d'étude, les premières pontes sont enregistrées la dernière décade du mois de mai. Cependant en 1996 et après l'échec des premières pontes, les femelles n'ont réinitié leurs pontes que 17 jours plus tard par rapport à 1997 et 19 jours plus tard par rapport à 2005.

Il est important de signaler que l'échec des premières pontes en 1996, a fait suite aux fortes pluies dont la conséquence directe est l'élévation du niveau d'eau. Le même constat a été également signalé pour l'année 1993, pour la même colonie et pour les mêmes raisons et les nouvelles pontes n'ont eu lieu en moyenne, que le 7 juin (**Rizi 1994**).

Il est donc clair que les variations des conditions climatiques locales d'une année à l'autre, en particulier la pluviométrie, conditionnent la date des premières pontes chez cette espèce. **Tarboton et al.** (**1975**) et **Tarboton et al.** (**1987**) rapportent qu'en Afrique du sud, l'initiation des pontes chez la Guifette moustac *Chlidonias hybrida delalandii* est tributaire de la pluviométrie durant les mois d'octobre à janvier. L'interruption de l'incubation et l'abandon des couvées est connu chez la guifette, quand les conditions ne sont pas bonnes, tel le cas des inondations (**Tomialojck 1994**).

Les conditions climatiques peuvent compromettre la reproduction et retarder les pontes par l'élévation du niveau d'eau entraînant la destruction des nids et l'immersion des feuilles de nénuphars, qui constituent le support presque exclusif des nids (**Coulson 2002**). D'autre part, elles compromettent la disponibilité alimentaire nécessaire aux adultes incubateurs et à l'élevage des poussins. **Ramos et al.** (**2002**), rapportent que l'initiation des pontes chez la Sterne de Dougall *Sterna dougallii* et le nombre de couples dépendent des conditions climatiques régnantes au début de la saison de reproduction notamment en mai et début juin.

Plusieurs auteurs rapportent que chez la Guifette moustac et les autres espèces de guifettes, il existe une flexibilité dans les dates des premières pontes car ces espèces sont très sensibles aux fluctuations des niveaux d'eau (**Chapman-Mosher 1986**). Ceci est confirmé par les premières pontes enregistrées à la fin juin dans les réservoirs de pisciculture en Hongrie et en Slovaquie (Radetzky 1960, 1961, *in* **Bakaria et al. 2002** et **Ferianc 1977**). En Pologne, le maximum de l'activité de reproduction a été enregistrée dans un réservoir de pisciculture, en

juillet et août, car ce site a fait l'objet de grandes variations du niveau d'eau par les pisciculteurs et les guifettes n'ont pu pondre qu'après la stabilité des niveaux d'eaux.

Les basses températures printanières sont connues comme facteur pouvant limiter la disponibilité alimentaire ce qui a pour corollaire un retard des pontes. Tel est le constat pour un nombre espèces d'oiseaux d'eau dans le réservoir Jeziorsko (Pologne) de 1986 à 1996 (**Janiszewski et al. 1998**) ainsi que pour la Sterne arctique *Sterna paradisaea* (**Evans et McNicholl 1972**).

La photopériode est également une réponse qui a été proposée en tant que mécanisme expérimentalement prouvé, responsable des variations locales de la date de ponte comme c'est le cas pour la Mésange bleue du sud de la France *Cyanites caeruleus caeruleus* (**Lambrechts et al. 1997**). Les espèces de l'arctique dont les sternes, ont la capacité de retarder les pontes quand les conditions climatiques sont sévères au printemps et d'attendre jusqu'à la fonte de la neige (**Perrins 1970**), (Bird et Bird 1940 ; Gudmundsson 1956 *in* **Evans et McNicholl 1972**).

Pour un grand nombre d'espèces, la date de ponte augmente avec la latitude comme chez la Mésange charbonnière *Parus major* (**Sanz 1998 ; Gordo et al. 2008**). **Andersen** (**1994**) rapporte que le Moineau domestique *Passer domesticus* retarde la date de ponte de 2 jours pour chaque degré de latitude ou de 3 à 4 j pour chaque degré de latitude selon Johnston, 1954 *in* **Andersen** (**1994**). L'augmentation de la latitude peut également retarder la spermatogenèse et donc de la formation des œufs (Threadgold 1960 *in* **Andersen 1994**). La Guifette moustac ne semble pas présenter des variations latitudinales par rapport à la date des premières pontes, le seul facteur que nous avons trouvé pouvant l'affecter est la variation des niveaux d'eau.

La période de ponte, la plus longue a été enregistrée en 2005. Cette année est aussi la plus précoce pour l'initiation des pontes (17 mai) par rapport à 1996 (5 juin) et à 1997 (19 mai).

La plus courte est enregistrée en 1996 ce qui confirme le constat de **Trotignon** (**1989**), qui rapporte que la période de ponte est plus courte lorsque les femelles pondent plus tard dans la saison. Il convient de préciser que l'année 1996 a connu des conditions climatiques rigoureuses qui ont conduit à un retard des pontes lors de l'installation des oiseaux. Les pluies

enregistrées en mai (53.37 mm) sous forme d'averses ont provoqué une élévation rapide du niveau d'eau du lac, la désintégration des nids, la probabilité d'hypothermie des œufs et l'abandon par les parents. Les pontes ont été retardées jusqu'en début juin coïncidant avec la baisse du niveau d'eau et la réémergence des feuilles de nénuphars.

Chez la guifette moustac, les pontes se font par vagues successives (**Bakaria 2002** ; **Trotignon et al. 1994** et **Latraube 2006**). En effet, les vagues de ponte sont des groupes de nids au sein desquels les pontes sont quasi-synchrones alors que pour la colonie dans son ensemble, elles sont asynchrones d'où l'étalement des pontes tout au long de la saison.

L'étalement des pontes chez les espèces coloniales des oiseaux de mer, a été interprété par **Besnard 1998** et (Beer 1966 *in* **Grobois 2001**), comme étant une stratégie adoptée par les oiseaux reproducteurs, leur permettant de faire face à l'instabilité intra-saisonnière des habitats occupés par ces espèces.

Les pics de pontes présentent aussi des variations annuelles, en fonction des dates de pontes. Ils ont eu lieu entre le 5 et 10 juin, en 1996, alors que pour les deux autres années, ils sont enregistrés plutôt dans la saison à savoir entre le 20 mai et le 4 juin en 1997 et entre le 25 et 30 mai en 2005.

La localisation de la colonie par rapport à la rive du lac Tonga en 2005 a beaucoup varié, elle est presque 5 fois plus importante par rapport à celle notée en 1996 et presque 4 fois plus qu'en 1997. Ce facteur proximal externe présente une relation étroite et positive, avec la date de ponte, notamment pour 1997 et 2005 qui évoluent dans le même sens de telle façon que les nids sont situés de plus en plus loin de la berge au cours de la saison.

Cette tendance est conditionnée par l'évolution même du support de leurs nids en l'occurrence les feuilles de nénuphar *Nymphaea alba*, dont l'émergence se fait dans le sens berge-centre du lac au cours de la saison estivale.

Cette relation est absente en 1996, du fait de la particularité de cette année par rapport aux autres (la colonie étant limitée dans l'espace et dans le temps). Les premières pontes ont eu lieu au niveau des îlots plus ou moins loin de la berge par rapport aux dernières qui ont eu lieu autour des premiers noyaux installés. D'autre part, la période de ponte en 1996 était courte et les nids étaient plus proches les uns des autres pour qu'il y est une relation entre la date de ponte et la distance par rapport à la berge.

La taille de ponte de la Guifette moustac, varie de 1 à 4 œufs par femelle, elle est en moyenne, pour les trois années cumulées, de 2.6 ± 0.7 (686 nids). Elle est identique à celle trouvée en 1993 dans la même population (**Rizi 1994**) et à celle des populations européennes, en Italie (**Spina 1982** et **Fornasari 1992**), en Croatie (**Muzinic et Delic 1997**), en France (Lac de Grand lieu, France) (**Latraube 2006** ; **Paillisson 2008**) et en Roumanie (**Cazacu 2006**) (**Tab.18**).

Tableau 18 : Données bibliographiques sur les tailles de pontes (n=nombre de nids)

Auteur	n	Taille de ponte moyenne
Spina 1982	(178)	2.6
	(84)	1.5
Sehhatisabet et Nezami 2007	(344)	2.16
	(128)	1.8
Fornasari 1992		2.6
Barati et al., 2010	(121)	2.5
	(161)	2.7
Muzinic et Delic 1997		2.6
Rizi 1994		2.6
Cazacu 2006	(80)	2.5
Latraube 2006	(269)	2.5
Paillisson 2004		2.7
Paillisson 2005		2.2
Paillisson 2006		2.4
Paillisson 2007		2.1
Paillisson 2008		2.2
Présente étude		
1996	(169)	2.6
1997	(215)	2.6
2005	(302)	2.6

Les pontes les plus fréquentes sont celles de 3 œufs pour les trois années, suivies par celles de 2 œufs et les moins fréquentes sont celles de 1 œuf. Les pontes à 4 œufs sont moins nombreuses et celles de 5 œufs sont exceptionnelles au Tonga.

Borodulina *in* **Cramp et Simmons** (**1977**) montre que chez la Guifette moustac 71 % des couvées sont constituées de 2 œufs et 29% de 3 œufs. **Sehhatisabet et Nezami** (**2007**) rapportent qu'au niveau du lac Selkeh (Iran), des pontes de 2 et 3 œufs représentaient plus de 67% des pontes (n=467) et des pontes rares de 4 et 5 œufs. Au niveau du lac Tonga, plus de 50% des couvées contiennent 3 œufs et ce, pour chacune des années d'étude.

Swift (**1960**) suppose qu'une ponte de 3 œufs, chez la guifette moustac, est normale alors celle de 4 œufs serait la ponte de 2 femelles. **Paillisson et al.** (**2008**) ont montré qu'il existe un parasitisme conspécifique des nids avec un pourcentage significativement plus élevé dans les pontes de trois œufs (9 %) que dans les pontes de deux œufs (2 %). La méthode utilisée est indirecte par la biométrie des œufs.

Au vu des données précédentes (**Tab.18**), il est clair que pour la population algérienne de guifettes, la taille de ponte n'est pas différente par rapport à celle des populations européennes, la taille de ponte est en moyenne comprise dans la fourchette établie par la bibliographie et présente même une stabilité inter-annuelle, notamment par rapport à celles de la population française (**Paillisson 2004** ; **2005** ; **2006** ; **2007** et **2008**). Ces résultats sont différents de ceux obtenus chez un grand nombre d'espèces, dont la taille de ponte est positivement corrélée à la latitude parmi ces espèces, la Sterne caspienne *Sterna caspia* (Lack ; Klomp ; Perrins et Birkhead *in* **Gil-Delgado et al. 2005** ; **Yom-Tov et al. 1994** ; **Barlow et Dowding 2002**), le Moineau domestique *Passer domesticus* (**Andersen 1994**), certains hérons (Palmer 1962 ; Henny and Bethers 1971 ; McAloney 1973 ; Rodgers 1980a ; Custer et al. 1983a *in* **Pratt et Winkler 1985**).

Pour plusieurs espèces aviaires, la taille de ponte régresse au cours de la saison comme c'est le cas pour, la Guifette noire *Chlidonias niger* (**Shealer et al. 2006**), le Héron garde-bœufs (**Sibachir et al. 2008** ; **Samraoui et al. 2007**) le moineau domestique *Passer domesticus* **(Andersen 1994**), le Canard colvert (**Shah et al. 2008**), le Fuligule morillon *Aythya fuligula* (Hill, *in* **Shah 2008),** la Grande aigrette *Casmerodius albus* et le Grand héron A***rdea herodias*** (**Pratt et Winkler 1985**) et le Savacou huppé ***Cochlearius cochlearius***, au Costa Rica (**Gómez et al. 2006**).

Le déclin saisonnier de la taille de ponte est attribué à plusieurs facteurs, tels que la différence d'aptitude à trouver la nourriture, entre les individus efficaces qui se reproduisent les premiers et ceux qui leur succèdent, donc le facteur performance des parents (**Mills 1979**), la qualité de la femelle (**Christians et al. 2001**), la diminution de la disponibilité alimentaire au cours de la saison (Soikkeli 1973 ; Shugart et al. 1978 *in* **Barlow et Dowding 2002** ; Brinkhof et Cavé 1997 ; Siikamäki 1998 *in* **Antolos et al. 2006**). **Eldridge et Krapu** (**1988**) ont prouvé que la baisse des ressources alimentaires peut servir de base à la baisse saisonnière de la productivité ainsi, chez des canards en captivité à qui on avait ajouté des aliments, le nombre d'œufs pondus avait alors augmenté. Par ailleurs, **Mills** (**1979**) a noté chez le Goéland à bec rouge

Chroicocephalus scopulinus, une augmentation de la taille de ponte avec le pic de présence des proies de cette espèce.

Au déclin saisonnier de la nourriture s'ajoute la décroissance de la qualité de l'habitat au cours de la saison, qui sélectionne les individus pondant précocement et contre-sélectionne les reproducteurs tardifs (**Newton et Marquiss 1984** ; **Perrins 1970** ; **Price et al. 1988** ; **Spear et Nur 1994** ; **Sydeman et al. 1991**).

Certaines espèces ajustent leur taille de ponte (**Mock et Parker 1998**), tels les derniers arrivés dans la colonie qui suppriment le troisième œuf (Bergman ***in*** **Barlow et Dowding 2002**). Chez plusieurs espèces de manchots, le premier œuf, plus petit, est éjecté (**Williams 1980** ; **St. Clair et al. 1995**). L'ajustement peut s'opérer même au stade poussins par la réduction de la nichée, quand les conditions sont défavorables (**Leclaire 2010**).

Alors que la majorité des espèces présentent une régression saisonnière de la taille de ponte, résultant des facteurs sus-cités, la population de guifettes du lac Tonga, présente une stabilité de la taille de ponte tout au long de la saison de reproduction et ce pour les deux périodes d'étude. C'est aussi le cas pour l'espèce en Croatie (**Muzinic et Delic 1997**).

La taille de ponte de la Guifette moustac n'est pas non plus affectée par l'emplacement des nids par rapport à la berge du lac. Par contre l'effet centre-périphérie a été noté pour l'espèce,

en Iran de telle façon que la taille de ponte au centre du lac est plus importante qu'à la périphérie (**Minias et al. 2011**)

La taille de ponte des guifettes moustac au niveau du lac Tonga, affiche une constance saisonnière, annuelle et spatiale. Cette stabilité est, à notre avis, due, d'une part, à la qualité du site d'accueil et d'autre part à la diversité du régime alimentaire de la guifette moustac qui lui permet d'assurer l'exploitation des ressources trophiques tout au long de la saison, il est connu, que l'opportunisme trophique, affecte la production d'œufs, (Murphy, 1986; Kennamer et al. 1990 ; Pehrsson, 1991; Bolton et al. 1992; Perrins, 1996, *in* **Sanchez-Lafuente 2004**).

Les durées d'incubation les plus fréquentes sont celles de 19 et 20 jours suivies par celles de 21 jours et les moins fréquentes sont celles de 18 jours. Nos données sont comprises dans la fourchette établie par une synthèse bibliographique, (Hoeher, Ivanauskas, Borodulina *in* **Cramp 1985**), **Géroudet 1972** ; **Swift 1960** ; **Rizi 1994** ; **Muzinic et Délic 1997**) (**Tab.19**).

Tableau 19 : Données bibliographiques sur les durées d'incubation

Auteur	Durée moyenne d 'incubation (jours)
Hoeher (Cramp, 1985)	17
Ivanauskas (Cramp et al, 1985)	19
Géroudet (1972)	20
Borodulina in Cramp et al. (1985)	18 - 20
Swift (1960)	18 - 21
Rizi (1994)	18 - 23
Bakaria (2002)	18 – 21
Présente étude (2005)	18 – 21

En général, chez les Sternidés de mer, les deux partenaires participent à part égale à la couvaison (**Nisbet 1973**). Pour le genre Chlidonias et selon plusieurs auteurs cités par **Spina** (**1982**), le plus gros de l'investissement est fait par la femelle. Pour la guifette moustac **Spina** (**1982**) et **Latraube** (**2006**), trouvent que les femelles passent plus de temps à couver que les mâles, ceci en supposant que malgré l'inexistence de dimorphisme sexuel chez la Guifette

moustac, les individus à joues blanches sont les femelles et ceux ayant les joues noires sont des mâles (**Latraube 2006**).

Les mâles ne couvent que par intervalles ne dépassant pas trente minutes. Or, **Swift** (**1960**), a rapporté que les deux partenaires chez la guifette moustac couvent de façon égale et se relayent toutes les 25 minutes, la couvaison débutant avec la ponte du dernier œuf.

Au cours de la couvaison, le mâle n'apporte pas de nourriture à sa compagne, il semble qu'elle s'alimente par ses propres moyens pendant que le mâle la remplace au nid. La même observation a été faite au niveau du lac Tonga où l'individu incubateur chasse aux alentours immédiats du nid et que ce dernier couve plus d'une heure de temps (**obs. pers**.). Il nous a cependant été difficile de faire la différence entre mâle et femelle.

Chez la Guifette moustac, les parents dépensent beaucoup d'énergie dans et la maintenance des nids jusqu'à l'envol des jeunes ce qui confortera le principe d'allocation d'énergie proposé par **Levins** (**1968**) ; c'est-à-dire que les besoins en énergie d'un individu sont répartis en budgets : maintenance, croissance, reproduction et survie et les individus sont ainsi contraints de réaliser les meilleurs compromis possibles pour répartir l'énergie entre différents budgets (**Stearns 1992**).

Les seuls nids tolérés dans la colonie sont ceux du Grèbe castagneux *Podiceps ruficollis* et plus rarement ceux du Grèbe huppé *Podiceps cristatus*, ces deux espèces profitent de la vigilance des guifettes pour la protection de leurs nids et poussins, notamment contre les prédateurs aériens (**obs. pers.).** En Roumanie, **Gache et Muller** (**2004**) et **Cazacu et Gache** (**2005**), ont noté la présence d'une colonie mixte de plus de 304 nids de Guifette moustac *Chlidonias hybrida*, 22 nids de Guifette noire *Chlidonias niger*, 23 nids de Grèbe huppé *Podiceps cristatus* et 4 nids de Grèbe à cou noir *Podiceps nigricollis.*

Les éclosions des œufs ont suivi le même schéma que les pontes en s'étalant pour les deux saisons 1997 et 2005, respectivement sur 50 et 58 jours alors qu'en 1996, la période d'éclosion est de 30 jours. La date moyenne des éclosions pour toutes les saisons est enregistrée (n=593 nids) le 28 juin avec une période d'éclosion du **6** juin au **3** août soit un étalement des éclosions sur 58 jours.

Le succès à l'éclosion représenté par le rapport entre le nombre d'œufs éclos et le nombre total d'œufs pondus, est important pour chacune des années. Cependant en 1996 il est significativement plus faible qu'en 1997 et 2005. Ceci est du aux pertes causées par les pluies enregistrées au début et pendant la saison de reproduction d'une part et d'autre part, par la densité des nids plus élevée en 1996 qu'en 1997 et 2005. La densité est traduite par la distance inter-nids qui a doublé en 2005 par rapport à 1996.

En Europe, le succès à l'éclosion de la Guifette moustac est différent en fonction des sites et des années. En effet en Iran, il est de 57 %, 83 % et 76% respectivement pour un groupe de la région de Zarrinkola et deux groupes de la région de Marzoonabad (**Amini-Nasab et al. 2004**), toujours en Iran, le succès à l'éclosion varie de 35% au lac Anzali et de 53% au lac Zarivar (**Barati et al. 2010**) et en Croatie, il est de 88% (96 nids) (**Muzinic et Délic 1997**).

En Australie, Smith et O'connor, *in* **Cramp et al.** (**1985**) ont estimé le succès à l'éclosion d'une colonie de Guifette moustac à 66%. Chez la Guifette noire *Chlidonias niger* en Amérique du Nord, le taux d'éclosion, a été estimé à 89% (**Servello 2000).**

Pour des espèces coloniales proches des guifettes, **Braby et al.** (**2001**) ont noté un succès à l'éclosion de 80% chez la Sterne des baleiniers *Sterna balaenarum* en Namibie, pour la Sterne caspienne *Sterna caspia*, il est de 81% (**Barlow et Dowding 2002**).

Pour toutes les espèces aviaires, les pertes au stade des œufs, sont d'origines diverses telles que l'infertilité des œufs, le prélèvement par la prédation, le prélèvement par les collectionneurs, le roulement des œufs hors du nid, suites aux dérangements causés par les braconniers ou par les scientifiques, une étude récente de **Braby et al.** (**2001**), a attribué la différence entre le succès à l'éclosion de la Sterne des baleiniers S*terna damara* de deux sites, aux dérangements au niveau d'un site par rapport à l'autre qui était sous protection. Le dérangement peut être du aussi du à l'effet de la densité qui en étant en dessous ou en dessus d'un certain seuil, peut être dramatique pour la colonie (**Antolos et al. 2006**).

Pour la Guifette moustac, les pertes sont causées par le roulement des œufs hors du nid, notamment lors des mouvements de panique (*panic flights)* des adultes incubateurs (**Coulson**

2002) à l'approche des intrus tels les prédateurs aériens et les humains (braconniers ou scientifiques).

Au niveau du lac Tonga, les intrusions notées, des prédateurs aériens, sont celles du Milan noir *Milvus nigrans,* du Grand corbeau *Corvus corvus* et celles du Busard des roseaux *Circus aeruginosus.* Elles sont en général infructueuses grâce à la vigilance des guifettes (**obs. pers**.) - appelées et à juste titre sentinelles des marais (**Hellio et Ingen 1991**) **-** mais occasionnent des pertes considérables en œufs qui roulent hors du nid ou dans l'eau.

La destruction des nids et de leurs contenus, fait occasionnellement suite au passage de braconniers qui cherchent à capturer des foulques ou des canards, qui se dissimulent au niveau de la nupharaie pour leur mue post-nuptiale, (**Bakaria 2002**).

Mais les effets les plus spectaculaires, sont dus aux facteurs climatiques. En effet, il est rapporté que les orages et l'élévation rapide des niveaux d'eau peuvent avoir des effets catastrophiques chez les espèces à nids flottants (Cuthbert 1954 ; Bergman et al. 1970 ; Gilbert et Servello 2005 *in* **Shealer et al. 2006**). Ils provoquent de façon directe la désintégration des nids, l'hypothermie des œufs et l'élévation du niveau d'eau provoque l'immersion des nids, de leurs contenus et de leur support.

La forte perte au stade œuf chez les Guifettes moustac a été causée par des fortes pluies (**Rizi 1994** ; **Bakaria 2002** ; **Amininasab et al. 2004**). Il en est de même pour une colonie de Guifette noire *Chlidonias niger* dans la province de British Columbia au Canada, où le vent a provoqué des vagues et une élévation des niveaux d'eau, ce qui a provoqué 27 % de pertes d'œufs (**Chapman-Mosher 1978**) et de fortes précipitations ont provoqué une perte de 37% des nids de Guifettes noires (Bailey 1977 *in* **Chapman-Mosher 1978**). Les effets des intempéries ont été notés pour une colonie de Sterne royale *Thalasseus maximus* (**Lenzi et al. 2010**) et pour une population de Savacou huppé *Cochlearius cochlearius* au Costa Rica (**Gómez et al. 2006**).

Les conditions météorologiques déterminent donc, le succès reproducteur parce qu'elles jouent non seulement un rôle direct dans la destruction des couvées (**Elkins 1996**), mais aussi

un rôle indirect sur la disponibilité des ressources, notamment des insectes (Robinson *et al*. 2002 ; Van Der Winden et Nesterenko 2003 *in* **Latraube 2006**).

Chapman-Mosher (**1978**) a remarqué une élévation du taux d'éclosion au cours de quatre années de suivi des colonies de Guifettes noires, coïncidant d'une part, avec la diminution de la pluviométrie en mai et juin et d'autre part, au contrôle des niveaux d'eau ce qui a diminué la submersion des nids.

Chez les oiseaux coloniaux, la désertion des nids et l'abandon des couvées peuvent également avoir lieu quand les parents, face au manque de nourriture, désertent les nids, même après la ponte complète, précocement dans la saison pour optimiser l'énergie dont en dépendent leur survie et leur investissement reproducteur futur. Par ailleurs, chez les espèces nidifuges (poussins émancipés thermiquement dès l'éclosion), la phase de la fonction des parents se limite à l'incubation et un simple gardiennage après éclosion (**Spee 2010**).

Nonobstant les pertes au stade œufs, le succès à l'éclosion chez la population de guifettes reste important et les pertes après éclosion, sont difficiles à déterminer, quoique les causes soient bien connues. En effet, après éclosion, les poussins sont sujets à la noyade, à la prédation, à l'hypothermie, à l'abandon du poussin issu du dernier œuf et à l'infestation des poussins par les parasites (**Cézilly et Hafner 1995**).

Dans la présente étude, les pertes au stade poussin, n'ont pas été quantifiées à cause du caractère semi-nidifuge des poussins de guifettes. En effet, à notre approche des îlots de nidification, les poussins s'éloignent de leurs nids et se mélangent en cherchant l'abri au dessous des feuilles de nénuphars, ou en nageant vers d'autres îlots, guidés par les parents.

En dépit de cet handicap, le succès de la reproduction a été calculé pour deux lots de 30 nids chacun (82%.96 et 84.64%, dans un lac artificiel Marzoonabad en Iran (**Amininasab et Ghahramanpouri 2011**). Ces taux confirment, dans une certaine mesure, l'hypothèse selon laquelle le taux du succès reproducteur est en général élevé chez les oiseaux coloniaux.

Le succès à l'éclosion chez la population de Guifette moustac au lac Tonga, n'est pas influencé par la date de ponte. Les couples qui s'installent tardivement ont autant de chance que les précoces, de mener leurs pontes à terme et avoir des taux d'éclosion aussi performants que les couples installés en début de saison. Ceci est valable pour chacune des années prise à part. Ce constat est signalé pour deux populations iraniennes (**Barati et al. 2011**) malgré la destruction des nids en fin de saison, résultant de l'accessibilité des nids, faisant suite au drainage du site.

La majorité des espèces aviaires, montre un déclin saisonnier du succès reproducteur et de la survie des poussins, selon plusieurs auteurs, ce déclin est inhérent à plusieurs facteurs tels que la détérioration des conditions environnementales **(**Perrins 1970 ; Norris 1993 ; Lepage et al. 1999 *in* **Semones 2003**), la dégradation des ressources alimentaires au cours de la saison, à l'inexpérience des couples tardifs, la variation de la pression de la prédation, le parasitisme (Sydeman et al. 1991 ; Ogden 1994 ; Martin 1996 ***in*** **Semones 2003**), les averses de l'été (Perrins 1966 ***in*** **Semones 2003**), la combinaison de certains de ces facteurs.

Chez le Héron gardeboeufs, **SiBachir et al. (2008**) trouvent que les couples précoces du Héron garde-bœufs *Bubulcus ibis*, produisent plus de poussins du fait qu'ils sélectionnent les meilleurs emplacements des nids (hauteurs des nids qui doivent être propices pour l'espèce). D'autres auteurs trouvent que le succès reproducteur peut être plus important ou égal chez les retardataires que les précoces à cause des attaques des prédateurs en début de saison, par exemple chez la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* (**Nisbet et Welton 1984** ; **Morris et al. 1976**).

Le seul facteur proximal interne, qui semble avoir un effet sur le succès reproducteur des guifettes, est la taille de ponte. En effet, malgré le nombre limité d'œufs pondus par femelle, généralement 3 et 2, rarement 4, les grandes pontes présentent un meilleur succès à l'éclosion. Cet effet est aussi rapporté par **Latraube** (**2006**), pour la population française de guifettes et chez une colonie de *Sterne pierregarin* au Canada (**Morris et al. 1976**). Il est le résultat de l'abandon des nids à un œuf, par le couple reproducteur, suite à une attaque de prédateur ou des congénères pilleurs de nids. Ceci a été démontré pour plusieurs espèces comme le Gobe-mouche noir *Ficedula hypoleuca* (**Järvinen 1999**), la Sterne naine *Sterna albifrons* (**Hong et**

al. 1998), le Goéland d'Hermann en Californie (**Velarde 1999**), l'Engoulevent à collier roux *Caprimulgus ruficollis* en Espagne (**Aragonés 2003)**, la Sterne pierregarin *Sterna hirundo* (**Morris et al. 1976**) et pour plusieurs espèces d'Ardéidés coloniaux **(**Rodgers 1980 (a,b) ; Tremblay et Ellison 1980 *in* **Pratt et Winkler 1985**).

La distance des nids par rapport à la berge du lac, n'a eu aucune influence sur le succès à l'éclosion pour les trois saisons et le même résultat a été noté chez la Guifette moustac en Pologne (**Minias 2011**) et chez la Sterne caspienne *Sterna caspia* (**Antolos et al. 2006**).

Les conditions météorologiques sur les sites de reproduction sont déterminantes, elles influencent sérieusement, le succès à l'éclosion. Les dégâts sont causés, d'une part, par la quantité de pluies et d'autre part, par leur qualité (puissance et durée dans le temps). Toutes les études sur cette espèce et sur ses semblables, montrent que les grosses pertes sont dues à ce facteur (**Sehhatisabet et Nezami 2006** ; **Paillisson 2008** ; **Bernard et Teyssier 2008**) pour la guifette moustac et (**Chapman-Mosher 1978**) pour la guifette noire.

La stabilité des paramètres de la reproduction de la colonie au niveau du lac Tonga, semble être assurée d'une part, par la qualité même de ce site qui constitue un habitat pour la reproduction et une zone d'alimentation offrant une gamme de proies tout au long de la saison de reproduction. Ceci permet aux guifettes, une optimisation du temps passé à la recherche de la nourriture. D'autre part, elle est due au régime alimentaire opportuniste, des guifettes (**Crawford 1977** et **Dostine et Morton 1989**).

En effet, les guifettes se nourrissent de différentes espèces proies de vertébrés et invertébrés, identifiées, à travers une analyse de 55 contenus stomacaux de guifettes de la région de l'Alligator rivers, située au Nord de l'Australie (**Dostine et Morton 1989**) et dont la plupart sont aquatiques ou avec des affinités aquatiques. Les invertébrés sont dominants par le nombre d'items alors que les vertébrés sont plus importants en termes de poids sec et représentés surtout, par de petits poissons.

D'après la même étude (**Dostine et Morton 1989**), l'analyse des proies a permis de les classées en six catégories indiquant que la guifette peut se nourrir dans différents milieux.

En effet, les proies peuvent être des invertébrés aquatiques, des invertébrés de la végétation flottante et émergée, des invertébrés terrestres, des amphibiens, des petits poissons de fond et des poissons de la végétation littorale.

Schifferli (**1955**) et **Swift** (**1960b**) relèvent qu'en Camargue les guifettes se nourrissent principalement de larves et adultes d'insectes aquatiques (grenouilles, têtards et des petites carpes), d'insectes qu'elles capturent en vol et des morceaux de plantes aquatiques.

En Hongrie (Hortobagy) et au lac Balaton, les oiseaux au nid sont principalement nourris de larves de dytiques, en ex URSS, elle se nourrit de quelques espèces de Coléoptères, de sauterelles, de grenouilles, de criquets, de fourmis et d'araignées (Borodulina, *in* **Cramp et al. 1985**). Elle peut se nourrir de souris *Mus musculus* en grand nombre (Hobbs, *in* **Cramp et al. 1985**). Le caractère opportuniste du régime alimentaire des moustacs a été démontré chez la Guifette noire (*Chlidonias niger*) consommatrice d'insectes, de poissons et de batraciens (**Cramp 1985**).

Au Tonga, le régime alimentaire n'a pas été étudié, mais les espèces pouvant constituer la nourriture de la guifette sont multiples. En effet, ce site est très riche en espèces d'invertébrés et de vertébrés. Les Odonates sont représentés par 22 espèces, appartenant à quatre familles: Lestidae, Coenagrillonidae, Aeshnidae et Libellulidae (**Saoueche 1993**) et les espèces de poissons sont, le Barbeau *Barbus callensis*, l'Anguille *Anguilla anguilla* et de Gambusie *Gambusia affinis* et beaucoup d'autres espèces d'invertébrés telles que, la sangsue *Hirudo medicinalis, Ostracoda, Osellus sp.,* une grande variété d'espèces d'Ephémeroptères, d'odonates, d'Hemiptères, de Coléoptères, d'espèces de Chironomidae et Ceratopogonidae. Par ailleurs, d'après **Morgan** (**1982**), la richesse spécifique des gastéropodes hisse le lac Tonga au premier rang de tous les sites visités en Algérie et en Tunisie.

Selon **Van der Winden** (**2004**), les poussins nécessitent des apports de calcium et de protéines, contenu dans les insectes et les poissons (ce qui contraint donc les adultes à exploiter à la fois les étangs et les prairies. Ainsi, la qualité du milieu environnant et sa structure ont une influence sur le succès de reproduction de la guifette noire. Enfin, Il y a peu d'information sur la durée d'élevage des oisillons par les parents. Dans la littérature, les

auteurs cités par **Cramp et al.** (**1985**) notent des durées de 20 à 24 jours, (**Géroudet 1972**), 23 jours et même 29 jours, pour des poussins élevés en captivité (**Cordonnier 1986**). Au Tonga, elle est de 19 à 20 jours (**obs. pers.).**

D'après Mees *in* **Cramp et al. (1985**), les juvénile de l'année restent dans leurs quartiers d'hivernage le premier été puis retournent sur les sites de nidification pour se reproduire à l'âge de deux ans. Cependant, suite à une opération de baguage, **Latraube et al. (2006**) ont montré que la reproduction est possible à partir de l'âge de un an.

La migration vers les quartiers d'hivernage en Afrique, commence au niveau du lac Tonga, en septembre. Néanmoins, un petit groupe d'une vingtaine d'individus hiverne dans la région et a été observé au Tonga, à l'Oubeïra, au Mellah et même au niveau du Lac des oiseaux. En Brenne (France) (**Trotignon 1989**) et en Camargue où l'hivernage de plusieurs dizaines d'individus a été noté.

La saison de la reproduction de la colonie de Guifette moustac dans son ensemble, depuis son apparition jusqu'à son départ vers ses quartiers d'hivernage a duré environ 22 semaines en 1996 et 20 à 21 semaines en 1997 et 2005. Ces durées sont incluses dans la fourchette établie par **Cramp et al.** (**1985**) qui rapportent que la migration du printemps pour le Paléarctique occidental, s'étale de mars à mai et la migration automnale de la fin juillet jusqu'à la fin octobre. Les zones d'hivernage de l'espèce pour le paléarctique, sont en général connues, mais ne sont pas bien déterminées pour la population algérienne du lac Tonga, faute de programme de baguage.

Tenant compte de la réussite de la reproduction, on peut confirmer la bonne qualité du lac Tonga pour la population de guifettes. Par ailleurs, le succès des guifettes est élevé par rapport à celui des autres colonies qui nichent dans d'autres zones géographiques, ce qui démontre que cette espèce en déclin modéré dans son aire de distribution géographique, trouverait un habitat particulièrement favorable à sa nidification au niveau du lac Tonga. Ce site semble offrir des conditions optimales de quiétude, de diversité des ressources trophiques, de protection contre les prédateurs terrestres et de disponibilité des matériaux de construction. La fréquentation massive par les touristes estivants reste modérée et épargne encore ce site, ce qui peut expliquer également la fidélité des guifettes.

III Matériel et méthodes d'étude

III.1 Etude des nids

III.1.1 Caractéristiques des nids

Bien que le rôle principal des nids de la faune aviaire est de donner aux œufs et aux poussins, un espace approprié pour se développer, une protection des oisillons contre les prédateurs et les aléas environnementaux, jusqu'à leur envol (**Elkins 1983**), il y a une grande variation entre les différentes espèces dans la construction du nid (tailles, formes, emplacements et modes d'utilisation) (**Collias et Collias 1984** ; **Hansell 2000**).

Il est généralement possible de distinguer les espèces par les caractéristiques de leurs nids, mais cela ne signifie pas qu'il n'y a pas de variations intraspécifiques, au contraire, la variation géographique de la quasi-totalité des caractéristiques des nids a été montrée chez certaines espèces (**Schaefer 1976** ; **Kern 1984** ; **Kern et Van Riper 1984**).

En outre, la variation de la taille et de la structure des nids a également été étudiée au sein des populations, avec des résultats suggérant un sens fonctionnel complexe des nids en particulier pour la capacité des espèces à répondre à l'évolution des facteurs de l'environnement (**Palomino et al. 1998** ; **Powell et Rangen 2000** ; **Alabrudzińska et al. 2003** ; **Herranz et al. 2004** ; **Alvarez et Barba 2008** ; **Moreno et al. 2008**).

Plusieurs idées, qui ne sont pas mutuellement exclusives, ont été proposées pour expliquer la signification fonctionnelle de la variation intra-population dans la taille et la construction des nids. En effet, **Collias et Collias** (**1984**) ont souligné que la fonction la plus fondamentale d'un nid est de servir comme structure stable pour l'élevage des oisillons. La stabilité dépend évidemment des propriétés du support des nid, du milieu et de la disponibilité de matériaux de construction et la combinaison de ces facteurs pourrait déterminer les caractéristiques d'un nid, y compris sa taille.

Une autre idée est que la taille du nid permet, un confort thermique pour les œufs et les oisillons en développement par leur isolation de l'environnement externe (**Kern 1984**).

D'autres auteurs ont suggéré que la variation dans la taille des nids correspond aux prévisions de la taille de la couvée (**Snow 1978** ; **Hansell 2000**).

Chez certaines espèces qui nichent dans des trous, la taille du nid peut être le résultat d'un certain équilibre entre le risque de prédation, la possibilité de subir les effets des intempéries et des raisons d'hygiène (**Wesolowski et al. 2002** ; **Alabrudzińska et al. 2003** ; **Mazgajski et Rykowska 2008**).

La taille des nids est également suggérée comme étant un indicateur de la qualité des parents et une base d'un ensemble d'hypothèses sur ses fonctions sociales et sexuelles (**Palomino et al. 1998** ; **Herranz et al. 2004** ; **Tomas et al. 2006** ; **Alvarez et Barba 2008**).

Pour remplir son objectif ultime de fournir une plate-forme de support pour les œufs et la sécurité des oisillons pendant leur développement, le nid de la guifette moustac *Chlidonias hybrida*, est une structure construite sur plantes flottantes (ou directement sur la végétation aquatique qui émerge, suite à la baisse du niveau d'eau), qui doit normalement être suffisamment stable et hydrodynamique pour résister aux fluctuations des niveaux d'eau. Les propriétés hydrodynamiques des nids dépendent de la composition des matériaux et de la taille qui peut être modifiée en fonction de la nature du support de l'ensemble de la structure.

Le choix de l'emplacement des nids dans les colonies est susceptible d'être liée à la distribution des ressources alimentaires et des matériaux pour la construction des nids et par conséquent, de surfaces d'eau libre et des îlots de végétation. L'emplacement des nids détermine le type du substrat du nid, avec différents matériaux nécessaires à sa construction. La structure adéquate du nid dépendra donc des plantes utilisées pour sa construction, ces plantes reflèteront directement la taille et la forme du nid.

En général, nous émettons l'hypothèse que la variable (taille et forme) des nids de la guifette moustac est un trait fonctionnel qui est optimisé par le choix du matériel végétal par les oiseaux adultes en fonction de la disponibilité des matériaux de construction, des substrats et des sites de nidification à l'intérieur de la colonie.

Nous supposons que la taille et la composition du nid devraient être différentes si les conditions écologiques sont différentes entre années. Nous, nous attendons à ce que la taille et la forme des nids seront mises en corrélation avec leur composition, en fonction de la saison de reproduction, de l'emplacement de la colonie et de la position dans le site de nidification.

III.1.2 Méthodes

L'analyse des nids a commencé à partir de la fin du mois de mai, nous les avons cherché au niveau des herbiers flottants, notamment ceux du nénuphar blanc *Nymphaea alba* (**Photo 4a et b**).

Photo 4 (a et b) : Parties de la nupharaie au niveau du lac Tonga

(Cliché :Bakaria 2006)

Les nids échantillonnés ont été marqués individuellement, inspectés et décrits en détail et les plantes qui les composent ont été identifiées dans les 10 jours suivant la date de la première ponte des œufs: 88 nids en 1996, 89 en 2005 et 86 en 2006 (**Photo 5**).

Photo 5 : Marquage des nids

Pour exploiter au mieux les résultats, concernant les nids,

- Nous avons calculé la fréquence d'occurrence de chacune des espèces de plantes qui composent les nids. Cet indice écologique représente le rapport exprimé en pourcentage du nombre de prélèvements où cette espèce est notée au nombre total de prélèvements effectués et en termes de constance, **Dajoz (1985)** distingue trois groupes.

- Les espèces du premier groupe sont qualifiées de constantes lorsqu'elles se retrouvent dans 50% ou plus des relevés effectués dans une même communauté.
- Celles du second groupe sont accessoires car elles ne sont présentes que dans 25 à 49% des prélèvements.
- Les espèces accidentelles ont une fréquence d'occurrence allant de 10 à 24%.
- Les espèces très accidentelles ou sporadiques ont une fréquence inférieure à 9%.

- Nous avons pris en compte les paramètres suivants :

- Le diamètre externe de la plate-forme du nid,
- Le diamètre interne (celui de la coupe du nid)
- La profondeur de la coupe ont été mesurés.
- Les proportions des plantes dans chaque nid par rapport au volume total du nid ont été évaluées.

- La distance qui sépare les nids de la rive du lac a été estimée (distance par rapport à la berge).
- La distance inter-nids, (le plus proche voisin).
- La position des nids au niveau des îlots (patchs) de végétation (centre, périphérie ou à la surface de l'eau) ont été enregistrés.

Les traits biométriques des nids sont liés entre eux et reflètent deux aspects ; la taille et la forme du nid, nous avons calculé les composantes principales basées sur, le diamètre du nid, le diamètre de la coupe du nid et la profondeur du nid et ce pour obtenir deux indices, celui de la taille (SSPC1) et celui de la forme (SSPC2).

De même, nous avons extrait trois composantes principales de la composition des pourcentages des différentes espèces de plantes utilisées dans la construction du nid. Nous avons appliqué la rotation Varimax dans les calculs des principales composantes de ces deux types et nous n'avons gardé que les éléments qui représentaient assez de variations, tels que mesurés par les valeurs propres supérieures à 1.

Les données ont été analysées à l'aide de différents modèles de l'analyse de variance (ANOVA) et de corrélations. Les analyses ont été effectuées avec l'application des logiciels : **R 2.6.0**, **Minitab** et pour certains graphes nous avons utilisé **Excel**.

III.2 Etude des œufs

III.2.1 Caractéristiques des œufs

Les paramètres biométriques des œufs (longueur, largeur, poids et volume) permettent d'estimer l'énergie du contenu d'un œuf (Romanoff et Romanoff *in* **Ojanen et al. 1978**), d'estimer la composition et l'âge d'une population (**Coulson 1963**), de comparer les différentes espèces d'oiseaux (Väisänen, 1969 et 1977 ; Manning 1978 *in* **Ojanen et al. 1978b**), de révéler la chronologie des dates de ponte et la survie des poussins après éclosion (Parsons, Lundberg et Väisänen *in* **Ojanen 1983** ; Schifferli, Bolton, Smith et Brown, **Zduniac et Antczac 2003** ; Williams *in* **Encabo et al. 2002** ; Magrath, Smith et al. Smith et Bruun *in* **Yosef et Zduniac 2004**), d'estimer le poids frais des œufs (**Hoyt 1979**) et la durée

écoulée depuis la ponte et de connaître la date probable d'éclosion (O'malley et Evans, Furness et Furness *in* **Ojanen 1983**).

Les dimensions des œufs peuvent également être utilisées dans l'analyse de l'évolution d'une espèce dans le temps notamment par rapport aux changements climatiques. Les études sur la taille des œufs ont évolué du descriptif aux analyses statistiques des dimensions et des poids (Preston et Preston, Kendeigh et al. Väisänen *in* **Ojanen et al. 1978b**).

Plusieurs facteurs peuvent affecter l'évolution de la taille des œufs chez les oiseaux, comme, la disponibilité de la nourriture pendant la formation de l'œuf jusqu'à l'éclosion (**Mills 1979** ; **Ojanen et al. 1978**), la condition physique des femelles ainsi que la disponibilité alimentaire (Huxley, Heïnroth, Lack, Rahn et al. *in* **Ojanen 1983** ; **Ojanen et al. 1978**), l'âge de la femelle peut également influencer la taille des œufs (Coulson et Thomas; Wendeln, 1997 *in* **Ojanen 1983**), **Mills 1979)**, la pression de la prédation, le rang et le développement de l'œuf avant l'éclosion, la durée d'incubation (Heinroth et al. *in* **Ojanen et al. 1978b**), la latitude (**Encabo et al. 2002**) et enfin la taille de la ponte.

Par ailleurs, la variation de la taille de ponte et la taille des œufs chez les oiseaux a reçu une attention considérable par les scientifiques**.**

La taille des œufs au sein d'une même espèce peut varier en fonction de la saison, de la taille de ponte, de la position de l'œuf (rang) dans la séquence de ponte. Ces variations intraspécifiques de la taille des œufs ont été démontrées pour plusieurs espèces (Manning, *in* **Ojanen et al. 1978b**).

En effet, différentes espèces ont développé différentes tailles des œufs comme réponse à des conditions environnementales. C'est aussi présumé que la sélection naturelle mène aux variations entre femelles (**Väisänen et al. 1972**) c'est à dire que les femelles s'adapteraient différemment à des environnements différents, ainsi, des variations de la taille des œufs au sein d'une même espèce peuvent par conséquent exister.

Les variations des tailles des œufs sont étudiées en inspectant les mécanismes avec les facteurs internes et externes.