

ARTICLE ORIGINAL

Evolution de la sélectivité alimentaire chez la caille des blés captive en période estivale*

par

O. COMBREAU et J.C. GUYOMARC'H**

SUMMARY : Seasonal variation of food selectivity in captive European quail (*Coturnix coturnix coturnix*).

Food choice of captive European Quail has been studied in the laboratory from May until October. We measured the time devoted by adult males and females to three types of food resources — seeds, green leaves and arthropods — and we quantified the dry weight of food ingested during several cycles of diurnal activity for the different food types. Green leaves never represented more than one third of the food pecked. The quantity of green leaves peaked at the beginning of the reproductive period, then declined rapidly, and reached a minimum, especially in laying females. This is very different from what is known in Partridges.

There was a marked increase of arthropods (meal worms) in the diet of subjects of both sexes during reproduction. It may be concluded that there is a direct adverse effect of pesticides on summer reproductive abilities in adult *Coturnix* Quail.

Post nuptial moult induced a complete change in food choice. Seeds are the dominant item in the diet; a process which could also prepare the following autumn migration.

Key-words : European quail (*Coturnix c. coturnix*); food selectivity; annual cycle; physiological determinants; migration; reproduction; moult.

* Manuscrit reçu le 28 avril 1989.

** U.R.A. 0373. Université de Rennes I. Laboratoire d'Ethologie. Campus de Beaulieu. Avenue du Général Leclerc. F-35042 RENNES Cédex. France.

INTRODUCTION

Les effectifs européens des populations reproductrices de cailles des blés (*Coturnix coturnix coturnix*) ont considérablement régressé depuis quelques décennies (MOREAU, 1951; MENDELSON *et al.*, 1969). C'est un phénomène qui a touché dans la même période tellement d'espèces d'oiseaux inféodées aux agro-écosystèmes que les hypothèses courantes mettent systématiquement en avant l'affaiblissement des ressources alimentaires consécutif aux traitements phytosanitaires. Les travaux d'écologie appliquée consacrés aux phasianidés ont confirmé ce point de vue (POTTS, 1986; HUDSON et RAND, 1988). Ils démontrent le rôle majeur de l'abondance des arthropodes sur la croissance et la survie des poussins (POTTS, 1980; GREEN, 1984; SERRE et BIRKAN, 1987). A contrario, POTTS écrit « on ne peut pas mettre en évidence que les changements dans le niveau des ressources en rapport avec les pesticides aient un effet sur le poids et la survie des perdrix grises adultes » (1970, 1986); et des biologistes assurent que les facteurs extrinsèques ne touchent pas sensiblement la survie des adultes d'oiseaux gibier (HUDSON et RAND, 1988).

Cependant, chez la caille des blés — espèce migratrice — les problèmes se posent différemment de ceux des galliformes qui ont suscité tous ces travaux. Les populations sont exposées à tous les changements qui ont touché leurs habitats de nidification mais également les zones subtropicales d'hivernage. Nous savons aujourd'hui que la phase estivale des populations « européennes » s'inscrit dans un cycle spatio-temporel complexe (SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1988). La succession même des épisodes sexuels et migratoires engendre de fortes contraintes vis-à-vis des besoins énergétiques et nutritionnels.

Les conditions physiologiques apparaissent en effet aujourd'hui comme le déterminant essentiel de la quantité et de la qualité des ressources recherchées (MOSS, 1972; SAVORY, 1983). Ainsi, la mue requiert-elle une consommation supplémentaire d'énergie atteignant environ 20 % du métabolisme de base (WALSBERG, 1983). Cette exigence se complique par des besoins spécifiques en amino-acides sulfurés (KENDEIGH *et al.*, 1977). Dans la pleine période de ponte, on estime que les besoins journaliers nouveaux des femelles atteignent 126 % du métabolisme de base chez les galliformes et 180 % chez les ansériformes (RICKLEFS, 1974). La cane colvert fourrage deux fois plus que son partenaire mâle dans cette période (DWYER et coll., 1979). L'élaboration des œufs induit la consommation préférentielle d'aliments riches en protéines (MOSS, 1972; GARDARSSON et MOSS, 1970; HOLCOMBE et coll., 1976) et/ou en calcium (SADLER, 1961; HARPER, 1964; KOPISCHKE, 1966; HERZOG, 1978; SAVORY, 1983). On peut observer des choix différents chez des oiseaux recherchant des formes d'énergie directement utilisable (hydrates de carbone) pour parader (GARDARSSON et MOSS, 1970) ou pour résister au froid de l'hiver (LINDEN, 1984).

Tous ces résultats soulignent à quel point les connaissances actuelles sur le régime alimentaire des cailles paléarctiques sont insuffisantes. Elles reposent pour l'essentiel sur l'analyse de jabots recueillis en Hongrie (KEVE *et al.*, 1953) et au Japon (KIYOSU, 1908 *in* TAKA-TSUKASA, 1935) dans la période prémigratoire automnale. Ces études mettent en évidence une importance prépondérante des graines, importance qui s'accorde bien avec l'accumulation lipidique caractérisant cette période; qui s'accorde également avec la disponibilité élevée de ce type de ressources à la fin de l'été.

Cependant, pour s'en tenir à la période du cycle annuel ou les cailles fréquentent nos régions (avril à octobre), on peut définir quatre autres phases successives pouvant requérir des besoins particuliers :

- Une phase transitionnelle de fin de migration pour ceux des oiseaux qui ne sont pas encore établis (avril-mai);
- Une phase d'investissement reproducteur intense (mai à juin-juillet);
- Une phase parentale où seule les femelles sont impliquées;
- Une phase de mue post-nuptiale (août-septembre).

On ne peut pas en l'état apprécier dans quelle mesure les adultes et leurs capacités reproductrices souffrent ou non des conditions d'environnement offertes par les agro-systèmes de nos régions. C'est pourquoi nous avons entrepris au laboratoire une étude quantitative approfondie sur l'évolution saisonnière de la sélectivité alimentaire des cailles des blés adultes en rapport avec les conditions physiologiques impliquées lors des différentes phases estivales du cycle annuel.

L'observation directe du comportement alimentaire d'oiseaux captifs est présentée parfois comme une méthode d'appoint destinée à conforter des hypothèses émises à partir d'observations de terrain (CHAPPUIS et DIDILLON, 1987). Elle est pourtant irremplaçable si l'on veut connaître le statut des consommateurs. Au delà des problèmes techniques posés par l'élevage, la difficulté majeure réside certainement dans la capacité de l'espèce considérée à exprimer dans les conditions offertes un cycle vital et reproducteur conforme au cycle saisonnier naturel. La caille des blés constitue certainement de ce point de vue un matériel qui se prête remarquablement à ce type d'approche : accumulations lipidiques, phases migratoires, reproductrices et mues se succèdent en effet dans notre élevage parallèlement à leurs manifestations naturelles (SAINT-JALME et coll., 1986).

MATERIEL ET METHODE

Les oiseaux

Il s'agit de cailles des blés (*Coturnix c. coturnix*) écloses au laboratoire (cf SAINT-JALME et coll., 1986). Huit à dix mâles et huit à dix femelles sont sélectionnés en avril pour l'homogénéité de leur statut morpho-physiologique dans un pool d'oiseaux ayant hiverné en groupe dans une grande volière extérieure (photopériode naturelle 48° de latitude nord). Quinze jours avant le début des tests, les cailles sont équipées d'une marque alaire colorée permettant de les identifier à distance et sont transférées dans les compartiments individuels d'une batterie d'élevage. Les oiseaux reçoivent une alimentation mixte composée de grains de blés et d'un granulé commercial à base de céréales supplémentées en protéines animales¹. La photo-période restera celle de l'alternance naturelle jour-nuit en Bretagne jusqu'à l'équinoxe d'automne.

Les ressources

Dans les agro-systèmes céréaliers qui constituent son habitat de prédilection, la caille des blés est confrontée à trois grandes classes d'items alimentaires :

- les parties épigées des végétaux : feuilles, fleurs, plantules...
- les fruits, graines, baies...
- les invertébrés : vers, mollusques, et surtout arthropodes.

¹ Formule : maïs, mélasse, soja, poisson, luzerne déshydratée, graines de soja floconnées, C.M.V.

Sur la base d'observations antérieures (GUYOMARC'H et COMBREAU, 1989), il a été décidé de représenter ces classes par deux espèces différentes quand cela était possible. Il fallait aussi, dans la perspective d'un suivi de longue durée, que les ressources soient disponibles toute l'année. En conséquence, les items alimentaires suivants ont été retenus :

- deux espèces de plantes en bon état de développement végétatif :
 - une caryophyllacée : le mouron des oiseaux (*Stellaria media*)
 - une papilionacée : le trèfle rampant (*Trifolium repens*)
- deux espèces de graines dépouillées de leur enveloppe :
 - une graminée : le millet (*Millium sp.*)
 - une polygonacée : le sarrasin (*Polygonum fagopyrum*)
- une seule espèce animale, le coléoptère *Tenebrio molitor* à l'état larvaire.

Situation de test et protocole expérimental

Nous avons opté pour un mode de confrontation entre les oiseaux et les ressources qui simule les conditions naturelles (cf. GUYOMARC'H et COMBREAU, 1989). Les caillies sont donc placées dans une situation de choix simultané entre les items alimentaires retenus. Ceux-ci sont disposés dans un grand terrarium de 18 m² qui permet de faire évoluer les oiseaux en situation interactive non-stressante (4 à 6 sujet de même sexe). Les comportements sont quantifiés au cours de plusieurs séquences dépassant chacune largement la période des cycles ultradiens d'activité pour l'espèce (environ 90 à 120 minutes, HEMON et coll., 1986). Les caillies sont privées d'alimentation la veille de leur passage en observation pour stimuler l'exploration.

On utilise des plateaux de 0,2 x 0,2 mètres pour présenter séparément les graines et les larves de ténébrions. Celles-ci sont fractionnées en dix ou douze morceaux avant le début des tests pour réduire la différence de taille avec les graines et également pour éviter leur enfouissement dans le terreau. Les cinq ressources distinctes sont disposées par entités groupées : 3 plateaux + 2 pots enterrés laissant apparaître les plantes sous leur aspect naturel, dans toutes les parties explorées du terrarium.

Le reste de la surface est occupé par une litière stérile de terre et de feuilles mortes, jonchée de quelques rameaux feuillés de laurier taïn et de romarin (non consommés) permettant aux oiseaux de remiser tranquillement.

Tableau I. Caractéristiques des items présentés. Les poids secs sont obtenus par passage à l'étuve à 110 °C pendant 24 h. Les pourcentages de réussite (coups de bec efficaces) et les coefficients de temps (temps moyen pour donner un coup de bec) sont établis sur des séquences filmées.

Item	Unité	Poids sec (g)	% Réussite	Coef. Temps (s)
TREFLE	1 foliole	0,0039	43	0,629
STELLAIRE	1 feuille	0,0014	71	0,504
TENEBRION	1/10 larve	0,0094	31	0,671
MILLET	1 caryopse	0,0044	80	0,246
SARRASIN	1 akène	0,0159	57	0,380

On note le nombre de coups de bec délivrés par chacun des oiseaux sur chacun des items proposés. Ces nombres sont ensuite transformés en poids sec ingéré et en durée d'alimentation de la manière suivante (**tabl. I**) :

- **poids secs** : On a filmé au caméscope des séquences de picorage délivrées par plusieurs oiseaux sur les différents items. L'analyse des séquences a permis d'évaluer le pourcentage d'ingestion effective vis-à-vis du nombre des tentatives de prises réalisées. On multiplie alors les nouvelles valeurs ainsi pondérées par le poids sec moyen d'une unité alimentaire.
- **durée** : Il s'agit ici de calculer la durée totale investie dans chaque classe d'item, indépendamment des taux d'ingestion. Les mêmes séquences filmées nous ont permis de mesurer le temps investi dans l'exploitation des différentes ressources proposées en fonction du nombre de coups observés. Une telle durée est affectée par la forme des prises et des mandibulations et par les intervalles (déglutition, observation, réorientation et préparation du coup suivant). Cependant, nous avons exclu ici les arrêts transitoires qui intervenaient ponctuellement du fait d'un élément stressant entre deux séries de coups (les bruits notamment). Nous avons également écarté les périodes trop prolongées d'examen et de réorientation qui apparaissaient de temps à autre dans l'exploration des parties feuillées. Par ailleurs, nous avons volontairement omis le temps d'approche de l'item et la durée nécessaire à sa reconnaissance. Les coefficients calculés à partir de ces séquences filmées considèrent donc des séries de coups de bec et minimisent par conséquent l'investissement temporel réel, en particulier pour ce qui concerne les végétaux verts.

Toutes les caractéristiques morpho-physiologiques et comportementales susceptibles de préciser le statut des oiseaux testés sont relevées régulièrement. Le poids, l'adiposité (mesurée sur les bandes pectorales sous-cutanées), la largeur de la fente cloacale, la mue, la ponte, les comportements sexuels, chants, parades etc. (**fig. 1 et 2**).

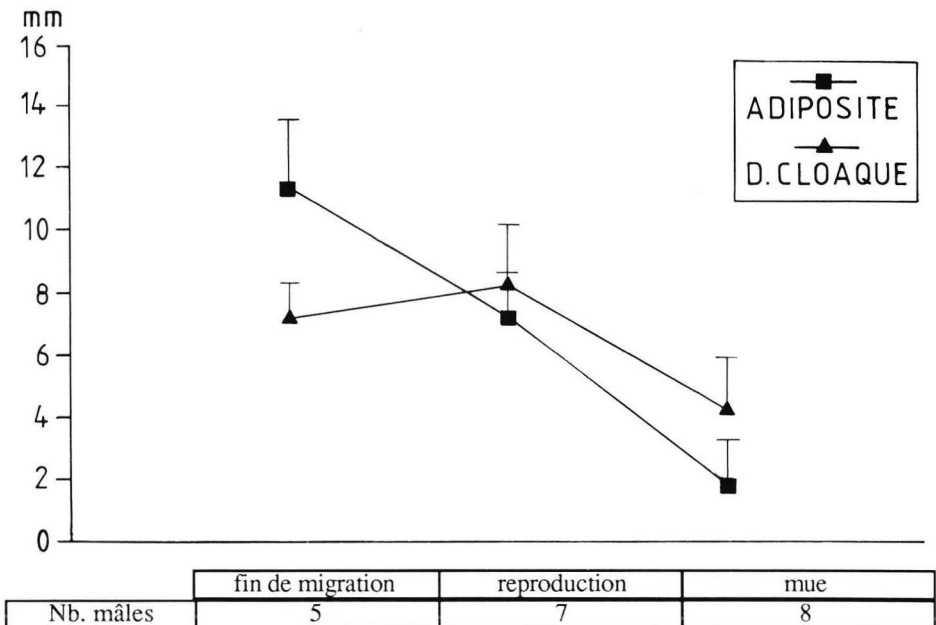


Fig. 1. Mâles : évolution saisonnière des critères morpho-physiologiques retenus.

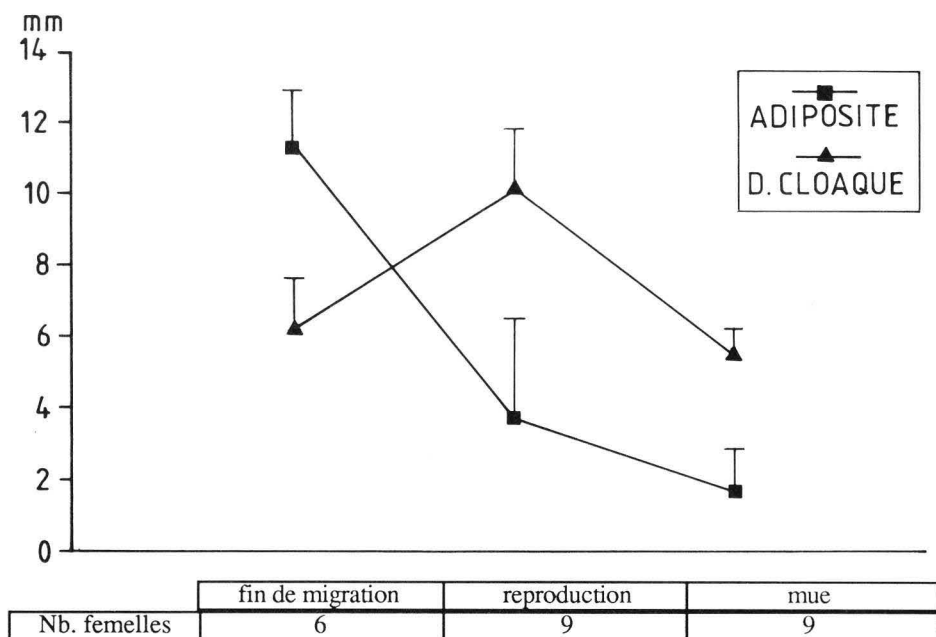


Fig. 2. Femelles : évolution saisonnière des critères morpho-physiologiques retenus.

Les tests ont été réalisés durant les périodes du 09 au 20 mai, du 17 au 21 juin, du 05 au 10 août, du 21 au 27 septembre et du 21 au 25 octobre.

Tous les oiseaux sont observés plusieurs jours, pendant au moins six heures pour chacune de ces périodes. En fonction de l'évolution individuelle des critères retenus ci-dessus, ils sont affectés a posteriori à une classe, la plus homogène et la mieux définie possible dans le cycle saisonnier.

Traitement des données

A partir du moment où les cailles testées se déplacent activement et librement dans le terrarium, l'accès aux différents items est équiprobable. De même, les résultats antérieurs ayant démontré que les oiseaux choisissent préférentiellement une espèce dans chaque classe (graine, végétal vert..., GUYOMARC'H et COMBEAU, 1989), on considérera que l'accès aux trois classes proposées est équiprobable. On peut donc analyser le comportement individuel des cailles à l'aide du test de χ^2 appliqué aux coups donnés sur chaque classe.

Un test de corrélation non paramétrique entre les sujets expérimentés (« KENDALL coefficient of concordance W ») nous permettra d'apprécier si les oiseaux appartenant au même groupe physiologique se comportent d'une manière homogène.

Les différences entre comportements alimentaires exprimés sur chacune des trois classes principales au niveau supra-individuel feront l'objet d'une analyse de variance (« FRIEDMAN two-way analysis of variance ») complétée à l'occasion par un « WILCOXON matched-pairs signed-rank test ».

les différences quantitatives de consommation entre les sexes et/ou d'une période à l'autre pour un sexe donné seront comparées à l'aide d'un « MANN et WITHNEY bilatéral ».

RESULTATS

a. Les oiseaux en fin de migration (tabl. II et III)

Cinq mâles et six femelles répondant aux critères retenus ont subi les séries de tests expérimentaux entre le 09 et le 20 mai. L'adiposité est encore forte mais la dimension de la fente cloacale atteste que la maturation gonadique est déjà bien avancée. A l'exception d'un mâle, les oiseaux consomment au moins deux classes d'items et sont tous individuellement sélectifs ($\chi^2 > 9,21$; ddl = 2; $p < 0,001$) mais il n'y a pas de convergence dans leurs choix. Au contraire, les résultats obtenus par ces oiseaux sont très divers et montrent avant tout l'importance des différences interindividuelles dans l'expression des choix alimentaires. Les mâles semblent plus attirés que les femelles par le végétal vert où ils trouvent une remise qui les soustrait à la vue de leurs conspécifiques, ce qui a pour effet d'abaisser l'intensité des conduites agonistiques. Retenons malgré tout que les femelles mangent plus que les mâles (MANN-WITHNEY bilatéral; $p < 0,05$).

b. Les oiseaux reproducteurs (tabl. II et III)

Toutes les femelles qui répondent aux critères sont sélectives dans la mesure où elles consacrent les 2/3 de leurs actions de prélèvement et/ou de leur temps de prélèvement à une seule classe d'items. Cette sélectivité est partagée en ce sens que huit femelles sur neuf (neuf sur neuf en durée) expriment des choix semblables (KENDALL coefficient of concordance W; S = 128; $p < 0,01$). En terme de poids sec ingéré, on observe une nette tendance de consommation vers les ténébrions bien que la différence avec les graines ne soit pas significative (WILCOXON matched-pairs signed-rank test : T = 14; N.S).

Si l'on compare ces performances à celles du stade précédent, la fréquence des coups donnés sur les ténébrions a bien augmenté (MANN et WITHNEY bilatéral : U = 3,5; $p < 0,02$) mais pas celle des coups portés sur les graines (U = 24,5; N.S) malgré l'augmentation moyenne générale des coups de bec totaux (U = 9,5; $p < 0,05$).

Sept mâles peuvent être considérés comme des reproducteurs actifs quoique non appariés. Ils manifestent un niveau d'activité alimentaire supérieur à celui du stade précédent (de 45 à 100 coups par période de deux heures; MANN-WITHNEY bilatéral : U = 6; $p = 0,07$). Ils ne sont plus différents des femelles de ce point de vue (MANN et WITHNEY bilatéral : U = 13,5; N.S).

Tous les sujets sont encore individuellement sélectifs ($\chi^2 > 9,21$; ddl = 2; $p < 0,001$). Il y a au moins 71 % des coups donnés sur une seule classe d'items. Mais il n'y a pas d'homogénéité supra-individuelle dans l'ordre des préférences exprimées ni par conséquent de préférence pour une catégorie d'aliment (FRIEDMAN : $\chi^2 = 2,00$; N.S). Néanmoins, on peut observer que 4 mâles sur 7 donnent un maximum de coups et consacrent plus de 80 % de leur temps d'alimentation aux fragments d'invertébrés. En dépit de l'hétérogénéité des préférences, la consommation de ténébrions a vraiment augmenté depuis la première période, en valeurs absolues (MANN et WITHNEY bilatéral : U = 0; $p < 0,01$) mais également en pourcentage (U = 4; $p < 0,03$).

Tableau II. Préférences alimentaires des mâles. G : millet + sarrasin; T : fragments de larves de ténébrions; V : Stellaire intermédiaire + trèfle rampant.

Mâles	Coups de bec (%)			Poids sec (%)			Temps investi (%)			Total des coups (2 h d'obs. moy.)	Nb. d'oiseaux testés	
	G	T	V	G	T	V	G	T	V			
Fin de migration	M	45,0	20,8	34,2	62,6	23,6	13,8	35,2	28,2	36,6	44,8	5
	σ	35,3	26,3	35,1	31,5	31,2	14,3	37,7	35,7	37,5	27,3	
	Friedman	$\chi^2 = 0,70$		N.S	$\chi^2 = 2,70$		N.S	$\chi^2 = 0,10$		N.S		
Reproduction	M	29,7	54,1	16,1	38,0	53,6	8,4	21,8	61,6	16,6	99,5	7
	σ	34,4	36,6	25,2	38,4	37,2	16,6	29,8	36,5	25,2	55,2	
	Friedman	$\chi^2 = 2,00$		N.S	$\chi^2 = 2,57$		N.S	$\chi^2 = 2,00$		N.S		
Mue	M	89,6	10,2	0,125	92,0	8,0	0	79,2	20,3	0,37	102,8	8
	σ	11,1	10,8	0,351	8,6	8,6	0	18,7	18,2	0,74	70,4	
	Friedman	$\chi^2 = 14,25$		$p < 0,0001$	$\chi^2 = 14,25$		$p < 0,0001$	$\chi^2 = 15,06$		$p < 0,001$		

Tableau III. Préférences alimentaires des femelles. G : millet + sarrasin; T : fragments de larves de ténébrions; V : Stellaire intermédiaire + trèfle rampant.

Femelles		Coups de bec (%)			Poids sec (%)			Temps investi (%)			Total des coups (2 h d'obs.)	Nb. d'oiseaux testés
		G	T	V	G	T	V	G	T	V		
Fin de migration	M	43,6	32,3	24,1	55,2	31,2	13,6	33,8	40,2	26,0	112,7	6
	σ	37,1	36,0	32,4	43,5	34,5	25,8	29,8	36,4	31,9	81,5	
Friedman		$\chi^2 = 0,33$		N.S	$\chi^2 = 1,33$		N.S	$\chi^2 = 0,33$		N.S		
Reproduction	M	23,1	74,6	2,2	35,6	63,7	0,6	14,1	84,1	1,7	140,2	9
	σ	21,0	21,1	2,4	25,0	25,0	10,7	14,6	15,0	2,1	25,9	
Friedman		$\chi^2 = 14,22$ p < 0,001			$\chi^2 = 12,66$ p < 0,001			$\chi^2 = 16,22$ p < 0,001				
Mue	M	80,4	17,6	1,8	87,5	12,0	0,4	69,6	27,4	2,8	171,8	9
	σ	21,4	21,6	2,2	16,3	16,3	0,7	23,7	23,6	3,5	117,6	
Friedman		$\chi^2 = 14,22$ p < 0,001			$\chi^2 = 14,25$ p < 0,001			$\chi^2 = 14,22$ p < 0,001				

c. Les cailles en mue (tabl. II et III)

Ces oiseaux sont caractérisés par le renouvellement en cours des rémiges, par une adiposité très faible (environ 2 mm) et une taille de cloaque réduite (5 mm).

- Les femelles :
l'intensité moyenne des comportements alimentaires des neuf femelles concernées augmente légèrement, passant de 140 à 172 coups par période de deux heures mais c'est surtout la variance interindividuelle qui augmente. En termes de fréquence de coups portés, aussi bien qu'en investissement temporel, les femelles répartissent leurs comportements alimentaires de la même manière (KENDALL : $S = 128$; $p < 0,01$). Les graines sont largement préférées aux ténébrions (Wilcoxon : $p < 0,01$), recevant plus de 75 % des coups de bec pour huit cailles sur neuf; significativement préférées également aux végétaux verts (Wilcoxon : $p < 0,01$). Par rapport au stade précédent (ponte) les actions sur les ténébrions ont diminué (MANN et WITHNEY bilatéral : $U = 1$; $p < 0,01$) et les actions sur les graines ont augmenté (MANN et WITHNEY bilatéral : $U = 13$; $p < 0,02$), les végétaux verts restent très peu touchés.
- Les mâles en mue ($N = 8$) :
ils se comportent cette fois d'une manière très comparable à celle des femelles dans le même état. La fréquence globale de leurs prises n'est pas différente (MANN et WITHNEY bilatéral : $U = 23$; N.S.). Ils se comportent aussi comme une entité homogène dans la répartition de cet effort (KENDALL; $S = 114$; $p < 0,01$), choisissant tous les graines en priorité (WILCOXON : $p < 0,01$ pour la comparaison graine-végétal et graine-ténébrion). Les végétaux verts qui ont significativement baissé en consommation depuis le stade précédent (MANN et WITHNEY bilatéral : $U = 6,5$; $p < 0,02$) sont complètement négligés.

CONCLUSION

Nous avons étudié les prélèvements alimentaires de cailles des blés confrontées à trois classes naturelles de ressources : les graines, les plantes herbacées et les arthropodes. Les espèces ont été choisies pour leur représentativité et parce qu'elles avaient fait l'objet de préférences alimentaires préalables (GUYOMARC'H et COMBREAU, 1989). Les résultats obtenus montrent que les cailles européennes traversent de mai à septembre, au moins trois périodes biologiques auxquelles semblent s'associer des orientations spécifiques du comportement alimentaire.

En période transitionnelle pré-nuptiale, c'est la diversité des choix qui prévaut aussi bien chez les mâles que chez les femelles. Les cailles sont sélectives mais les priorités individuelles sont différentes : 5/11 préfèrent les graines, 4/11 les invertébrés et 2/11 les végétaux.

Si les critères physiologiques choisis confèrent une bonne homogénéité apparente à ce groupe, les réserves dont disposent encore ces oiseaux (lipides élevés) peuvent représenter deux tendances. Quelques-uns poursuivraient les ultimes moments de leur phase migratoire. D'autres auraient dépassé ce stade, ils seraient en tout début de phase nuptiale et la nature même des réserves donnerait à ceux-là une certaine autonomie vis-à-vis des ressources proposées. L'absence de contrôle actographique nous oblige à laisser la question sans réponse. Observons que ce groupe expérimental se singularise cependant par l'importance relative accordée aux feuilles de stellaire ou de trèfle : 6 oiseaux sur 11 y consacrent plus de 1/4 de leur temps d'alimentation.

Dans la période de plein développement sexuel, la consommation de ténébrions s'accroît au détriment de celle des graines et des végétaux verts. Ce phénomène est particulièrement sensible chez les femelles, qui y consacrent toutes plus de la moitié de leur temps d'alimentation.

Enfin, avec la régression des gonades et la mue post-nuptiale des rémiges, les cailles des blés mâles ou femelles inversent complètement leurs préférences alimentaires pour s'orienter massivement sur la consommation de graines. On retrouve bien à cette période un comportement qui s'accorde avec l'analyse des contenus stomacaux des oiseaux chassés (KEVE et coll., 1953, et obs. pers).

La conclusion la plus importante que nous pouvons tirer de ces résultats est que l'investissement reproducteur de la caille des blés impliquerait une recherche spécifique d'alimentation animale plus importante que prévue; ceci dès son arrivée sur les lieux de nidification et plus encore dans toute la phase de ponte.

DISCUSSION

Cette étude sur les prélèvements alimentaires de cailles des blés nées en captivité avait deux objectifs : l'un technique, méthodologique et l'autre fondamental.

1. Aspects méthodologiques : évaluation des besoins énergétiques de la caille et pertinence du protocole choisi.

Les résultats des tests de sélectivité alimentaire en captivité font régulièrement l'objet de réserves (SAVORY, 1983; CHAPPUIS et DIDILLON, 1987). Aussi, avant de discuter plus avant nos résultats convient-il d'en apprécier la représentativité.

Il n'y a pas d'étude spécifique du métabolisme de la caille adulte, hormis une mesure du contenu énergétique de l'œuf : 6,8 Kj.g-1 (caille japonaise d'élevage, RICKLEFS, 1977). Il fallait donc évaluer les besoins à partir de ceux établis sur d'autres oiseaux, avec les réserves imposées par la spécificité des processus métaboliques (KEINDEIGH et coll., 1977) et les incertitudes techniques.

En s'inspirant des expériences de Pinet et coll. sur la perdrix grise (1982), des synthèses de KEINDEIGH et coll. (1977) et WALSBERG (1983), on peut estimer que le métabolisme de base d'une caille de 0,1 kg est d'environ 70 Kj et les besoins énergétiques journaliers ordinaires d'un sujet moyennement actif (vols très limités) atteignent au maximum 170 à 200 Kj.

Acceptons pour simplifier que nos cailles répartissent uniformément leurs prélèvements dans le temps. On peut alors, dans notre expérience, évaluer grossièrement les nombres d'unités alimentaires de chaque classe qu'un oiseau devrait consommer en deux heures d'observations (**tabl. IV**).

En prenant en compte les taux de réussite (rapport ingestion/coups donnés) et les régimes moyens observés dans l'expérience, on obtient des valeurs indicatives des nombres de coups attendus variant de 250 à 300. Malgré les réserves évidentes, ces approximations constituent un élément intéressant pour juger de la pertinence de

l'approche expérimentale utilisée ici. On s'aperçoit en effet que les valeurs moyennes observées dans le terrarium pour les femelles : 110, 140, 170 coups, se situent environ à la moitié de la fréquence calculée. Compte tenu des conditions de maintenance des oiseaux en dehors des tests : locomotion réduite, possibilité d'accumuler des réserves... le niveau des prélèvements réalisés est donc tout à fait satisfaisant et ceux-ci constituent bien un échantillon représentatif des besoins du moment.

Tableau IV. Nombre de coups de bec attendus en deux heures dans l'hypothèse où la caille couvrirait ses besoins journaliers sur une seule classe d'items alimentaires

Nature des Items	poids frais (g)	Poids sec (g)	Nb. d'unités en 2 h
GRAINES	6 à 7,5	4,75 à 5,75	200 à 250 (millet)
FEUILLES VERTES	40 à 50	5 à 6	550 à 700 (stellaire)
ARTHROPODES	10 à 12,5	3,5 à 4	65 à 75

Cette appréciation doit être nuancée pour les mâles. Les prélèvements se situent en dessous du quart de la fréquence calculée pour plusieurs d'entre eux dans la première période (réserves énergétiques maximum). Les nouvelles observations en cours permettront de savoir si la faiblesse des comportements alimentaires dans cette phase est uniquement due aux interactions agonistiques, ou s'il ne s'agit pas *pro parte* d'une réelle diminution de la tendance à s'alimenter le jour pour les migrants.

2. Aspects qualitatifs : cycles des préférences alimentaires

a. La période de fin de migration

Quels sont les besoins spécifiques des cailles dans cette période ? Nous avons vu que certaines d'entre elles pouvaient être encore dominées par la tendance à migrer : processus sous-jacent d'accumulation lipidique. Toutes se trouvent par ailleurs manifestement en pleine phase de croissance des gonades et du tractus génital, ce qui induit des besoins supplémentaires limités en énergie productive : respectivement 0,5 % et 3 % du métabolisme de base pour les mâles et pour les femelles (d'après WALSBURG, 1983). La dépense énergétique nécessaire pour la défense du territoire ou pour la mobilité (recherche d'une femelle, vols relativement nombreux, même s'ils sont courts) est inexistante dans les conditions de laboratoire proposées. Enfin, les oiseaux disposent de réserves lipidiques importantes qui tendent à les affranchir des ressources imposées.

Toutes les conditions étaient réunies pour que les oiseaux soient peu sélectifs ou, plus précisément, que cette sélectivité ne soit pas clairement déterminée par une exigence étho-physiologique majeure et supra-individuelle.

Les résultats obtenus sont donc assez conformes aux prévisions. Cependant, il faut reprendre les observations dans cette phase avec un meilleur contrôle de l'activité nocturne (migratoire) pour préciser le rôle certainement déterminant des réserves encore disponibles au moment de l'arrivée sur les sites de reproduction. Cette période est en effet très importante, car elle peut conditionner la réussite de la première couvée (ANKNEY et Mc INNES, 1978; DROBNEY, 1980; KRAPPU, 1981; WALSBURG, 1983).

b. La reproduction

C'est la ponte qui constitue chez les espèces nidifuges la demande énergétique majeure de toute la période de reproduction. On peut estimer que les besoins journaliers supplémentaires des femelles de l'espèce s'élèvent à 80 KJ environ pendant la ponte, soit une augmentation de 50 % des besoins assurant la maintenance. A ceci s'ajoute probablement, dans la nature (DROBNEY, 1980; KRAPPU, 1981), le coût d'une activité fourragère accrue déterminée par la recherche d'une alimentation animale moins accessible que d'autres ressources. La densité énergétique et la composition des œufs conditionnent en effet une consommation sélective en faveur des aliments riches en azote (HOLCOMBE *et al.*, 1976) et en calcium (SADLER, 1961; HERZOG, 1978; SAVORY, 1983).

L'évolution des critères physiologiques des femelles (chute des réserves lipidiques, maturation gonadique) et leur comportement sélectif en faveur des ténébrions, s'accordent parfaitement avec les observations de DROBNEY (1980) chez le carolin. Les arthropodes seuls sont capables de fournir les taux de protéines et lipo-protéines très élevés requis pour la fabrication des œufs.

Les plantes vertes proposées et totalement négligées étaient prélevées en dehors de zones cultivées. On peut se demander si ce rejet et la sélection observée en faveur des ténébrions et des graines aurait été aussi forte dans le cas d'adventices prélevées dans des parcelles de céréales enrichies en ammonitrate. On sait en effet que plusieurs espèces de galliformes sont capables de sélectionner des plantes sur la base de ce type de variable (SAVORY, 1983).

Les mâles de caille ne choisissent pas les arthropodes avec la même détermination, mais la tendance en ce sens est assez marquée : plus de 50 % de leur temps pour 5 mâles sur 7. Pourquoi ? On peut avancer deux hypothèses :

- On assisterait dans cette période à une augmentation importante du taux de testostérone, ce qui entraînerait un accroissement de la locomotion et des comportements sexuels (WADA, 1980). Cependant, ces facteurs étaient déjà partiellement présents dans la phase précédente et ils ne peuvent donc pas justifier les changements de comportements observés.
- On sait que les partenaires sexuels du couple de cailles sont très solidaires (HEMON *et al.*, 1986) et que les mâles participent activement à la sélection alimentaire des femelles courtisées en exprimant de très nombreux comportements d'offrande. Nous pensons que ce trait comportemental typique des phasianidés explique d'une manière satisfaisante le choix des mâles observés ici. On peut aussi avancer que la recherche accrue d'arthropodes par l'un et par l'autre des parents est la meilleure manière d'influencer le choix du site de nidification — auquel le mâle participe activement — et de préparer ainsi les conditions d'une bonne exploitation des ressources pour les jeunes à l'éclosion.

Par ailleurs, il faut rappeler que les mâles expérimentés n'étaient pas appariés, ce qui justifie tout à fait qu'ils aient maintenu un taux relativement élevé d'énergie potentielle (lipides) supérieur à celui des femelles, les prédisposant à tout moment à s'engager dans une reprise d'activité migratoire nocturne (GWINNER et CZESCHLIK, 1978). Les mâles en période sexuelle restent de toute façon disponibles pour un changement de lieu prévisible à court ou moyen terme (SAINT-JALME, com. pers.).

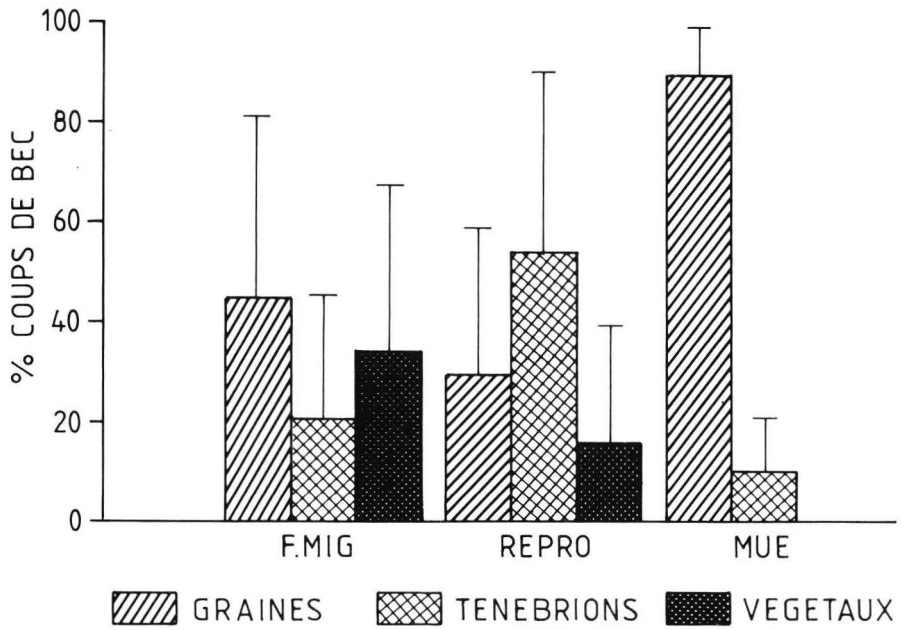


Fig. 3. Mâles : évolution saisonnière des préférences alimentaires.

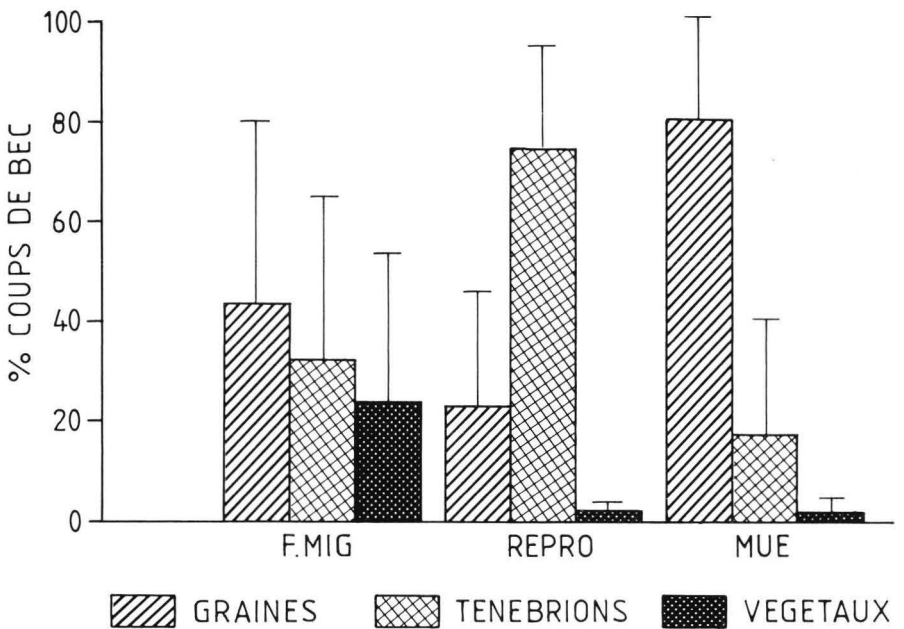


Fig. 4. Femelles : évolution saisonnière des préférences alimentaires.

c. La mue

La mue est régulièrement citée comme une période critique vis à vis des besoins énergétiques (KEINDEIGH, 1977; CROSS, 1966 *in* POTTS, 1986). Mais cette appréciation n'est pas vraiment fondée quand on prend en compte l'étalement dans le temps de cet investissement. Les estimations les plus élevées (500 Kj/g de plume selon KING, 1981) amènent à traduire le coût de la mue post-nuptiale d'une caille des blés par un accroissement des besoins de 15 Kj/jour (soit environ 10 % des besoins journaliers moyens). Il ne s'agit donc pas d'une épreuve majeure chez des oiseaux qui piètent sous le couvert pour trouver leur nourriture. Par contre, les exigences spécifiques maintes fois soulignées par tous les spécialistes de bioénergétique aviaire, notamment en aminoacides sulfurés (KEINDEIGH, 1977), auraient pu conditionner une sélection des items animaux de la part des oiseaux des deux sexes. Manifestement, il n'en est rien : mâles et femelles se comportent comme s'ils préparaient la migration à venir via une consommation quasi exclusive de graines (riches en hydrates de carbone). On observe pourtant dans cette troisième phase les niveaux de lipides de réserve les plus bas de toute l'expérience, ce qui n'accrédite pas l'hypothèse d'une accumulation simultanée à la mue des rémiges. Comment expliquer la sélection des graines ?

Les séquences filmées permettent de calculer qu'il est plus de trois fois plus efficace, en terme de poids sec ingéré, de picorer des graines de millet que des morceaux de ténébrions (**tabl. I**). Connaissant les teneurs respectives en aminoacides sulfurés : 0,68 % pour le millet et 1,63 % en moyenne pour les invertébrés, on peut voir que, dans les conditions de l'expérience, une même quantité d'acides aminés spécifiques de la mue est obtenue 1,4 fois plus rapidement en choisissant les graines. La sélection des cailles en mue paraît donc bien logique et le contenu des jabots analysés dans la même période par les auteurs hongrois (KEVE et coll., 1953) confirme qu'il en est bien ainsi dans les conditions naturelles.

3. Alimentation et dynamique des populations

Quand elles arrivent dans nos régions en mai, les cailles s'établissent préférentiellement dans les agro-systèmes céréaliers (AUBRAIS *et al.*, 1986). Comme on pouvait le prévoir, les ressources disponibles dans le milieu doivent jouer sur la survie et les capacités de production des adultes un rôle plus important que celui que l'on attribue aux autres phasianidés. Assez proches de ce qui a déjà été mesuré chez certains anatidés migrateurs, le carolin (DROBNEY, 1980), la cane colvert (KRAPPU, 1981), les comportements alimentaires de la caille des blés sont au contraire bien différents de ce que nous savons de ceux de la perdrix grise (MIDDLETON et CHITTY, 1937) et autres gallinacés. Alors que les graines abondantes en août paraissent répondre aux besoins majeurs de fin de saison (mue, accumulation de graisse) la diminution considérable de la densité des insectes dans les systèmes agraires en période de reproduction pourrait être un grave facteur limitant. Elle affecte manifestement les adultes directement, avant de toucher les jeunes (strictement insectivores, obs. pers), ce qui pourrait expliquer *pro parte* l'effondrement démographique de ces dernières décennies. C'est pourquoi il est nécessaire d'entreprendre une étude des répercussions entraînées par une privation d'arthropodes sur les critères essentiels de la sexualité de cailles adultes, notamment la ponte. Mais on peut d'ores et déjà assurer que les mesures préconisées pour les perdrix grises — ne pas répandre de pesticides sur les bordures des parcelles de céréales (POTTS, 1986) — auront d'heureuses conséquences sur la reproduction des cailles des blés dans nos régions.

REMERCIEMENTS

Les études ont été réalisées dans le cadre d'une convention de recherche entre l'université de Rennes et l'Office National de la Chasse. L'animalerie expérimentale a été financée par l'Etablissement Public Régional de Rennes.

RESUME

Des cailles des blés élevées en conditions semi-naturelles ont été observées dans l'expression de leurs choix alimentaires. Nous avons quantifié avec précision les temps consacrés par les mâles et les femelles adultes à trois classes naturelles de ressources — graines, feuilles vertes, arthropodes — et mesuré les poids secs respectifs ingérés pendant plusieurs cycles d'activité diurne.

La consommation de végétaux verts qui ne représente jamais plus de 1/3 des prélèvements en début de saison, devient rapidement très faible, notamment chez les pondeuses, ce qui différencie la caille de la perdrix grise.

Nous avons découvert que les oiseaux des deux sexes manifestent en période de nidification une recherche prioritaire d'arthropodes, ce qui révèle une sensibilité inattendue des adultes de l'espèce aux traitements phytosanitaires des agrosystèmes céréaliers.

Mots clés : caille des blés (*Coturnix c. coturnix*); sélection alimentaire; cycle annuel; statut physiologique; migration; reproduction; mue.

BIBLIOGRAPHIE

ANKNEY C.D. and Mc INNES C.D., 1978. — Nutrient reserves and reproductive performance of female lesser Snow Geese. *The Auk*, **95** : 459-471.

AUBRAIS O., HEMON Y.A. et GUYOMARC'H J.C., 1986. — Habitat et occupation de l'espace chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*) au début de la période de reproduction. *Gibier Faune Sauvage*, vol **3** : 317-342.

CHAPPUIS J.L. et DIDILLON M.C., 1987. — Méthodes d'études du régime alimentaire des galliformes. *Gibier Faune Sauvage*, vol **4** : 295-320.

DENIS M., 1973. — Influence des techniques agricoles sur les cultures et leurs adventices en relation avec l'étude de l'habitat de la Perdrix grise, *Perdix perdix* L., dans le sud-est du Gâtinais. Thèse de Doctorat de spécialité : Orléans.

DROBNEY R.D., 1980. — Reproductive bioenergetics of wood duck. *The Auk*, **97** : 480-490.

DWYER I.J., KRAPPU G.L. and JANKE D.M., 1979. — Use of prairie pothole habitat by breeding Mallards. *J. Wild. Manag.*, **43** : 526-531.

GARDARSSON A. and MOSS R., 1970. — Selection of food by Icelandic ptarmigan in relation to its availability and nutritive value. Watson A. Blackwell scientific publications; Oxford and Edinburgh : 47-71.

- GREEN R.E., 1984. — The feeding ecology and survival of partridge chicks (*Alectoris rufa* and *Perdix perdix*) on arable farmland in east Anglia. *Journal of Applied Ecology*, **21** : 817-830.
- GUYOMARC'H J.C and COMBREAU O., 1989. — Expression de la sélectivité alimentaire entre végétaux verts chez la caille des blés en captivité. *Gibier Faune Sauvage* (à paraître).
- GWINNER E. et CZESCHLIK, 1978. — On the significance of spring migratory restlessness in caged bird. *Oikos*, **30** : 332-364.
- HARPER J.A., 1964. — Calcium in grit consumed by juveniles pheasants in east-central Illinois. *J. Wildl. Mgmt*, **27** (3) : 362-367.
- HEMON Y.A, GUYOMARC'H J.C et SAINT-JALME M., 1986. — Les rythmes nyctéméraux d'activité de la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*) en période estivale. *Gibier Faune Sauvage*, **3** : 343-367.
- HERGOG P. W., 1978. — Food selection by female spruce grouse during incubation. *J. Wildl. Manage.* **42** (3).
- HOLCOMBE D.J., ROLLAND D.A. and HARMS R.M., 1976. — The ability of hens to regulate protein intake when offered a choice of diets containing different levels of protein. *Poultry Science*, **55** : 1731-1737.
- HUNGERFORD, C.R. 1960. — Adaptation shown in selection of food by Gambel Quail. *The Condor*, **64** : 213-216.
- HUDSON P.J., and RANDS R.W., 1988. — Ecology and management of Gamebirds. B.S.P, Oxford : 263 pp.
- KEINDEIGH S.C., DOL'NIK V.R. and GAVRILOV V.M., 1977. — Avian Energetics. In Granivorous birds in Ecosystems. J. PINKOVSKI and S.C. KENDEIGH (eds). Cambridge University Press, London : 127-204.
- KEVE A., ZSAK Z. and KASZAB Z., 1953. — The Agricultural significance of the quail (en hongrois). *Termesztudományl evkönyv* : 197-209.
- KING J.P., 1981. — Energetics of avian molt. *Proc. I.O.C.*, **1714** : 312-317.
- KOPISCHKE E.D., 1966. — Selection of calcium and magnesium-bearing grit by pheasants in Minesota. *J. Wild. Manage.*, **30** : 276-280.
- KRAPPU G.L., 1981. — The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *The Auk*, **98** : 29-38
- LINDEN H., 1984. — The role of energy and resin contents in the selective feeding of pine needles by the Capercaillie. *Ann. Zool. Fennici*, **21** : 435-439.
- MENDELSONH, MARDER U. and YOM-TOV Y., 1969. — On the decline of the migrant Quail (*Coturnix c. coturnix*) population in Israël and Sinäi. *Israël J. of Zool.*, vol **18** : 317-323.
- MIDDLETON A.D. and CHITTY H., 1937. — The food of adult Partridge, *Perdix perdix* and *Alectoris rufa*, in Great Britain. *J. Anim. Ecol.*, **6** : 322-336.
- MILLER G.R., 1972. — Evidence for selective feeding on fertilised plots by red Grouse, hares and Rabbits. *J. Wild. Manag.*, **32** (4) : 849-853.
- MOREAU R.E., 1951. — The British status of the Quail and some problems of its biology. *British Birds*, vol. **44** : 257-276.
- MOSS R., 1972. — Food selection by red grouse, *Lagopus l. scoticus*, in relation to chemical composition. *J. Anim. Ecol.*, **41** : 411-418.
- PINET J.M., BUSCARLET L.A., GARRIGUES R. et REITZ F., 1982. — Renouvellement de l'eau corporelle et bilan énergétique chez la Perdrix grise, *Perdix perdix*. *Acta Oecologica*, vol **3** (1) : 79-94.

- POTTS G.R., 1970. — Recent changes in the farmland fauna with special reference to the decline of the grey Partridge. *Bird Study*, **17** : 145-166.
- POTTS. G.R., 1986. — The partridge. Pesticides, predation and conservation. Collins, London : 274 pp.
- RICKLEFS R.C., 1974. — Energetics of reproduction in birds. *In Avian Energetics*. R.A. PAYNTER ed. N.O.C, Cambridge : 152-292.
- RICKLEFS R.C., 1977. — Composition of eggs of several bird species. *Auk*, **94** : 350-356.
- SADLER K.C., 1961. — Grit selectivity by the female pheasant during egg production. *J. Wildl. Mgmt.*, **25** (3) : 339-341.
- SAINT-JALME M., FOLLET B.K. et GUYOMARC'H J.C., 1986. — La reproduction chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*) (II) : Evolution saisonnière des performances sexuelles des adultes en captivité. *Gibier Faune Sauvage*, **3** (Sept.) : 261-280.
- SAINT-JALME M. and GUYOMARC'H J.C., 1988. — Winter photoperiod and social factors influence on the breeding and migration of the European Quail. *Journal of Interdisciplinarity Cycle Research*, Vol **19** (3) : 210.
- SAVORY C.J., 1983. — Selection of heather age and chemical composition by Red Grouse in relation to physiological state, season and time of day. *Ornis Scandinavica*, **14** : 135-143.
- SERRE D. and BIRKAN M., 1986. — Incidence de traitements insecticides sur les ressources alimentaires des poussins de perdrix grise (*Perdix perdix*) dans un agrosystème de beauce. *Gibier Faune Sauvage*, **4** : 21-61.
- TAKA-TSUKASA P., 1935. — *Coturnix coturnix Japonica*. *In the birds of Nippon*. Witherby, London : 177-199.
- WADA M., 1981. — Effects of photostimulation, castration and testosterone replacement on daily pattern of calling and locomotor activity in Japanese Quail. *Hormones and behavior*, **15** : 270-281.
- WALSBERG G.E., 1983. — Avian Ecological Energetics. *In Avian Biology*, vol. VII; D.S. FARNER, J. KING., K. PARKES (eds). Academic Press, New York : 161-220.