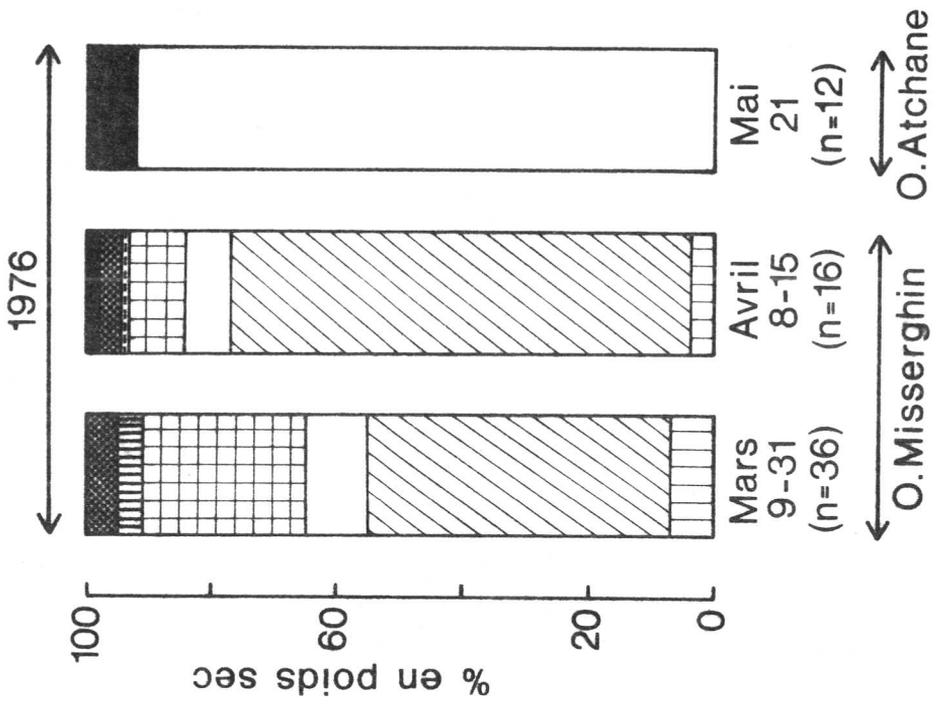
Pendant la saison de reproduction, par contre, les moineaux concurrencent l'homme dans l'exploitation des céréales. Mais leur présence dans les emblavures correspond aussi à une collecte d'invertébrés pour leurs poussins (METZMACHER, à paraître); elle n'indique donc pas systématiquement des déprédations. Celles-ci cependant ne sont pas négligeables dans la zone étudiée (METZMACHER et DUBOIS, 1981). Mais pour déterminer la part de responsabilité des moineaux espagnols, il faut encore calculer les besoins énergétiques de leurs populations locales. Ceci doit faire l'objet d'une autre note.

Fig. 1 : Variations saisonnières de la composition du menu des moineaux espagnols (*Passer hispaniolensis*) dans les vallées des oueds Misserghin et Atchane



Légende

-  Amaranthus sp.
-  Graines A
-  Graines B
-  Céréales
-  Débris végétaux
-  Stellaria media
-  Setaria sp.
-  Lolium
-  Divers
-  Invertébrés



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

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Mr. J.Cl. RUWET pour avoir relu cette note, ainsi que toutes les personnes qui m'ont aidé dans les déterminations : Mrs. P. AUGIER, G. BELLOTE, M. KERQUELEN, N. MAGIS et Mme. Y. GUENAOUI.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHKIROFF, I., 1953
Le moineau steppique au Maroc.
Service de la défense des végétaux, Rabat.
- BERTHOLD, P., BEZZEL, E. et THIELCKE, G., 1980
Praktische Vogelkunde.
Westf. Vereinsdruckerei, Münster.
- BORTOLI, L., 1969
Contribution à l'étude du problème des oiseaux granivores en Tunisie.
Bull. Fac. Agron. 23 : 33-153.
- GRAVILOV, E.I., 1963
The biology of the eastern Spanish sparrow, Passer hispaniolensis transcaspicus Tschusi.
In : Kazakhstan, Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. 60 : 301-317.
- METZMACHER, M. (à paraître)
Contribution à l'étude du régime alimentaire des jeunes moineaux domestiques et espagnols, Passer domesticus et Passer hispaniolensis.
Bull. Hist. Nat. d'Afrique du Nord.
- METZMACHER, M. & DUBOIS, D., 1981
Evaluation des dégâts d'oiseaux aux céréales d'Algérie.
Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35 : 581-595.

LES FORÊTS DE MONTAGNE EN TANT QU'ÎLES BIOGÉOGRAPHIQUES.

I. EFFETS DE LA DIMENSION ET DE LA STRUCTURE DE FORÊTS DE MONTAGNE SUR LA DIVERSITÉ ET LA DENSITÉ DE L'AVIFAUNE DANS UNE RÉGION D'AFRIQUE CENTRALE (PLATEAU DU NYIKA : MALAWI ET ZAMBIE)

Premier rapport annuel : 1979-80

par Françoise DOWSETT-LEMAIRE*

I. INTRODUCTION.

Le Plateau du Nyika (Parc National) est le plus grand massif montagneux d'Afrique Centrale (superficie 1.300 km², sommet 2.600 m). Il est situé entre 10°25' - 10°50' S et 33°30' - 34°05' E, principalement au Malawi, avec une petite partie en Zambie. La plus grande partie du Plateau, entre 1.900 et 2.300 m, consiste en collines herbeuses parsemées de nombreux îlots forestiers. Comme ces fragments de forêt sont de dimension variable et qu'ils sont situés à de plus ou moins grandes distances les uns des autres, il présentent une situation idéale pour l'étude des facteurs déterminant la distribution et la dispersion des oiseaux.

L'avifaune de forêt (Annexe p.189) compte plusieurs espèces à distribution très limitée en Afrique : Sheppardia sharpei, Apalis chapini, Laniarius fuelleborni et la race alfredi de Ptyllastrephus flavostriatus n'occupent que quelques massifs montagneux du (centre) nord du Malawi et du sud de la Tanzanie. Alethe fuelleborni et Cossypha anomala sont à peine plus répandus, avec une population marginale au nord-ouest du Mozambique. La biologie de ces espèces n'est pratiquement pas connue. La définition des exigences écologiques de

* Chargée de Recherches du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique FNRS (1979-1981). Recherche bénéficiant du soutien financier du Fonds Belge de la Recherche Fondamentale Collective FRFC (contrat 2.4560.75 au Prof. J.CI. RUWET).

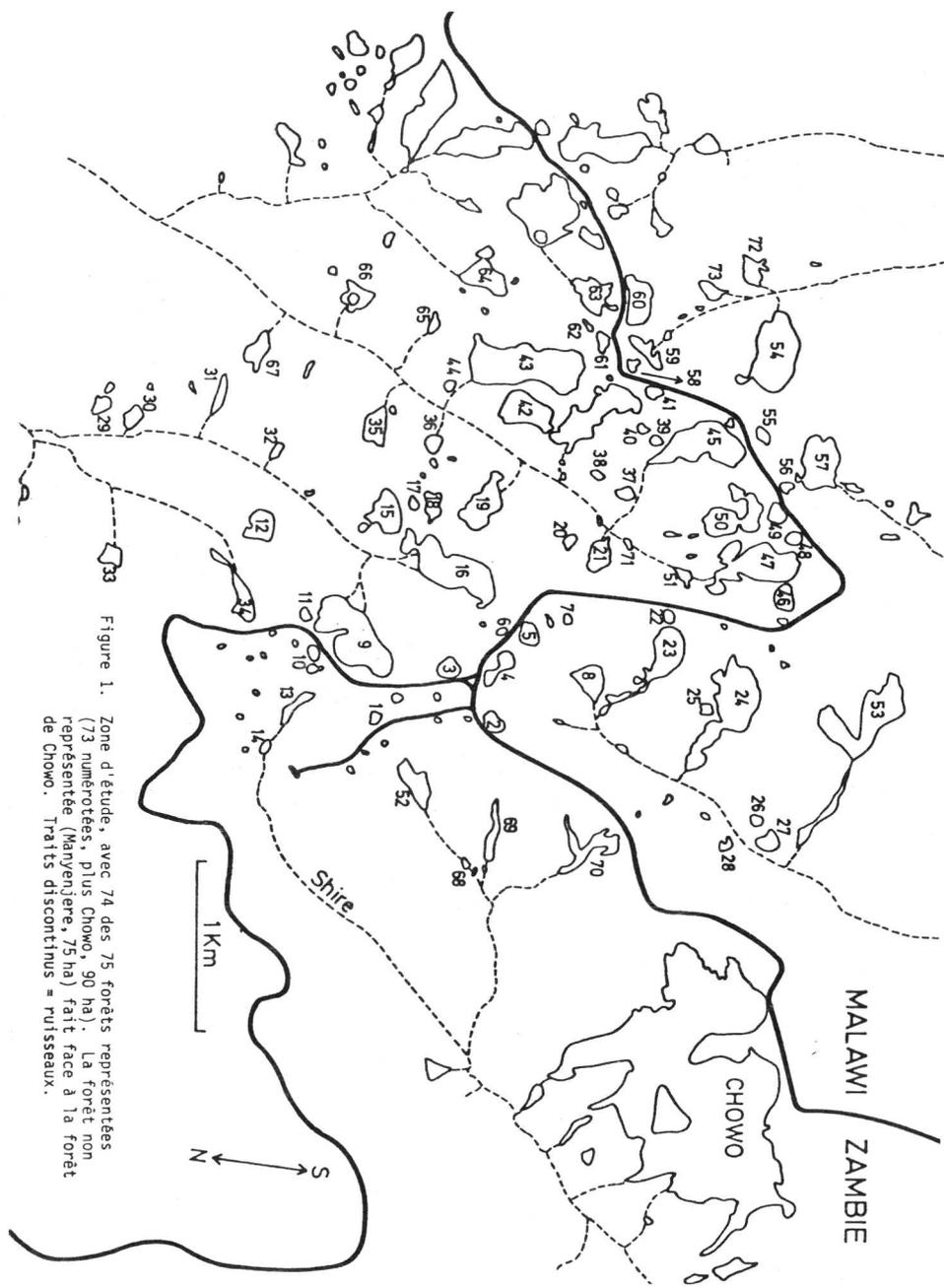


Figure 1. Zone d'étude, avec 74 des 75 forêts représentées (73 numérotées, plus Chowo, 90 ha). La forêt non représentée (Manjenjere, 75 ha) fait face à la forêt de Chowo. Traits discontinus = ruisseaux.

chaque espèce (dimension et structure des forêts habitées) aura une importance pratique relative à la conservation de ces espèces en dehors du Nyika.

Les résultats préliminaires présentés ici sont basés sur le recensement des populations nicheuses dans 75 forêts individuelles, la plupart appartenant à quatre vallées et crêtes contiguës (Fig. 1). La zone d'étude est située dans la partie occidentale du Plateau, qui présente une plus forte densité et variété de forêts qu'ailleurs ; en outre, cette région est facilement explorée à pieds dans un rayon de quelques km de la Rest house zambienne où nous séjournons. Septante trois forêts mesurent de 0.16 à 12.0 ha, avec une relativement forte proportion de petits fragments ($36 < 1.0$ ha) ; les deux plus grandes forêts (en territoire zambien) couvrent 75 et 90 ha et sont en fait les deux plus grandes forêts de tout le Plateau. Certaines forêts de dimension intermédiaire (+ 30 ha), une quinzaine de km au sud de notre zone d'étude, seront visitées au cours de la saison prochaine. Elles ne nous étaient pas accessibles au cours de l'exercice écoulé à cause de l'impossibilité d'utiliser notre véhicule d'octobre à janvier du fait d'une pénurie complète d'essence dans le pays.

Le baguage (avec marquage individuel par bagues de couleur) a été entrepris dans onze petites forêts (0.2 à 1.2 ha) et une partie (20 ha) de la grande forêts de Chowo (90 ha), dans le but d'étudier les problèmes de fidélité territoriale et de dispersion des adultes et immatures. Le marquage d'oiseaux au Nyika avait été entamé en 1972 par R.J. DOWSETT dans quatre de ces mêmes forêts (Chowo inclus) et poursuivi au cours de visites de quelques semaines en 1973, 1975-76 et 1977.

Des expériences de translocation d'oiseaux marqués, d'une région du Plateau à une autre, ont été entreprises en septembre 1980. Ces expériences ont pour but de tester les facultés d'orientation et de navigation des oiseaux de forêt et la vitesse de recolonisation des territoires vides de leurs occupants.

Climat.

L'unique saison des pluies tombe en été et dure six à sept mois, de novembre à avril ou mai. Il est tombé quelque 188 cm d'eau dans la zone d'étude en 1979-80. Les températures varient peu au cours de l'année, sauf les minima nocturnes (Tableau 1).

Tableau 1. Températures enregistrées à Chilinda (16 km à l'est de la zone d'étude, 2.300 m).

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
n années	8	8	9	9	9	9	10	11	10	10	9	8
Moy. (°C)	15	16	15	15	13	11	11	12	14	15	16	16
Max. moy.	19	20	19	18	18	17	16	18	19	20	20	20
Min. moy.	11	11	11	11	8	5	5	6	9	10	11	11
Max. abs.	24	24	23	22	22	23	24	23	26	26	25	24
Min. abs.	6	5	4	6	-2	-3	-7	-2	-2	2	7	4
Jours gel. (moy.)	0	0	0	0	1	2	3	1	0	0	0	0

Saisons de nidification.

La majorité des espèces nichent d'octobre à décembre ou janvier, soit juste avant et pendant la première moitié de la saison des pluies (Tableau 2).

Tableau 2. Saisons de nidification des oiseaux de forêt au Nyika.

	Mois des débuts de la ponte												Totaux
	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	
	saison sèche						saison des pluies						
COLUMBIDAE					3	1	1	6					11
MUSOPHAGIDAE							1						1
TROGONIDAE						4	2						6
BUCEROTIDAE				1	1			1					3
CAPITONIDAE						1	4	1					6
PICIDAE			1	2	1								4
TIMALIIDAE						2	2						4
PYCNONOTIDAE				4	12	17	8	2	1				44
TURDIDAE					7	37	95	55					194
SYLVIIDAE						12	15	9	5				41
MUSCICAPIDAE					14	12	34	23	4	2			89
STURNIDAE				2	2	4	3	2					13
NECTARINIIDAE	1	6	5	2						2		2	18
ZOSTEROPIDAE					5	18	14	6					43
ESTRILDIDAE		1											1
Totaux	1	7	6	11	45	108	179	105	10	4	0	2	478

Présence sur le terrain et méthodes.

En raison des difficultés de transport, nous n'avons atteint le Nyika que la dernière semaine d'octobre, au lieu du début du mois comme prévu. Certaines espèces à nidification précoce sont probablement passées inaperçues dans quelques forêts ; les résultats préliminaires présentés ici seront complétés au cours de la saison 1980-81.

De fin octobre à janvier, j'ai recensé l'avifaune nicheuse des 75 forêts, les visitant chacune au moins deux fois. L'activité vocale des oiseaux en période de reproduction a rendu cet exercice relativement aisé. Des preuves de nidification ont été obtenues pour beaucoup d'espèces, en général par l'observation du nourrissage des jeunes. L'avifaune des deux plus grandes forêts (Chowo et Manyenjere : 90 et 75 ha) nous était déjà bien connue grâce aux visites précédentes (1977 surtout).

La densité (nombre de couples) des espèces nicheuses a été déterminée dans un nombre plus limité de forêts. Celles-ci comprennent les 11 forêts, où la quasi totalité des oiseaux sont marqués de bagues de couleurs, et une douzaine d'autres (jusqu'à 10 ha) que j'ai visitées régulièrement, au moins une fois par mois.

De février à mai, j'ai continué à contrôler une trentaine de forêts pour étudier la sédentarité/dispersion des oiseaux suivant la période de nidification. J'ai également consacré une proportion

importante de mon temps à l'étude de la végétation des différents types de forêts.

Je me suis absentée six semaines en juin-juillet pour recherches bibliographiques en Belgique. Courte absence de nouveau en août, à l'occasion du cinquième "Pan-African Ornithological Congress" qui s'est tenu à Lilongwe (Malawi) et où nous avons présenté les premiers résultats de cette étude.

R.J. DOWSETT a apporté une contribution considérable au travail de baguage, une activité qui a occupé le meilleur de chaque mois.

II. STRUCTURE DES FORETS.

D'après leur composition floristique, les forêts du Nyika ont été classées en deux catégories : forêts (basses) de montagne (= "Montane forests") et forêts (hautes) de l'étage inférieur (= "Submontane forests", Chapman et White, 1970). Elles n'ont que peu d'espèces d'arbres en commun. Je désignerai ces deux types floristiques par M et SM, respectivement. Cette classification apparaît cependant trop simpliste ; d'après leur structure, les forêts du Nyika occidental doivent être reclassées en trois catégories.

1. Forêt basse.

Cimes \leq 12 m, parfois jusqu'à 16 m, deux strates (cimes plus sous-bois). Le sous-bois, relativement bien éclairé, est dense et varié (buissons, fougères, ronces, lianes, graminées et une abondance d'Acanthaceae). L'échantillon comprend douze forêts (de 0.25 à 3.0 ha), dont huit riveraines.

2. Forêt riveraine, haute, à cimes non jointives.

Les cimes atteignent 20-25 m (quelques arbres à 30 m) ; sous-bois comme en forêt basse. L'échantillon comprend sept forêts (0.2 - 2.1 ha) dont deux sont aussi en partie forêts basses.

Du point de vue floristique, ces deux catégories sont essentiellement de type M, avec Hagenia abyssinica, Maesa lanceolata, Myrica salicifolia, Nuxia congesta, Polyscias fluva, Rapanea melanophloeos, Olinia usambarensis et Cussonia spicata, certaines des espèces dominantes de grands arbres, outre Afrocrania volkensii et Syzygium cordatum le long des ruisseaux.

3. Forêt haute, à cimes jointives, contiguës.

Les cimes atteignent 20 m dans les petits fragments (< 1 ha), et 25-30 m ailleurs, avec certains arbres émergeant jusqu'à 40-45 m dans les grandes forêts riveraines. Trois strates (cime, strate intermédiaire, sous-bois) ; les lianes sont plus robustes qu'en forêt basse. Le sous-bois, assez sombre, est moins dense qu'en forêt basse ; les buissons de Rubiaceae (Tricalysia myrtifolia, Coffea ligustroides, Psychotria zombamontana) dominent ; par endroits, seulement un tapis de feuilles mortes. C'est le type de forêt le plus répandu dans notre région ; 54 forêts (0.16 - 12.0 ha) dont 23 riveraines (toutes celles > 4.5 ha ont au moins un ruisseau) plus Chowo et Manyenjere (90 et 75 ha). Ces deux dernières sont essentiellement de type SM, avec les

espèces M seulement en lisière ou dans les clairières. Par contre, les forêts de petite dimension (≤ 12 ha) sont encore largement de type M, avec seulement trois espèces de grands arbres SM rencontrées régulièrement (*Olea capensis*, *Syzygium guineense afromontanum*, et en forêt riveraine, *Aningeria adolfi-friedericij*). Ces 3 espèces, et aussi *Podocarpus latifolius* et *Afrocrania volkensii*, sont importantes pour les oiseaux frugivores. *Parinari excelsa*, *Cola greenwayi* et *Diospyros abyssinica*, qui sont communs dans les deux grandes forêts de Chowo et Manyanjere, semblent manquer complètement dans les petites forêts.

Ces trois catégories de forêts sont à la même altitude et subissent le même régime des pluies : les différences de structure (et en particulier hauteur des cimes) sont sans doute causées par des facteurs édaphiques.

III. RESULTATS.

Trente-huit espèces d'oiseaux ont un statut de nicheur possible/confirmé dans les forêts du Nyika occidental (Annexe p.). Cette liste exclut les rapaces diurnes dont les territoires couvrent plusieurs forêts (principalement l'Aigle couronné *Stephanoaetus coronatus*, et l'Autour *Accipiter tachiro*). D'autres espèces ne sont que des visiteurs saisonniers non-nicheurs (par exemple les frugivores : Perroquets du Cap *Poicephalus robustus* et Pigeons verts *Treron australis*). En outre, deux fauvettes paléarctiques (*Sylvia borin* et *S. atricapilla*) se rencontrent en forêt, de novembre à février, en très petits nombres.

La diversité spécifique est faible, comme c'est généralement le cas dans les milieux stables de montagne. Il y a peu de chevauchement écologique entre espèces du même genre (Annexe) - par ex. *Cossypha anomala* en sous-bois et *C. caffra* en lisière. Les deux grives *Turdus olivaceus* et *T. gurneyi* sont surtout séparées par un facteur d'altitude - *T. gurneyi* est très marginale à 2.000 m, présente seulement dans les deux grandes forêts de 75 et 90 ha ; l'espèce est plus commune à moyenne altitude. La même remarque s'applique aux apalis de cimes, *A. chapini* et *A. cinerea*.

Dimension des forêts.

Il existe une forte corrélation entre la dimension des forêts et la diversité en espèces de l'avifaune ($r = 0.91$), comme l'illustre la relation log-log de la Fig. 2. C'est une règle bien connue en zoogéographie des habitats isolés (cf. DIAMOND, 1975) ; elle a été démontrée par exemple pour les alpages en Amérique du Nord (BROWN, 1971) et en Amérique du Sud (VUILLEUMIER, 1970), les forêts de conifères de montagne (THOMPSON, 1978), les savannes en Nouvelle Guinée (DIAMOND, 1975). La pente ($z = 0.25$) (Fig. 2) est un peu inférieure à celle généralement obtenue pour les îles océaniques ou les îles continentales (PRESTON, 1962 ; HOOPER, 1970), étant donné que nous examinons ici des sous-unités (= "samples") plutôt que de véritables habitats isolés (= "isolates", PRESTON, 1962). Il est évident que les plus petites forêts qui ne contiennent en général pas plus d'un couple de chaque espèce seraient pratiquement désertes si elles étaient complètement isolées. L'avifaune des petites forêts ne peut survivre que par brassage génétique entre forêts voisines.

La fig. 2 considère 33 des 38 espèces de forêt. Les cinq espèces exclues (Strix woodfordii, Mesopicos griseocephalus, Pycnonotus barbatus, Nectarinia verticalis et Cryptospiza reichenovii) nichent en dehors de la saison principale et/ou présentent des difficultés particulières de recensement (Strix, Cryptospiza). Nectarinia verticalis niche en fin de saison des pluies (février - avril) et est la seule espèce dans ce cas (cf. Tableau 2) : il a été trouvé dans 11 des 42 forêts revisitées à cette époque, c'est-à-dire dans les trois catégories de forêt, à partir de 0.55 ha. Ni la structure ni la dimension des forêts ne semblent avoir d'importance ; dix des onze forêts sont dans un continuum - directement voisines les unes des autres. C'est, jusqu'à présent, le seul exemple de distribution "par taches" que j'aie rencontré. Six espèces ne se trouvent que dans les deux plus grandes forêts de 75 et 90 ha : Turtur tympanistria, Bycanistes bucinator (dont le statut de nicheur n'est cependant pas encore prouvé), Sheppardia sharpei, Turdus gurneyi, Apalis cinerea et Terpsiphone viridis. A l'exception du Sheppardia, ces espèces ne font pas strictement partie de l'avifaune de haute montagne et se rencontrent plus fréquemment à moyenne altitude (1.500 - 1.800 m) ou même à plus basse altitude (le gobemouche Terpsiphone v.). Leur présence au Nyika dans seulement les deux plus grandes forêts de la zone 1.900 - 2.100 m s'explique sans doute par leur préférence pour la situation la plus abritée à cette altitude.

D'autre part, cinq espèces sont présentes dans 100 % des forêts visitées : Andropadus tephrolaemus, Bradypterus cinnamomeus, Apalis thoracica, Nectarinia mediocris et Zosterops senegalensis. Le Bradypterus occupe seulement la lisière et les autres, tous les niveaux de la forêt, lisière comprise. A part le nectarin, on peut aussi les trouver dans les zones buissonnantes de régénération ("secondary montane scrub" de FANSHAVE, 1969) en dehors du milieu forestier sensu stricto. Deux autres espèces, bien répandues (Cossypha caffra dans toutes les forêts sauf deux ou trois, et Chloropeta similis dans 43/75 forêts) sont aussi principalement des espèces de lisière, préférant les forêts basses et les zones buissonnantes. Enfin, la pie-grièche Laniarius fuelleborni (56/75 forêts) occupe tous les niveaux de la forêt haute plus la lisière à buissons.

Parmi les espèces d'intérieur de forêt sensu stricto, la plus répandue est le petit turdidé Pogonocichla stellata : la limite inférieure de 0.16 ha (cf. Fig. 2) correspond à la plus petite forêt où on trouve déjà un couple nicheur de cette espèce. Le Tableau 3 présente les limites inférieures des forêts occupées par les douze espèces les plus communes d'intérieur de forêt.

A l'opposé, les espèces les plus rares (la tourterelle Aplopelia larvata, le babillard Alcippe abyssinica, le bulbul Phyllastrephus flavostriatus, la pie-grièche Malaconotus multicolor) nécessitent plusieurs ha de forêt haute riveraine. A part Phyllastrephus, grégaire dans deux forêts de 10 et 12 ha, les trois autres espèces ne sont représentées que par un ou deux couples dans les plus grandes forêts de 10-12 ha.

En conclusion, les forêts hautes de 10-12 ha contiennent déjà presque toute l'avifaune sténotopique du Haut Nyika, mais les espèces les plus rares ne sont pas représentées par des populations viables dans l'isolement.

Structure des forêts.

Les différences de diversité spécifique observées pour des forêts de même dimension (Fig. 2) sont dues à des différences dans la structure du milieu forestier. Les forêts basses et les forêts riveraines hautes à cimes non jointives sont généralement plus pauvres en espèces que les forêts hautes à cimes jointives de même dimension. Cinq des treize espèces d'intérieur de forêt présentes dans plusieurs forêts hautes de moins de 3 ha manquent (presque) complètement dans deux autres catégories de forêts de même dimension : le trogon Apaloderma vittatum (niche=capture aérienne d'insectes dans le haut de la strate intermédiaire), la grive Alethe fuelleborni (qui requiert un tapis de feuilles mortes en sous-bois sombre ; ce type de sous-bois manque en forêt basse), l'apalis A. chapini (qui vit dans les cimes contiguës de la forêt haute exclusivement) et deux frugivores, Columba arquatrix et Tauraco livingstonii. En ce qui concerne les frugivores, la composition floristique de la forêt a peut-être plus d'importance que la structure per se. Certaines espèces de type SM semblent indispensables pour attirer les frugivores comme nicheurs. Les forêts basses, de type M, ne semblent pas offrir un apport de fruits suffisamment varié et constant ; elles n'attirent ces oiseaux que comme visiteurs, par exemple sur les fruits de Polyscias fulva ou Myrica salicifolia. Ce problème sera étudié plus en détails au cours de la saison 1980-81.

Au sein de la 3^{me} catégorie "forêt haute" (riveraine), on observe aussi des variations dans la diversité de l'avifaune : par exemple, de 20 à 26 espèces dans des forêts de 8 à 8.5 ha. Ceci est dû à des différences dans la structure de la strate intermédiaire et, pour les oiseaux frugivores, la présence ou l'abondance de certaines espèces d'arbres. Une strate intermédiaire très dense, avec agglomérats de lianes créant localement des massifs fermés ("thickets"), est requis par Alcippe abyssinica, Phyllastrephus flavostriatus et Malacotus multicolor. Ces espèces sont absentes là où ce milieu n'est pas suffisamment représenté.

Un tableau présentant les exigences écologiques de chaque espèce, par rapport à la dimension et la structure de la forêt, sera préparé après les contrôles de la deuxième saison, 1980-81.

Espèces visitant d'autres forêts que celles de nidification.

Un autre facteur susceptible d'influencer la distribution de certains oiseaux pendant la nidification est la proximité d'autres forêts utilisées comme territoires supplémentaires de nourrissage. Pendant toute la saison de reproduction, toutes les espèces de frugivores visitent régulièrement plusieurs forêts autres que celles où elles se reproduisent. Chez le touraco Tauraco livingstonii au moins, il apparaît que les mêmes couples visitent régulièrement les mêmes forêts. L'espèce niche probablement dans 27 forêts (à partir de 0.37 ha et en a visité au moins 25 autres régulièrement dans la zone d'étude. L'étourneau Onychognathus walleri a niché dans douze ou treize forêts, toutes sauf une de superficie supérieure ou égale à 4 ha, et en a visité vingt autres de toutes dimensions. Le pigeon Columba arquatrix a occupé seulement quatorze forêts (la plus petite de 1.2 ha), en visitant au moins dix-neuf autres dans la zone d'étude et un nombre inconnu en dehors.

Le trogon *Apaladerma vittatum* excursionne aussi très régulièrement en dehors de la forêt de nidification. Un couple territorial (ou plus) a été recensé dans toutes les forêts hautes de 2.3 ha ou plus, et dans deux des plus petites forêts, de 1.7 et 1.0 ha - il n'est pas encore prouvé que l'espèce peut nicher avec succès dans des forêts aussi réduites. Même les individus qui occupent un territoire dans des forêts aussi grandes que 10-12 ha les quittent fréquemment pour se nourrir dans les petites forêts environnantes (souvent de moins de 0.5 ha) et les couples occupant des forêts de 1.0 à 2.6 ha passent au moins le tiers du temps en dehors du territoire principal. Chez deux couples suivis régulièrement, il semble que le mâle excursionnait beaucoup plus souvent que la femelle (qui était peut-être occupée à couvrir). Le trogon est audible partout où il se trouve, mais il ne réagit à la repasse du chant que dans la forêt de nidification.

Il est douteux que les espèces ci-dessus (et surtout le trogon, qui n'a pas un vol puissant) occuperaient des forêts relativement petites si elles étaient plus isolées que dans la présente situation.

Compétition territoriale et densité.

Lorsque la dimension de la forêt augmente, la densité d'une espèce nicheuse n'augmente pas dans les mêmes proportions. L'importance du comportement territorial comme facteur limitant la densité apparaît beaucoup plus considérable que prévue (Tableau 3). Des douze espèces communes (d'intérieur de forêt) présentées dans le tableau, l'*Alethe* apparaît comme la plus tolérante, la plus petite forêt avec deux couples étant moins de quatre fois plus grande que la plus petite forêt avec un couple. D'autre part, il est surprenant de constater que l'autre grive, *Turdus olivaceus* - une espèce beaucoup plus largement distribuée en Afrique et moins spécialisée - est aussi agressive : une forêt de 12.0 ha, 26 fois la dimension de la plus petite forêt de nidification, ne contient toujours qu'un couple. De même, dans la partie de Chowo où nous baguons, nous ne connaissons que deux couples dans 20 ha. Le touraco *T. livingstonii* apparaît aussi comme une espèce très intolérante, mais si on inclut les forêts de nourrissage (qui sont défendues vocalement, comme la forêt de nidification), le territoire global minimum est plus proche de 2 ou 3 ha.

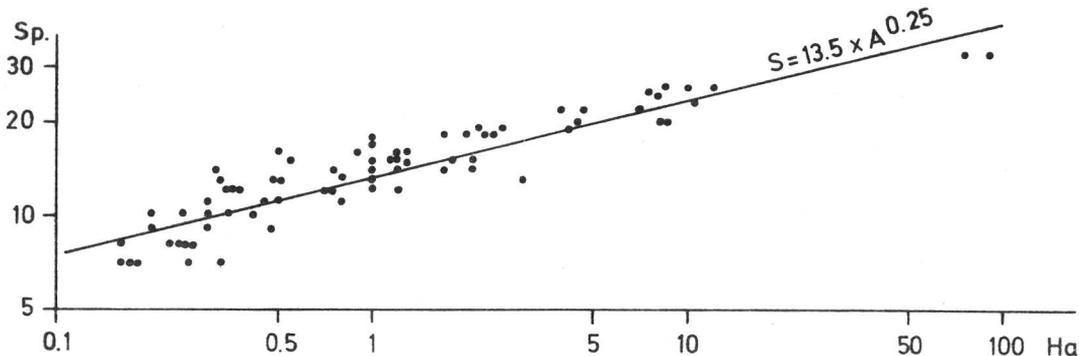


Figure 2. Relation entre le nombre d'espèces nicheuses d'oiseaux (Sp.) et la dimension des fragments de forêt (Ha) au Plateau du Nyika.

Tableau 3. Effets du comportement territorial sur les densités de quelques espèces communes d'intérieur de forêt.

Espèce	Plus petite forêt (ha)	
	avec 1 couple	avec 2 couples
<i>Tauraco livingstonii</i>	0.37	12.0+
<i>Apaloderma vittatum</i>	1.0	8.5
<i>Pogoniulus leucomystax</i>	0.17	1.2
<i>Alethe fuelleborni</i>	0.45	1.7
<i>Pogonocichla stellata</i>	0.16	0.75
<i>Cossypha anomala</i>	0.2	1.0
<i>Turdus olivaceus</i>	0.45	12.0+
<i>Bradypterus mariae</i>	0.36	2.2
<i>Apalis chapini</i>	0.5	4.0
<i>Batis capensis</i>	0.2	1.2
<i>Trochocercus albonotatus</i>	0.3	1.7
<i>Laniarius fuelleborni</i>	0.45	4.2

Ces constatations sont en faveur du concept de "super-territoire" proposé par VERNER (1977) - bien que rejeté par DAVIES (1978) sur les plans théorique et évolutif. Quel qu'en soit le mécanisme (ou la fonction), il est important de tenir compte du problème lorsque l'on étudie la viabilité de certaines réserves naturelles. Si l'espèce à conserver occupe des fragments d'habitat relativement petits, une série de petits fragments proches les uns des autres devrait contenir une population plus importante qu'un seul fragment plus large. La forme du fragment est également importante : j'ai constaté qu'une forêt oblongue d'une certaine superficie peut contenir deux couples d'une espèce alors qu'une forêt arrondie de même dimension n'en contient qu'un. Dans le cas de la forêt oblongue, les distances inter-territoriales sont suffisantes pour permettre la cohabitation de deux couples.

Dispersion post-nidificatrice.

Même si elles sont trop petites pour la nidification d'une série d'espèces, les petites forêts (de moins d'un ha ou d'un 1/2 ha) jouent un rôle important dans la période de dispersion post-nidificatrice, surtout pour les jeunes oiseaux. Lorsque les pluies commencent (novembre), une brusque poussée de végétation herbacée et de jeunes arbres attire un afflux d'insectes au niveau du sol. Vers la fin de décembre, l'abondance des insectes se déplace vers les lisières et les cimes ; ceci coïncide avec un déplacement des oiseaux des grandes forêts vers les plus petites, juste après la nidification. Ces oiseaux comprennent des juvéniles récemment émancipés de beaucoup d'espèces et aussi des adultes de plusieurs espèces d'insectivores : les gobe-mouches *Batis capensis* et *Trochocercus albonotatus*, quelques trogons *Apaloderma* v. et petits turdidés *Pogonocichla*. Les *Batis* se déplacent en couples (ils semblent accouplés pour la vie) tandis que les *Trochocercus* se dispersent isolément (le lien du couple se rompt vers la fin de la nidification). Une femelle baguée de chacune de ces 2 espèces a été contrôlée à 2.5 km de la forêt d'origine (Chowo : 90 ha) dans de petites forêts de moins de 0.4 ha, non occupées par des oiseaux nicheurs. La femelle de *Trochocercus* a été de nouveau contrôlée

en juin, de retour dans sa forêt d'origine. Il n'y a pas de doute que, dans la période janvier-juillet, les petites forêts sont relativement plus riches en oiseaux insectivores que les grandes forêts.

Les femelles de seulement deux espèces de turdidés (Pogonochla stellata et probablement aussi Alethe fuelleborni) semblent quitter complètement la région pendant les mois d'hiver (avril à juillet-août), probablement vers des régions plus chaudes de basse altitude. Les autres espèces sont sédentaires.

Sédentarité et longévité.

Durant la période novembre 79 - début août 80, nous avons capturé 1.088 oiseaux de 55 espèces, dont 112 sont des reprises des années précédentes. Les espèces les plus souvent capturées sont :

<u>Pogonochla stellata</u>	204 (dont 28 reprises)
<u>Zosterops senegalensis</u>	154 (3 reprises)
<u>Andropadus tephrolaemus</u>	111 (14 reprises)
<u>Nectarinia mediocris</u>	81 (7 reprises)
<u>Batis capensis</u>	69 (8 reprises)
<u>Apalis thoracica</u>	57 (5 reprises)

Quelques-uns de ces oiseaux ont été repris ou reconnus (par leur combinaison de bagues) dans d'autres forêts que celle d'origine, jusqu'à 2 ou 3 km du lieu de capture, notamment pendant la période de dispersion post-nidificatrice. Mais la grande majorité des reprises concerne des oiseaux nichant ou occupant le même territoire dans la même forêt d'une année à l'autre.

Les reprises démontrent aussi que, contrairement aux espèces des régions tempérées, les oiseaux des Tropiques ont une très grande longévité. Plusieurs des adultes bagués en 1972 et 1973 sont encore en vie (de 1972 : un Andropadus, un Phyllastrephus, un Cossypha anomala, un Pogonochla, un Batis, un Laniarius, un Zosterops). Le mâle Pogonochla, bagué dans son plumage de deuxième année en août 1972 (les immatures de première année ont un plumage vert distinct du plumage adulte), avait donc au moins neuf ans lorsqu'il a été repris en décembre 1979. Pour dix espèces, nous avons des individus âgés d'au moins six ans et, pour quinze espèces, d'au moins quatre ans - un total de 47 reprises.

Grande longévité, sédentarité, fidélité territoriale et faible effort reproducteur (la plupart des pontes de passereaux ne sont que de deux oeufs et nous n'avons aucune preuve de seconde ponte annuelle) caractérisent ces populations de milieux stables et saturés.

Expériences de translocation.

Les forêts choisies pour cet exercice sont les quatre seules forêts (basses, de type M) d'une petite vallée à l'est de la zone d'étude. Elles mesurent respectivement 0.6, 0.8, 1.2 et 1.8 ha et contiennent de neuf à treize espèces, avec généralement un seul couple par forêt - ou deux pour certaines espèces dans les deux plus grandes forêts. Deux espèces seulement (Andropadus tephrolaemus et Nectarinia mediocris) étaient en train de nicher et les individus capturés ont

été relâchés sur place. Les autres espèces présentes devraient commencer à nicher en octobre ou novembre. Pour l'*Apalis thoracica*, il est clair qu'un certain nombre d'individus non territoriaux étaient aussi présents.

En sept matinées (du 9 au 19 septembre), 26 oiseaux de forêt (Tableau 4) plus quatre fauvettes de la zone de bordure, *Cisticola nigriloris*, ont été capturés, bagués et déplacés à 6 km à l'ouest pour être relâchés en lisière d'une forêt de 1.8 ha (= N° 12, Fig. 1).

Tableau 4. Individus déplacés d'une forêt à une autre, à 6 km de distance.

<i>Apalis thoracica</i>	9 ind. : 6 ♀, 1 ♂, 2 indét.
<i>Pogonocichla stellata</i>	3 : 2 ♂, 1 ♀
<i>Batis capensis</i>	5 : 3 ♀, 2 ♂
<i>Zosterops senegalensis</i>	2 : 1 ♂, 1 ♀
<i>Cossypha caffra</i>	2 : 1 ♂, 1 ♀
<i>Trochocercus albonotatus</i>	2 : 1 ♂, 1 indét.
<i>Cossypha anomala</i>	1 : ♂
<i>Chloropeta similis</i>	1 : ♂
<i>Bradypterus cinnamomeus</i>	1 : indét.

Cinq femelles d'*Apalis thoracica* ont été remplacées très rapidement (4 des 5 le lendemain même) et un mâle territorial a été remplacé quelques jours plus tard. L'exemple suivant est particulièrement frappant : la femelle d'un *Apalis* est capturée et déplacée ; le lendemain, il est de nouveau accouplé, mais la femelle est capturée ; de nouveau réaccouplé le 3me jour et 3me femelle capturée ; réaccouplé le 4me jour. L'identification des sexes est facilitée par le comportement vocal distinct des deux sexes : les membres d'un couple maintiennent le contact par un chant en duo, le mâle émettant des notes roulées ascendantes ("trui, trui") et la femelle un trille aigu ("sirrrr"). Un mâle qui perd sa femelle chante sa partie seulement ; toute femelle visiteuse est donc immédiatement informée de sa condition de célibataire. Les remplacements très rapides chez cette espèce sont vraisemblablement le fait d'individus non nicheurs, déjà présents sur place. C'est peut-être aussi le cas du *Pogonocichla*. Dans la zone d'étude principale, le baguage a prouvé que des adultes non nicheurs sont fréquemment cantonnés en zone "neutre", par exemple entre deux territoires occupés et ce, pendant toute la saison de nidification.

Des contrôles continueront au cours de l'année. Jusqu'à présent, les observations de non retour des oiseaux déplacés confirment l'absence de la faculté d'orientation chez les espèces concernées.

IV. RESUME ET CONCLUSIONS.

L'avifaune nicheuse de 75 forêts de montagne a été recensée au Plateau du Nyika (Malawi/Zambie), à une altitude de 2.000 m. Les forêts, à proximité les unes des autres (Fig. 1), diffèrent par leur dimension et structure.

Il y a une forte corrélation positive ($r = 0.91$) entre la dimension de la forêt et la diversité en espèces de l'avifaune (Fig. 2). En outre, la richesse de l'avifaune dépend de la structure de l'habitat forestier. Les forêts basses et les forêts riveraines à cimes non jointives, de type floristique de montagne ("Montane") sont plus pauvres en espèces que les forêts hautes à cime continue - de type floristique mixte, de montagne et de l'étage inférieur (= "Submontane", CHAPMAN & WHITE, 1970). Six espèces d'oiseaux n'habitent que les deux plus grandes forêts (75 et 90 ha), mais elles sont généralement plus communes à des altitudes (un peu) inférieures. D'un autre côté, les espèces les plus répandues sont peu spécialisées écologiquement, exploitant surtout la lisière. Les forêts hautes de 10-12 ha contiennent déjà presque toute l'avifaune sténotopique du haut Nyika, mais les espèces les plus rares ne sont représentées que par un couple.

Quatre espèces, comprenant trois frugivores et un insectivore (le trogon Apaloderma vittatum) visitent d'autres forêts que celle où elles nichent pour la recherche de la nourriture.

Lorsque la dimension de la forêt augmente, la densité d'une espèce nicheuse n'augmente pas dans les mêmes proportions. La dimension de la plus petite forêt avec un couple doit être multipliée par un facteur variant de 4 (dans le cas de l'Alethe fuelleborni, l'espèce la plus tolérante) à 26 (dans le cas de la grive Turdus olivaceus) pour qu'un second couple apparaisse. L'importance du comportement territorial comme facteur limitant la densité est une des découvertes les plus intéressantes de cette étude et a des applications dans l'aménagement des habitats fragmentés. Pour beaucoup d'espèces, il est clair que l'on peut obtenir des densités plus fortes avec un groupement de petits fragments plutôt qu'avec un seul grand fragment.

Les forêts trop petites pour la nidification de certaines espèces abritent souvent leurs jeunes qui s'y dispersent après la nidification. Dans la période janvier-juillet (après la nidification), un déplacement dans l'abondance des insectes du sous-bois vers les lisières et cimes s'accompagne de la dispersion de certains insectivores (gobemouches surtout) des grandes forêts vers les plus petites non occupées par des couples nicheurs).

Seules les femelles d'une espèce de turdidé (Pogonochla stellata), et probablement aussi les femelles de l'Alethe fuelleborni, émigrent en hiver. Le baguage, entamé en 1972, confirme la très grande sédentarité et fidélité territoriale des adultes nicheurs et aussi leur longévité remarquable par rapport aux espèces des régions tempérées. Des expériences de translocation d'oiseaux marqués d'une région du Plateau à une autre (à six km de distance) ont été entreprises en septembre 1980 (juste avant le début de la nidification) pour tester les facultés d'orientation de ces oiseaux apparemment si sédentaires et la vitesse de recolonisation des territoires ainsi vidés. Dans les trois semaines qui ont suivi le début des expériences, aucun des trente oiseaux déplacés n'est apparemment revenu et la plupart des

territoires vidés sont toujours inoccupés.

Grande sédentarité et longévité, faible effort reproducteur caractérisent ces populations de forêts, à l'inverse des populations mobiles et dynamiques des îles océaniques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

- BROWN, J.H. 1971
Mammals on mountaintops : nonequilibrium insular biogeography.
Am. Nat. 105 : 467-478.
- CHAPMAN, J.D. & WHITE, F. 1970
The evergreen forests of Malawi.
Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford.
- DAVIES, N.B. 1978
Ecological questions about territorial behaviour.
pp. 317-350 in "Behavioural Ecology" (KREBS, J.R. & DAVIES, N.B., eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DIAMOND, J.M. 1975
The island dilemma : lessons of modern biogeographical studies for the design of natural preserves.
Biol. Conserv. 7 : 129-146.
- FANSHAWE, D.B. 1969
The vegetation of Zambia. Division of Forest Research, Kitwe.
- HOOPER, M.D. 1970.
The size and surroundings of nature reserves.
pp. 555-561 in "The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation". (DUFFEY, E. & WATT, A.S., eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PRESTON, F.W. 1962
The canonical distribution of commonness and rarity - Part. 1.
Ecology 43 : 185-215.
- THOMPSON, L.S. 1978
Species abundance and habitat relations of an insular montane avifauna.
Condor 80 : 1-14.
- VERNER, J. 1977
On the adaptive significance of territoriality.
Am. Nat. 111 : 769-775.
- VUILLEUMIER, F. 1970
Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America.
Am. Nat. 104 : 373-388.

Fait au Parc National du Nyika, le 30 septembre 1980.

ANNEXE : AVIFAUNE NICHEUSE DES FORETS DE MONTAGNE DU NYIKA OCCIDENTAL.

(Les espèces marquées d'un * ne sont pas strictement de haute montagne en Afrique Centrale mais peuvent aussi se rencontrer en dessous de 1.500 m).

Famille / Espèce	Niche
COLUMBIDAE : Columba arquatrix Turtur tympanistria* Aplopelia larvata	F, cime F, sol / sous-bois F, sol / sous-bois
MUSOPHAGIDAE : Tauraco livingstonii*	F, I, cime
STRIGIDAE : Strix woodfordii*	C, sol / strate interm.
TROGONIDAE : Apaloderma vittatum	I, cime / strate interm.
BUCEROTIDAE : Bycanistes bucinator* Tockus alboterminatus*	F, cime F, cime
CAPITONIDAE : Pogoniulus leucomystax	I, F, tous niveaux
PICIDAE : Mesopicos griseocephalus	I, troncs / tous niveaux
TIMALLIDAE : Alcippe abyssinica	I, strate intermédiaire
PYCNONOTIDAE : Pycnonotus barbatus* Andropadus tephrolaemus Phyllastrephus flavostriatus	F, I, lisière / cime F, I, tous niveaux I, cime, strate interm.
TURDIDAE : Alethe fuelleborni Pogonocichla stellata Sheppardia sharpei Cossypha anomala Cossypha caffra Turdus olivaceus Turdus gurneyi	I, sol / strate interm. I, tous niveaux I, sous-bois I, sous-bois I, lisière I, sol / cime I, sol / cime
SYLVIIDAE : Bradypterus mariae* Bradypterus cinnamomeus Chloropeta similis Apalis thoracica Apalis chapini Apalis cinerea*	I, sous-bois I, lisière I, lisière I, strate interm / lisière I, cime I, cime
MUSCICAPIDAE : Batis capensis Trochocercus albonotatus Terpsiphone viridis*	I, tous niveaux I, tous niveaux I, tous niveaux
MALACONOTIDAE : Dryoscopus cubla* Laniarius fuelleborni Malaconotus multicolor*	I, cime I, lisière / tous niv. I, cime / strate int.
STURNIDAE : Onychognathus walleri	F, cime
NECTARINIIDAE : Nectarinia verticalis* Nectarinia mediocris	I, N, tous niveaux I, N, tous niveaux
ZOSTEROPIDAE : Zosterops senegalensis*	I, N, tous niveaux
ESTRILDIDAE : Cryptospiza reichenovii	G, I, sous-bois

(F = frugivore, C = carnivore, I = insectivore, N = nectarivore, G = granivore).

