

---

**DIPLÔME D'ETUDES APPROFONDIES (DEA) - ECOPHYSIOLOGIE  
ENERGETIQUE ET COMPORTEMENT**  
Stage principal - Année 2000 / 2001

**Le comportement d'offrande alimentaire chez le guêpier d'Europe (*Merops  
apiaster L.*) :**

**Etude du bilan énergétique des mâles d'une colonie de l'Hérault.**

Par Florence Clap



Photo : Christian Segonne

**Réalisé sous la direction de Simon Benhamou.**  
Stage effectué dans le groupe " Ecologie comportementale " du CENTRE  
D'ECOLOGIE FONCTIONNELLE ET EVOLUTIVE  
UPR 9056 du CENTRE NATIONAL DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
1919 route de Mende - F-34293 MONTPELLIER CEDEX 5



**REMERCIEMENTS**



Je tiens tout d'abord à remercier Monsieur Bernard Delay, directeur du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive à Montpellier, pour m'avoir offert la possibilité de réaliser mon stage principal de DEA dans son unité.

Toute ma gratitude va au Dr.Simon Benhamou qui a dirigé toute cette étude ainsi qu'au Dr.Kate Lessells pour sa collaboration.

Mes remerciements vont ensuite au Dr.Marcel Lambrechts, au Dr.Paul Isenmann et au Dr.Pierre Jouventin pour leur aide et le temps précieux qu'ils m'ont concédés.

Je tiens également à remercier Olivier Pineau de la Tour du Valat ainsi que Vincent Clap pour leurs multiples conseils concernant la biologie des abeilles.

Je suis aussi reconnaissante envers Isabelle Toeroeck pour les connaissances fabuleuses qu'elle m'a transmise sur le guêpier d'Europe.

La photo d'offrande alimentaire illustrant la page de couverture de ce mémoire m'a été donnée par Christian Segonne que je remercie vivement.

Je remercie enfin les étudiants en DEA (Céline, Laurence, Maud...) ainsi que Joël Bried, qui par leur aide et les nombreux conseils qu'ils m'ont donnés ont favorisé le bon déroulement de cette étude.

---

## INTRODUCTION

Les stratégies comportementales essentielles sont soumises au cours de l'évolution à un processus de sélection naturelle qui favorise les individus présentant la meilleure aptitude phénotypique. L'étude de ces stratégies comportementales dans un cadre évolutif constitue ce qu'on appelle "l'écologie comportementale" qui s'est largement développée depuis une trentaine d'années (Krebs & Davies 1978, 1984, 1991 ; Cuthill & Houston 1997). Cette discipline recourt ainsi au principe d'optimisation pour étudier les comportements ayant été modélisés au cours de l'évolution par la sélection naturelle : les animaux sont supposés prendre les décisions leur permettant de maximiser leurs bénéfices et/ou de minimiser leurs coûts.

Un des domaines initialement les plus représentés était celui de l'étude des stratégies optimales d'approvisionnement (optimal foraging theory). Il s'agit là en effet d'un domaine par essence quantitatif, qui se prête donc bien à une application du principe d'optimisation. Depuis les premiers travaux recourant au principe d'optimisation pour étudier le comportement d'approvisionnement qui datent de 1966, un très grand nombre d'études ont été menées dans ce cadre (Cézilly & Benhamou 1996). Néanmoins, il est devenu de plus en plus évident que des considérations purement énergétiques ne suffisaient pas à expliquer l'ensemble des comportements observés, même si la recherche de nourriture et l'alimentation représentent des activités largement majoritaires dans le budget temps de la plupart des animaux. Ainsi, si l'on suit l'évolution de l'état de l'art au travers des livres-clés coordonnés par Krebs et Davies, on peut remarquer que l'écologie comportementale concerne maintenant la plupart des comportements, incluant les conflits parents-enfants, le choix du partenaire sexuel, les relations sociales, la communication, l'orientation spatiale, etc. L'étude des comportements d'approvisionnement, même si elle n'occupe plus la place prépondérante qu'elle avait il y a quelques années (Gross 1994) demeure néanmoins un des piliers de l'écologie comportementale.

Un des aspects particulièrement intéressants de l'étude des comportements d'approvisionnement concerne l'approvisionnement à partir d'un nid central (central place foraging), du fait de l'existence d'une contrainte spatiale forte liée à la nécessité de ramener de la nourriture au nid. La plupart des études réalisées dans ce cadre concernent des oiseaux nidicoles nourrissant leurs petits restés au nid et cherchent à déterminer comment les parents peuvent maximiser le taux d'énergie délivrée au nid (Cézilly et Benhamou 1996).

Un autre aspect particulièrement intéressant, à l'interface entre approvisionnement et relations de coopération entre les sexes, concerne le comportement d'offrande alimentaire (courtship feeding) du mâle à la femelle. Ce comportement est observé chez de nombreuses espèces d'oiseaux durant la période de pré-ponte et de ponte, qui sont les phases de la reproduction les plus coûteuses pour la femelle (Monaghan & Nager 1997). Lack en 1940 a été le premier à

synthétiser des données concernant les offrandes alimentaires. Il insistait sur la nature symbolique de ce comportement et la fonction importante qu'il avait de maintenir les liens du couple (dans Hunt 1980). Différentes études (Hunt 1980 ; Halliday 1983 ; Poole 1985) ont suggéré que le mâle assurait ainsi à la femelle une quantité de nourriture significative au moment où sa demande énergétique est la plus importante afin d'assurer la production d'œufs. Chez certaines espèces, on a d'ailleurs montré que la taille ainsi que le nombre d'œufs sont corrélés positivement à la quantité de nourriture apportée par le mâle lors des offrandes alimentaires (Nibset 1973) et que les plus gros œufs pondus avaient aussi un plus grand succès d'éclosion (Pearson 1970). Chez d'autres espèces, les apports supplémentaires de nourriture du mâle à sa femelle ont pour seul effet d'avancer la date de ponte (Ramsay & Houston 1997). Le fait que beaucoup d'oiseaux pratiquent ces offrandes alimentaires et à cause de l'influence potentielle de ce comportement sur les réserves nutritionnelles de la femelle, il est possible que celui-ci influence leurs performances reproductrices en apportant une contribution non négligeable à leur succès reproducteur (Halliday 1983 ; Poole 1985). Les offrandes alimentaires jouent sans doute aussi un rôle dans le choix et l'évaluation de la qualité du partenaire mâle par la femelle (Nibset 1973 ; Halliday 1983), ainsi que dans le maintien des liens entre les deux partenaires : de trop faibles offrandes alimentaires avant la ponte peuvent conduire au divorce ou à des copulations hors couple de la part de la femelle (Poole 1985 ; Mills et al. 1996).

Le guêpier, *Merops sp.*, est un oiseau qui a été étudié tant du point de vue de l'approvisionnement des jeunes par les parents (Hegner 1982 ; Krebs & Avery 1984, 1985) que de celui des offrandes alimentaires (Avery et al. 1988 ; Coulthard 1988). Les guêpiers ne sont pas capables de transporter plus d'une proie à la fois. Avec ce type de contrainte, le problème d'optimisation du comportement d'approvisionnement se pose en termes de choix de la proie capturée en fonction de la distance au nid. Ainsi, l'étude de Hegner (1982) sur le guêpier à front blanc, *Merops bullockoides*, et celle de Krebs et Avery (1985) sur le guêpier d'Europe, *Merops apiaster*, ont consisté à voir si la variation dans la taille des proies apportées par les parents aux oisillons pouvait être expliquée par un simple modèle d'optimisation basé sur la distance entre le nid et le site de capture. Un tel modèle prédit que les parents devraient être généralistes et donc capturer n'importe quelle proie qui se présente à eux, si la distance est faible ; mais devraient se montrer sélectifs et ne capturer que les grosses proies, si la distance est grande. Les résultats obtenus étaient relativement conformes aux prédictions d'un point de vue qualitatif, mais pas d'un point de vue quantitatif. En particulier, il n'a pas été observé de distance critique impliquant un changement complet de comportement comme le prévoyait le modèle, mais plutôt une évolution progressive de la sélectivité des proies avec la distance de capture.

Concernant le comportement d'offrande alimentaire, Coulthard (1988) a montré chez le guêpier d'Europe pendant la période de pré-ponte et la période de ponte que 60 à 80% des proies consommées par la femelle sont obtenues lors d'offrandes alimentaires par le mâle. Une autre étude de terrain sur la même espèce et un modèle mathématique d'optimisation ont été développés par Avery et al. (1988). Il s'agit là d'une étude particulièrement intéressante car elle prend en compte à la fois les comportements d'approvisionnement et d'offrandes alimentaires. Le modèle mathématique que ces auteurs ont développé montre que les données recueillies plaident en faveur d'un système où le mâle donnerait le maximum d'énergie à sa femelle et garderait pour lui le strict minimum pour sa survie immédiate. Néanmoins, la prédiction selon laquelle le mâle devrait alors donner toutes les grosses proies capturées et une partie des petites n'est pas vérifiée car les mâles consommaient aussi une partie minoritaire mais non négligeable des grosses proies.

Dans l'étude d'Avery et al. (1988) qui se déroulait en Camargue, les guêpiers nichaient dans une zone très riche en proies, si bien que les mâles n'avaient pas à s'éloigner de leur nid pour faire des offrandes alimentaires à leur femelle. Ils décollaient d'un perchoir situé à côté de leur nid, capturaient une proie en vol, se reposaient sur leur perchoir et avaient alors le choix entre consommer la proie ou l'offrir à la femelle.

Il nous a paru particulièrement intéressant de coupler ce type d'étude du comportement d'offrande alimentaire avec une étude plus classique d'approvisionnement à partir d'un nid central, où la distance (soit le temps de voyage) entre le site de capture et le nid joue un rôle central. Pour cela, nous avons imaginé fournir à des guêpiers d'Europe, *Merops apiaster*, une source d'alimentation importante sous forme de ruches disposées à des distances variables de leur nid, avec des perchoirs placés à proximité pour favoriser leur chasse à l'affût. Ce protocole permettait d'obtenir des données intéressantes concernant l'influence de la distance sur le comportement d'offrande alimentaire, en particulier sur la répartition des petites et des grosses proies capturées entre consommation personnelle et offrande à la femelle. Cependant, notre étude s'est focalisée plus particulièrement sur les aspects énergétiques du comportement d'offrande.

## A. CADRE EXPERIMENTAL

### 1) MODELE BIOLOGIQUE : LE GUÊPIER D'EUROPE

Les guêpiers appartiennent à l'ordre des Coraciiformes et à la famille des Méropidés. Cette famille d'oiseaux paléotropicaux est spécialisée dans un régime insectivore. Le genre principal *Merops* comporte 22 espèces qui sont morphologiquement et biologiquement assez semblables. Seulement deux espèces se reproduisent dans le Paléarctique occidental dont le guêpier d'Europe, *Merops apiaster*, (Cramp 1985 ; Fry 2001). Sa zone de reproduction est très vaste. En France, il se reproduit dans de nombreux départements du sud-est, notamment dans l'Hérault où il arrive en avril-mai, en colonies de un à une centaine de couples.

Les couples sont formés pour toute la vie et ils arrivent donc sur leur aire de reproduction déjà appariés. Peu après, ils commencent à creuser un terrier d'une profondeur allant de 50 à 200 cm (Christof 1990). Les accouplements débutent alors et se poursuivent pendant la ponte (Swift 1959). L'installation des colonies de guêpiers est principalement liée à la présence d'une densité suffisante d'insectes et à la proximité de terrains meubles formant des falaises qui sont indispensables à l'élaboration du nid (Christof 1990). Bien que certains nids soient réutilisés plusieurs années de suite, la majorité des couples creusent un nouveau terrier chaque année (Lessells 1990). Les mâles font des offrandes alimentaires à leur femelle dès le début de la construction du nid, et continuent de manière décroissante jusqu'à la fin de la ponte (Coulthard 1988). La femelle pond quatre à sept œufs à des intervalles de 24 à 48 heures. Les deux partenaires se relaient alors pour couvrir sur des périodes allant de 10 à 60 minutes (Swift 1959 ; Fry 2001). Chez le guêpier d'Europe, comme chez beaucoup d'espèces d'oiseaux nidicoles, les œufs éclosent de façon asynchrone (Lessells & Avery 1989). Après trois à quatre semaines d'incubation, les deux partenaires ainsi que parfois un ou deux assistants (helpers) (Lessells & Krebs 1989) nourrissent les oisillons durant une trentaine de jours puis quelque temps encore après leur envol. Dans le courant du mois d'août, les oiseaux se réunissent afin de retourner sur leur aire d'hivernage, en Afrique du Sud.

Le guêpier d'Europe est un modèle biologique idéal pour cette étude réalisée en milieu

naturel. En effet, de part leur nature peu farouche, il est possible de les approcher jusqu'à une vingtaine de mètres. Le guêpier d'Europe se reproduit le plus souvent en larges colonies sur un territoire restreint ce qui permet de suivre l'activité d'un grand nombre d'individus sur une aire relativement petite. De plus, ils s'approvisionnent généralement dans des habitats ouverts où le contact visuel peut être maintenu durant de longues périodes.



**FIGURE 1 A : COLONIE DE GUÊPIERS A SAINT MARTIN DE LONDRES - CÔTE SUD-OUEST**

La colonie choisie se situe dans le département de l'Hérault, à une trentaine de kilomètres de Montpellier, sur la commune de Saint Martin de Londres (3,8° E ; 43,8° N ; alt : 175m). Toute la région constitue un bassin versant calcaire. Il s'agit d'un milieu parcellaire, en mosaïque comportant principalement des zones cultivées de luzerne ou de vigne et des zones en friche. La colonie se trouve le long d'un oued, la Tourquille, dont la circulation aérienne, due à une résurgence provenant de la source du Lamalou, ne persiste que quelques mois par an en hiver. Sur une longueur de 400 m, on trouve des terriers de guêpiers creusés dans de petites buttes de terre dont la plupart sont orientés vers le sud-ouest. Sur ce site, se développent en majorité des pelouses à orchidées et à brachypodes et on trouve en abondance des essences typiques de sols en recolonisation telles que le genêt scorpion, *Genista scorpius*, le thym, *Thymus vulgaris*, et le brome, *Bromus sp.* (Figure 1 A). Durant toute la période des observations, les espèces d'insectes les plus abondantes sur ce site étaient : la cétoine dorée, *Cetonia aurata*, l'abeille domestique, *Apis mellifera*, l'abeille charpentière, *Xylocopa violacea*, le bourdon terrestre, *Bombus terrestris*, ainsi que des papillons. Aucune libellule n'a été observée sur ce site, alors que les libellules du genre *Aeshna* ou *Gomphus* constituent généralement un apport énergétique important pour les guêpiers.

### **3) PROTOCOLE EXPERIMENTAL**

L'idéal, d'un point de vue expérimental, aurait été de disposer d'une colonie de guêpiers assez compacte et de placer les ruches successivement à des distances variables de la colonie, mais il est très difficile de bouger des ruches sans perturber les abeilles. C'est pourquoi nous avons choisi de travailler sur une zone d'étude où les terriers de guêpiers étaient dispersés. Les ruches et des perchoirs ont donc été placés définitivement en lieu jugé stratégique.

Six ruches, contenant chacune 30 000 à 60 000 abeilles, ont été placées à un endroit de la colonie présentant trois caractéristiques essentielles :

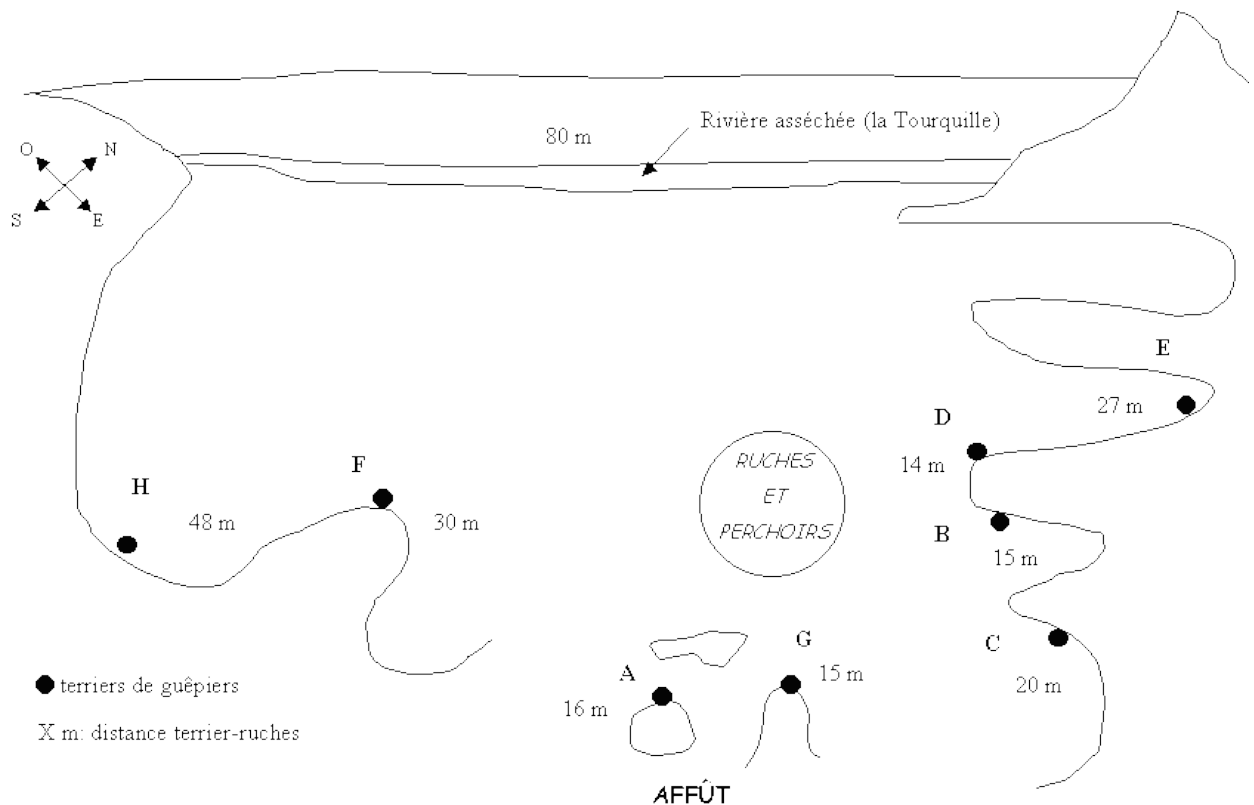
- a. Avant même l'installation des ruches, il était déjà très fréquenté par les guêpiers qui se posaient régulièrement sur les buissons présents à ce niveau, notamment pour chasser à l'affût.
- b. Il se situe à différentes distances des terriers de guêpiers, de quelques dizaines à plusieurs centaines de mètres.
- c. La zone alentour est bien dégagée, notamment entre les ruches et les terriers, si bien que cela permet d'observer facilement les allers et venues des oiseaux, même de ceux nichant le plus loin, à partir d'un affût installé à 35 m des ruches, sur une petite colline.

Les ruches ont été posées à proximité de buissons et d'autres perchoirs en bambou que nous avons planté de manière à ce que celles-ci se retrouvent au centre d'un cercle de perchoirs (naturels ou artificiels) de 8 m de rayon, donnant ainsi un maximum d'opportunités aux guêpiers de venir s'approvisionner sur les ruches (Figure 1 B).



***FIGURE 1 B : INSTALLATION DES SIX RUCHES ET DES PERCHOIRS EN BAMBOU DANS LA COLONIE DE GUÊPIERS - CÔTE NORD-OUEST***

La zone d'étude a été cartographiée avec l'emplacement des différents nids (Figure 2). Les observations ont débuté le 20 mai, date à laquelle les guêpiers mâles ont commencé les offrandes alimentaires et les couples à creuser leur nid. Elles se sont achevées le 20 juin, alors qu'il n'y avait plus d'offrandes alimentaires et que la plupart des femelles avaient terminé leur ponte. Puisque les données des premiers et des derniers jours se sont avérées extrêmement parcellaires, en définitive, nous avons pris en compte les données recueillies durant 25 jours, entre le 22 mai et le 18 juin (aucune observation n'a eue lieu les 9, 10 et 13 juin à cause de très mauvaises conditions météorologiques). Les observations se sont déroulées tous les jours (sauf conditions météorologiques défavorables) de 8h00 à 12h30 et de 18h00 et 21h00. Une à deux fois par semaine, les journées d'observations se sont prolongées tout au long de l'après-midi, mais les guêpiers n'étaient pratiquement jamais présents dans la zone d'étude à ce moment là.



**FIGURE 2: REPRESENTATION CARTOGRAPHIQUE DES TERRIERS DE GUÊPIERS DE LA COLONIE DE St MARTIN DE LONDRES**

#### 4) DETERMINATION DU SEXE DES GUÊPIERS SUR LE TERRAIN

Afin de ne pas déranger ces oiseaux pendant leur période de reproduction, aucun individu de la colonie n'a été capturé et marqué. Il me fallait cependant pouvoir identifier rapidement le sexe de l'individu observé, car on se focalise seulement sur le comportement des mâles, ainsi que sur son appartenance à un nid.

Le dimorphisme sexuel chez le guêpier d'Europe est très peu marqué, mais il est néanmoins possible de les distinguer sur le terrain grâce à quelques détails du plumage :

- ✓ de face, le mâle laisse paraître sur la poitrine des tons de bleu plus vifs et des motifs plus irisés que ceux de sa partenaire. Parfois, le jaune de la gorge est plus pâle chez les femelles (Fry 2001), mais il ne fait pas à lui seul un critère fiable ;
- ✓ de profil, on peut reconnaître assez facilement les deux sexes. Le mâle ne présente du vert sur l'aile qu'au niveau des petites couvertures (Figure 3 A), tandis que chez la femelle cette couleur commence à partir des scapulaires et descend jusqu'aux moyennes couvertures et la couleur peut aussi paraître plus sombre (Figure 3 C). De dos, il est aussi relativement facile de les distinguer. Le mâle se reconnaît à son dos et à son croupion dorés (Figure 3 B), alors que la femelle présente de nombreuses taches vertes sur le croupion et des reflets verts sur le dos (Figure 3 C) (Cramp 1985 ; Fry 2001).



**FIGURE 3 A : MÂLE GUÊPIER DE PROFIL**



**FIGURE 3 B : MÂLE DE DOS**



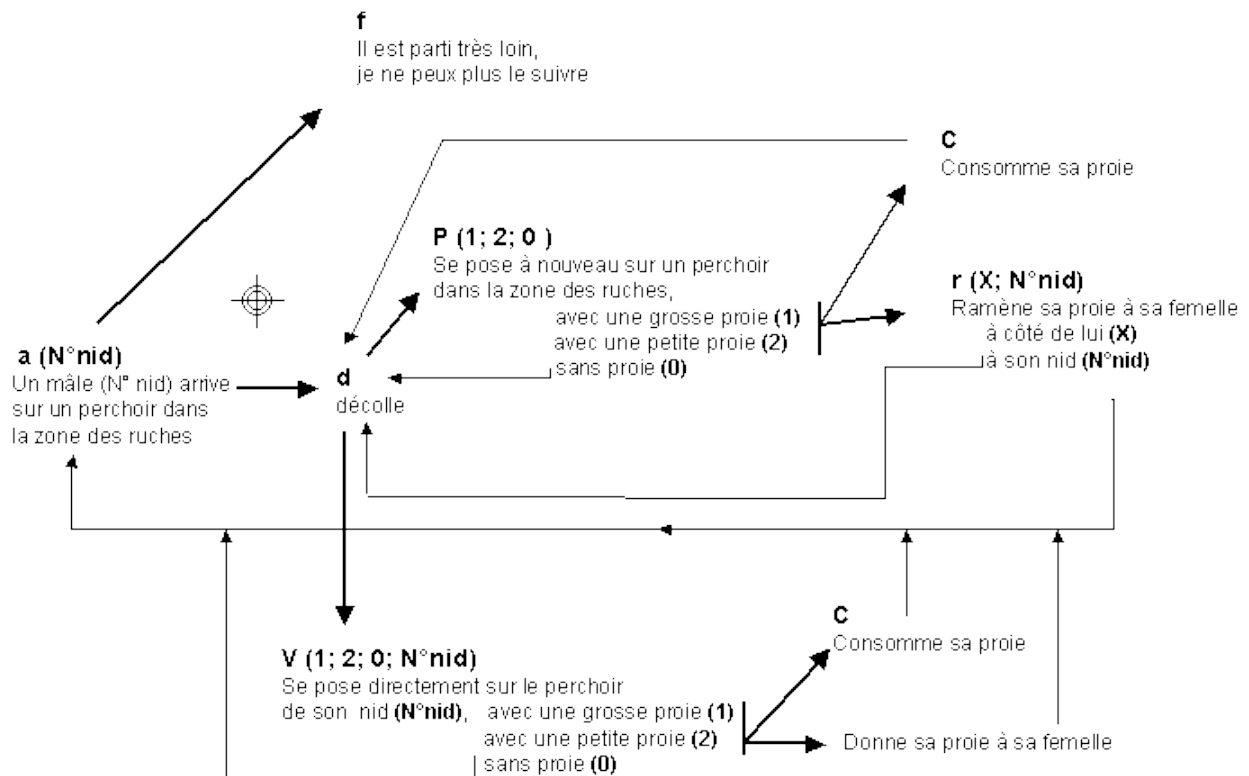
**FIGURE 3 C : FEMELLE DE 3/4**

L'identification entre les différents mâles se faisait aisément lorsque ceux-ci rentraient à un certain moment de l'observation à leur nid. De plus, certains des individus mâles suivis possédaient des marques très distinctives (tache verte sur l'aile gauche, plume noire en-dessous du trait sourcilier...), ce qui a permis leur identification immédiate. Cependant, certains des mâles observés n'ont pu être identifiés lorsqu'ils partaient directement de la zone des ruches vers une zone non visible. Néanmoins, cette méthode d'identification m'a permis de déterminer correctement le sexe des individus sans avoir recours à des techniques de marquage.

## **5) VARIABLES CONSIDEREES**

A l'aide d'un ordinateur et d'un programme informatique, j'ai pu noter directement, grâce à des codes, les différents comportements des guêpiers mâles suivis ainsi que l'heure correspondante à la seconde près. Le schéma des différents comportements enregistrés est représenté en figure 4. Il s'agit principalement des décollages et atterrissages au niveau des ruches et du nid, de la capture des proies, de leur taille et de leur devenir (consommation par le mâle ou offrande à la femelle). Les proies capturées, à une exception près, l'étaient toujours en vol.





**FIGURE 4 : SCHEMA REPRESENTANT LES DIVERS COMPORTEMENTS DES MÂLES OBSERVES LORS DES SEQUENCES D'APPROVISIONNEMENT**

Ils ont été séparés en deux classes :

- ✓ les petites proies (proies 2) : insectes de petite taille comme l'abeille domestique et donc peu énergétiques.
- ✓ les grosses proies (proies 1) : insectes de plus grosse taille comme la cétoine dorée et plus énergétiques.

Les très grosses proies potentielles comme les libellules n'étaient pas présentes sur ce site à cette période.

A partir de l'enregistrement des comportements, différentes variables ont été calculées, pour chaque mâle et pour chaque jour pour les deux types de proies capturées :

- ✓ la fréquence de capture (nombre de proies par unité de temps),
- ✓ le taux de réussite de capture (nombre de captures par rapport au nombre de tentatives),
- ✓ la proportion de proies offertes à la femelle (nombre de proies données par rapport au nombre de proies capturées),
- ✓ la proportion de proies données à la femelle directement (lorsque le mâle ayant capturé une proie se pose à côté de sa femelle) ou indirectement (lorsque le mâle se repose d'abord sur les perchoirs près des ruches, puis rapporte la proie à la femelle restée au nid).

Ont été également calculés pour chaque séquence comportementale :

- ✓ le nombre total de décollages et d'atterrissages,
- ✓ le temps total de vol.

Enfin, la distance (au mètre près) entre le terrier de chaque guêpier et les ruches a été mesurée ([Figure 2](#)).

## **B. CALCUL DU BILAN ENERGETIQUE**

Les bilans énergétiques ont été calculés en soustrayant à l'énergie gagnée lors d'une période d'approvisionnement donnée l'énergie dépensée durant cette période. Cette dernière correspond aux coûts du métabolisme de repos et du vol pour la capture des proies et éventuellement pour rapporter les proies à la femelle, ainsi qu'aux coûts des manœuvres de décollage et d'atterrissage. Les autres coûts, par exemple ceux de la manipulation des proies, ont été considérés comme négligeables. Ces bilans énergétiques ont été fait pour tous les individus confondus pour chaque jour séparément puis pour chaque mâle pris individuellement sur toute la période d'expérimentation. Par manque de données, les bilans énergétiques pour chaque individu et chaque jour séparément n'ont pas pu être calculés.

### **1) ENERGIE ACQUISE LORS DE L'APPROVISIONNEMENT**

Les guêpiers mâles ont capturé différentes espèces de petites proies disponibles à proximité des ruches : des abeilles domestiques, *Apis mellifera*, des bourdons, *Bombus* sp., des taons, *Tabanus* sp., des andrènes, *Andrena* sp., de petits papillons de type azuré et des petits coléoptères. La masse sèche par insecte se situe entre 0.027 g pour l'abeille domestique (butineuse) ou les andrènes et 0.078 g pour le bourdon ou le taon (Krebs & Avery 1984, 1985 ; Avery et al. 1988). Cependant, la majorité des insectes capturés était des abeilles domestiques provenant des ruches, les autres l'étant occasionnellement. Nous avons donc estimé à 0.03 g la valeur moyenne de la masse sèche pour le calcul de l'énergie rapportée par une petite proie.

Les plus gros insectes capturés étaient de grands papillons du genre *Pieris* sp. ou vanesse, *Vanessa* sp., des abeilles charpentières, *Xylocopa violacea*, quelques frelons, *Vespa crabo*, des cétoines dorées, *Cetonia aurata*, ainsi que d'autres gros coléoptères. La masse sèche des grosses proies se situe entre 0.10 g pour les papillons du genre *Vanessa* et 0.20 g pour les gros hyménoptères et coléoptères (Krebs & Avery 1985 ; Avery et al. 1988). Nous avons pris une moyenne de 0.15 g pour le calcul de l'énergie rapportée par une grosse proie.

D'après les données de deux études de Krebs & Avery (1984, 1985), l'énergie contenue dans un insecte par gramme sec se situe autour de 22 kJ/g, quelle que soit l'espèce considérée. Par ailleurs, l'efficacité d'assimilation chez le guêpier est de 60% en moyenne pour toutes les proies de son régime alimentaire (Krebs & Avery 1984). Nous avons donc considéré qu'une petite proie représente une valeur énergétique d'environ 400 J, alors qu'une grosse proie représente une valeur énergétique d'environ 2000 J, soit pratiquement cinq fois plus qu'une petite proie.

L'énergie brute gagnée par le mâle a été calculée en multipliant la quantité d'énergie apportée par une grosse ou une petite proie par le nombre de captures respectives. Ce calcul prend donc en compte toutes les proies capturées par le mâle, aussi bien celles qu'il consomme que celles qu'il offre à sa femelle.

L'énergie nette gagnée par le mâle représente la quantité d'énergie réellement assimilée par le mâle grâce aux proies qu'il a capturé et consommé. Ce calcul n'intègre donc pas l'énergie contenue dans les proies offertes à la femelle.

## 2) ESTIMATION DU COÛT DE L'APPROVISIONNEMENT

Le guêpier d'Europe se nourrit d'insectes qu'il saisit généralement en vol. Deux principales techniques de chasse sont utilisées : l'affût à partir d'un perchoir et le vol continu. L'affût est la plus pratiquée (Christof 1990). Du sommet d'un arbre, d'un piquet de clôture ou d'un fil électrique, le guêpier guette le passage d'une proie puis va à sa poursuite et la capture en vol. La chasse au vol est surtout utilisée au-dessus des zones riches en insectes (rizières, marécages, prairies), assez éloignées des colonies et dépourvues de perchoirs (Christof 1990). Dans notre site d'étude, les guêpiers pratiquaient seulement la chasse à l'affût. Ils n'hésitent pas non plus à se poser au sol pour s'emparer de certains orthoptères ou coléoptères (Christof 1990). Dans cette étude, un tel comportement n'a été observé qu'une seule fois au pied des ruches pour la capture d'abeilles.

### A) COÛT DU MÉTABOLISME DE BASE

Le métabolisme de base (BMR) d'un animal est l'énergie minimale qu'il dépense au repos total, dans un état post-absorptif (environ 12 h après le dernier repas) et dans sa zone de neutralité thermique. Le métabolisme de repos (RMR) se mesure le jour ou la nuit pour un animal au repos et en digestion dans sa zone de thermoneutralité. Bien que sa valeur soit un peu plus haute que celle du métabolisme de base, on peut parfois assimiler le métabolisme de repos au métabolisme de base. Pour notre étude, le métabolisme de repos est plus approprié puisque c'est ce type de métabolisme qui intervient lorsque le guêpier mâle est posé, en attente sur une branche. D'après Norberg (1996), on peut estimer le coût du métabolisme de repos par unité de temps (exprimé en watts) ainsi :

$$C_{RMR} = 4.02 \times M^{0.68}$$

où M est la masse de l'oiseau adulte en kg. Dans le cas du guêpier (0.056 kg ; [voir Tableau 1](#)), nous avons donc pris 0.6 W comme valeur du coût du métabolisme de repos.

Le coût moyen du métabolisme de repos d'un oiseau a donc été calculé en multipliant par 0.6 le temps (exprimé en secondes) où il restait perché ou pratiquait le vol plané

***TABLEAU 1 : TABLEAU RECAPITULATIF DES DIFFERENTES VARIABLES***

VARIABLES	VALEUR	UNITE	REFERENCES
Masse	0.056	Kilogramme	Cramp 1985 Lessells & Ovenden 1989
Envergure	0.465	Mètre	Bruderer & Boldt 2001
Surface alaire	0.0273	Mètre carré	Bruderer & Boldt 2001
Coût du métabolisme de repos	0.6	Watt ou Joule par seconde	Norberg 1996
Coût du métabolisme en vol	4	Watt ou Joule par seconde	Norberg 1996 Pennycuick 1989
Coût d'une manœuvre (1 décollage + 1 atterrissage)	35	Joule	Oster 1976 Houston 1986
Vitesse moyenne d'un guêpier adulte	12	Mètre par seconde	Bruderer & Boldt 2001
Energie assimilée par un guêpier lors de la consommation d'une grosse proie (proie 1)	2000	Joule	Krebs & Avery 1984, 1985 Avery et al. 1988
Energie assimilée par un guêpier lors de la consommation d'une petite proie (proie 2)	400	Joule	Krebs & Avery 1984, 1985 Avery et al. 1988
Besoins énergétiques moyens requis par jour pour un individu mâle adulte	130000	Joule	Avery et al. 1988

### ***B) COÛT DU VOL***

Le mode de locomotion utilisé par les guêpiers, le vol, présente un coût intermédiaire entre celui de la nage et celui de la course (Schmidt-Nielsen 1998). De fait, il existe deux caractéristiques physiques importantes imposées par les milieux dans lesquels les animaux se déplacent : le soutien du corps et la résistance à l'avancement. Les animaux se déplaçant hors de l'eau doivent supporter le poids de leur propre corps. En vol notamment, l'animal doit continuellement compenser son poids dans un milieu de faible densité et de faible viscosité. Cependant, la résistance à l'avancement est moindre. Comme la nage ou la course, le coût du vol est lié à la masse du corps et il existe une vitesse de vol optimale pour laquelle la consommation en oxygène est minimale. Néanmoins, ce sont souvent des vitesses légèrement supérieures à la vitesse optimale qui permettent à un oiseau d'effectuer un déplacement plus économique par rapport à la distance parcourue (Schmidt-Nielsen 1998).

Le guêpier utilise alternativement deux types de vol : le vol battu et le vol plané. Or, le coût énergétique du vol plané est très faible (Norberg 1996), puisqu'en se laissant porter par les courants aériens, les muscles du vol n'effectuent aucun travail mécanique. Nous avons donc considéré que le coût du vol était dû seulement au vol battu. En chronométrant les oiseaux en vol, nous avons pu estimer que le guêpier pratique le vol battu et le vol plané en proportions équivalentes.

Deux méthodes permettent de calculer le coût du métabolisme en vol :

1 D'une part, Pennycuick (1989) a proposé d'étudier les performances en vol des oiseaux par une approche mécanique de l'énergétique du vol. Sur cette base il a mis au point un programme informatique permettant de calculer directement les coûts énergétiques du vol battu, à partir d'un certain nombre de paramètres anatomiques et morphologiques concernant l'espèce d'oiseau étudié (masse, envergure, surface alaire). Ce programme calcule notamment la puissance totale ( $C_{vol}$ ) requise par l'oiseau pour voler à la vitesse  $V_{mr}$ , qui est la vitesse à laquelle le rapport de la puissance sur la vitesse est le plus faible (Pennycuick 1997). Un oiseau volant à la vitesse  $V_{mr}$  minimise donc la quantité de travail fournie par unité de distance parcourue. Or, les oiseaux en conditions naturelles sont supposés voler à cette vitesse ou du moins à une vitesse assez proche (Norberg 1981). De plus, la mesure du métabolisme en vol ( $C_{vol}$ ), faite à cette vitesse, est celle qui correspond le mieux aux observations des physiologistes qui réalisent les expériences *in vivo* (Pennycuick 1989). L'application du programme au cas du guêpier donne comme estimation  $C_{vol} = 2.50 \text{ W}$  (Tableau 2).

**TABLEAU 2 : VARIABLES UTILISEES ET RESULTATS DU PROGRAMME**  
**" flight.bas " CONCERNANT LE GUËPIER D'EUROPE**  
**(Pennycuick 1989, programme modifié par l'auteur en 1999)**

FLAPPING flight performance summary for European bee-eater (non-passerine) Run: FLAP VARIABLE VALUES USED FOR THIS RUN:	
Body mass	.0560 kg
Mass components:	
Flight muscle fraction	.170
Flight muscle mass	.00952 kg
Fat fraction	Not specified
Crop fraction	Not specified
Wing span	.465 metres
Wing area	.0273 square metres
Aspect ratio	7.92
Body frontal area	.00119 square metres
Air density	1.21 kg/cubic metre
Flying height approx	180 m above sea level
Wingbeat frequency	6.85 Hz
Basal metabolic rate	.472 W (chemical)
Body drag coefficient	.100
Induced power factor	1.20
Gravity	9.81 metres/sec-squared
Conversion efficiency	.230
Energy density of fat	3.90E+07 J/kg
Energy density of dry protein	1.83E+07 J/kg
Hydration ratio of protein	2.20
Mitochondria inverse power density	1.20E-06 cubic m/Watt (mech)
Density of muscle	1060 kg/cubic m
Circulation and respiration factor	1.10

The following results follow directly from the above input values. If the results don't look right, check that input values have been entered in the right units. Change them if necessary from the Bird Attributes and Default Settings Menus. Then change values, to see what assumptions (if any) will account for your observations.

Min power speed	7.99 m/s
Min power (mechanical)	.303 W
Min power (chemical)	1.97 W
Cruising wingbeat frequency	6.85 Hz
Specific work in myofibrils	6.74 J/kg (mechanical)
Specific power in whole muscle	43.6 W/kg (mechanical)
Specific power in myofibrils	46.1 W/kg (mechanical)
Mitochondria fraction in flight muscles	.0554

Cruising performance at  $V_{mr}$  (based on chemical power):

Max range speed	13.9 m/s
Power at max range speed	2.50 W (chemical)
Max effective	L/D 17.5

D'autre part, Norberg (1996) a proposé des équations donnant une estimation du coût métabolique du vol par unité de temps ( $C_{vol}$ ) à partir de trois techniques de mesure ayant été testées sur une trentaine d'espèces d'oiseaux.

- La première consiste, en maintenant l'oiseau en vol stationnaire dans un tunnel à vent, à mesurer la consommation d'oxygène et la production de dioxyde de carbone (spirométrie).
- La seconde consiste à mesurer la perte de masse de l'oiseau en vol.
- La dernière est la technique de l'eau doublement marquée basée sur l'utilisation d'isotopes stables de l'hydrogène et de l'oxygène.

La combinaison des résultats obtenus par les trois méthodes conduit à l'équation suivante :

$$C_{vol} = 57.3 \times M^{0.813} \quad (r^2 = 0.86)$$

où le coût du vol par unité de temps, c'est à dire la puissance nécessaire pour voler,  $C_{vol}$ , est exprimée en W et la masse corporelle,  $M$ , exprimée en kg.

La combinaison des résultats obtenus par la seconde et par la troisième méthode conduisent à l'équation suivante :

$$C_{vol} = 51.5 \times M^{1.37} \times b^{-1.60} \quad (r^2 = 0.83)$$

où  $b$  représente l'envergure, exprimée en m. En fait, au vu de la valeur du coefficient de corrélation ( $r$ ), cette équation qui fait intervenir un paramètre supplémentaire (l'envergure) n'apporte pas, globalement, une estimation de meilleure qualité.

Pour un guêpier d'Europe ([voir Tableau 1](#)), la puissance qu'il doit développer pour voler est donc d'environ 5.5 W selon la première équation et 3.4 W selon la seconde. Ainsi, le coût du

vol apparaît cinq à dix fois plus élevé que le coût de maintenance au repos.

Pour nos calculs, nous avons pris une valeur moyenne de 4 W. Comme nous l'avons vu, dans le vol des guêpiers, la part du vol battu et celle du vol plané sont à peu près équivalentes. Ainsi, on peut obtenir le coût du vol (en J) en multipliant le temps de vol (exprimés en s) par 2.

### ***C) COÛT DES MANOEUVRES D'ATTERRISSAGE-DECOLLAGE***

En plus de sa dépense d'énergie en vol, un oiseau dépense aussi une certaine quantité d'énergie lors de différentes manœuvres comme les décollages et les atterrissages. Lorsque les points de décollage et d'atterrissage sont situés à une hauteur similaire (les variations d'énergie potentielle sont alors négligeables), une estimation de la dépense énergétique du décollage et de l'atterrissage peut être donnée à partir de l'équation classique de l'énergie cinétique :

$$E_c = 0.5 \times M \times V^2$$

où M représente la masse, et V la vitesse de vol atteinte. Cette équation a été utilisée par Oster (1976) pour estimer les dépenses énergétiques de décollage chez les abeilles, puis a été reprise par Houston (1986) chez les oiseaux. La dépense d'énergie pour un atterrissage est similaire à la dépense d'énergie pour un décollage puisque ces deux manœuvres demandent la même quantité d'énergie, que ce soit pour accélérer ou pour freiner. L'énergie réellement dépensée par l'oiseau dépend évidemment aussi du coefficient de conversion entre l'énergie chimique du métabolisme et le travail réel produit par les muscles. Ce coefficient est estimé à 0.23 (Pennycuick 1975). Ainsi pour 100 J consommés, 23 J sont effectivement produits sous forme de travail tandis que 77 J sont évacués sous forme de chaleur.

Si on considère un guêpier qui vole à une vitesse estimée à 12 m/sec (Bruderer & Boldt, 2001), chaque tentative de capture d'une proie, quelle soit ou non couronnée de succès, représente donc un coût d'environ 35 J. Lorsqu'un mâle se pose d'abord sur l'un des perchoirs près des ruches puis rapporte la proie au nid, cela lui coûte 35 J supplémentaires. Pour avoir le coût moyen des manœuvres (atterrissage + décollage) sur une journée, on multiplie donc par 35 le nombre de tentatives de capture et le nombre de fois où le mâle a rapporté une proie à la femelle en se posant d'abord sur un perchoir de la zone des ruches.

## **III. RESULTATS**

Les résultats obtenus sur les guêpiers mâles considérés individuellement concernent les huit oiseaux (notés de A à H) pour lesquels nous avons obtenu des données en nombre suffisant. L'oiseau noté X rassemble un mâle suivi ponctuellement, ainsi que tous les mâles que nous n'avons pu identifier. Il s'agit probablement, la plupart du temps, d'un des mâles habituellement suivis mais qui n'a pas pu être identifié avec certitude car il n'est pas retourné à son nid et/ou ne présentait pas de marque distinctive bien nette. Les données du mâle X ont été prises en compte pour l'analyse globale de tous les oiseaux confondus.

### **A. FREQUENCES ET TAUX DE REUSSITE DE CAPTURE DES PROIES**

La fréquence de capture (nombre de proies capturées sur le temps total d'observation) pour tous les individus confondus s'élève à 1.1 proies/h pour les grosses proies, à 16.6 proies/h pour les petites proies et à 17.8 proies/h pour les deux types de proies confondus ([Tableau 3](#)).



La différence entre les captures de petites et de grosses proies est significative (test de student apparié,  $t=7.2$ ,  $ddl=24$ ,  $P<0.01$ ). Pour les oiseaux pris individuellement, la plus haute fréquence de capture est observée chez le mâle F avec 27.5 proies/h et la plus faible observée chez le mâle C avec 8.6 proies/h ([Tableau 4](#)).

**TABLEAU 3: CACULS CONCERNANT LES OFFRANDES ALIMENTAIRES CHEZ TOUS LES OISEAUX CONFONDUS POUR CHAQUE JOUR**

date	nt	tps seq	c1	d1	d1x	d1n	c2	d2	d2x	d2n	fc	%R	%d	%d1	%d2	%dx	%d1x	%d2x	%dn	%d1n	%d2n
22-mai	13	2421	2	2	1	0	8	0	0	0	14,9	77	20	100	0	50	50	/	0	0	/
23-mai	13	2959	4	0	0	0	7	2	1	1	13,4	85	18	0	29	50	/	50	50	/	50
24-mai	8	1289	1	1	0	1	7	5	3	2	22,3	100	75	100	71	50	0	60	50	100	40
25-mai	97	8097	3	2	1	1	4	2	13	2	21,3	49	46	67	44	64	50	65	14	50	10
26-mai	78	7462	5	3	2	1	4	1	15	1	22,2	59	48	60	46	77	67	79	9	33	5
27-mai	46	4132	4	4	4	0	2	1	13	0	22,7	57	65	100	59	100	100	100	0	0	0
28-mai	31	3909	2	2	2	0	1	5	4	0	11,1	39	58	100	50	86	100	80	0	0	0
29-mai	77	13018	3	3	0	2	4	3	9	2	13,8	65	68	100	66	26	0	29	12	67	6
30-mai	98	15100	7	7	1	1	6	3	5	6	16,0	68	57	100	52	16	14	16	18	14	19
31-mai	77	12182	6	4	0	2	3	2	6	3	12,1	53	59	67	57	25	0	30	21	50	15
01-juin	158	12828	7	6	1	3	8	4	12	8	25,3	57	52	86	49	28	17	29	23	50	20
02-juin	111	11828	4	4	0	1	6	2	9	11	21,6	64	41	100	37	31	0	36	41	25	44
03-	88	102	0	0	0	0	4	1	3	6	16,	52	35	/	35	19	/	19	38	/	38

jui n		23					6	6			2										
04- jui n	12 5	126 03	0	0	0	0	7 5	2 4	7	8	21, 4	60	32	/	32	29	/	29	33	/	33
05- jui n	12 6	135 34	5	4	3	1	6 4	1 4	2	2	18, 4	55	26	80	22	28	75	14	17	25	14
06- jui n	11 1	924 4	1	0	0	0	4 5	1 1	0	2	17, 9	41	24	0	24	0	/	0	18	/	18
07- jui n	33	539 1	0	0	0	0	2 5	1 4	1	1	16, 7	76	56	/	56	7	/	7	7	/	7
08- jui n	12	177 9	0	0	0	0	2	0	0	0	4,0	17	0	/	0	/	/	/	/	/	/
11- jui n	55	592 4	0	0	0	0	2 9	2 3	17	3	17, 6	53	79	/	79	74	/	74	13	/	13
12- jui n	62	587 7	1	0	0	0	3 2	2 6	16	0	20, 2	53	79	0	81	62	/	62	0	/	0
14- jui n	20	503 3	0	0	0	0	8	3	1	0	5,7	40	38	/	38	33	/	33	0	/	0
15- jui n	25	239 2	0	0	0	0	1 3	4	0	1	19, 6	52	31	/	31	0	/	0	25	/	25
16- jui n	24	356 9	0	0	0	0	1 0	2	0	0	10, 1	42	20	/	20	0	/	0	0	/	0
17- jui n	58	680 2	0	0	0	0	3 9	0	0	0	20, 6	67	0	/	0	/	/	/	/	/	/
18- jui n	27	241 4	1	0	0	0	1 3	1	0	0	20, 9	52	7	0	8	0	/	0	0	/	0

**nt** : nombre de tentatives

**tps seq** : durée des séquences d'approvisionnement en seconde

**c1, c2** : nombre de captures de grosses proies (1) et de petites proies (2)

**d1,d2** : nombre de proies 1 et de proies 2 données à la femelle et **%d1, %d2** leurs taux respectifs par rapport au nbr de captures

**d1x, d2x** : nombre de proies 1 et 2 données sur un perchoir des ruches à la femelle et **%d1x, %d2x** les taux respectifs par rapport au nombre de proies données

**d1n, d2n** : nombre de proies 1 et 2 données au nid à la femelle et **%d1n, %d2n** leurs taux

respectifs par rapport au nombre de proies données

**fc** : fréquence de capture des proies (1 et 2) en nombre de proies/h

**%R** : taux de réussite de capture

**%d** : taux de proies (proies 1 et 2) données à la femelle

**%dn** : taux de proies (proies 1 et 2) données au nid à la femelle

**%dx** : taux de proies (proies 1 et 2) données sur un perchoir des ruches à la femelle

Le taux moyen de réussite de capture (nombre de captures effectives sur le nombre de tentatives) pour tous les mâles confondus sur toute la période d'expérimentation s'élève à 57% ([Tableau 3](#)). Si on considère chaque mâle individuellement, le taux de réussite le plus faible a été trouvé chez le mâle G avec seulement 46% de réussite et le plus élevé chez les mâles F et H avec 64% de réussite ([Tableau 4](#)). Cependant les taux de réussite (et d'échec) sont statistiquement homogènes pour tous les guêpiers ( $\chi^2=10.4$ , ddl=7, P>0.1).

**TABLEAU 4: CACULS CONCERNANT LES OFFRANDES ALIMENTAIRES POUR CHAQUE MÂLE SUR LA DUREE TOTALE DES EXPERIENCES**

mâles	D	nt	tps seq	c1	d1	d1x	d1n	c2	d2	d2x	d2n	fc	%R	%d	%d1	%d2	%dx	%d1x	%d2x	%dn	%dn1	%dn2
A	16	180	14477	8	6	6	0	92	35	29	2	24,9	56	41	75	38	85	100	83	5	0	6
B	15	335	33582	10	9	2	3	159	42	13	13	18,1	50	30	90	26	29	22	31	31	33	31
C	19	12	2935	1	1	0	1	6	5	1	0	8,6	58	86	100	83	17	0	20	17	100	0
D	14	518	64550	25	22	5	8	281	138	36	30	17,1	59	52	88	49	26	23	26	24	36	22
E	27	103	9218	4	1	0	0	58	38	12	4	24,2	60	63	25	66	31	0	32	10	0	11
F	30	42	3530	0	0	0	0	27	23	15	3	27,5	64	85	/	85	65	/	65	13	/	13
G	15	28	3732	0	0	0	0	13	12	6	1	12,5	66	92	/	92	50	/	50	8	/	8
H	48	50	5402	0	0	0	0	32	14	0	2	21,3	64	44	/	44	0	/	0	14	/	14
X	/	305	42584	8	3	2	1	165	43	25	4	14,6	57	26,59	38	26	59	67	58	11	33	9

**D** : distance entre les ruches et le nid en mètre

**nt** : nombre de tentatives

**tps seq** : durée des séquences d'approvisionnement en seconde

**c1, c2** : nombre de captures de grosses proies (1) et de petites proies (2)

**d1,d2** : nombre de proies 1 et de proies 2 données à la femelle et **%d1, %d2** leurs taux respectifs par rapport au nombre de captures

**d1x, d2x** : nombre de proies 1 et 2 données sur un perchoir des ruches à la femelle et **%d1x, %d2x** leurs taux respectifs par rapport au nombre de proies données

**d1n, d2n** : nombre de proies 1 et de proies 2 données au nid à la femelle et **%d1n, %d2n** leurs taux respectifs par rapport au nombre de proies données  
**fc** : fréquence de capture des proies (1 et 2) en nombre de proies /h  
**%R** : taux de réussite de capture  
**%d** : taux de proies (proies 1 et 2) données à la femelle  
**%dx** : taux de proies (proies 1 et 2) données sur un perchoir des ruches à la femelle  
**%dn** : taux de proies (proies 1 et 2) données au nid à la femelle  
**mâles X** : tous les mâles non identifiés ainsi qu'un mâle suivi ponctuellement

## B. TAUX D'OFFRANDES ALIMENTAIRES

Le taux d'offrandes alimentaires (nombre de proies rapportées à la femelle par rapport au nombre de captures) est en moyenne de 44% pour tous les individus confondus et s'échelonne entre 30% pour le mâle B et 92% pour le mâle G ([Tableaux 3 et 4](#)).

Ce taux, pour tous les mâles confondus durant toute la durée de l'expérimentation, s'élève à 75% pour les offrandes de grosses proies et à 42% pour les offrandes de petites proies ([Tableau 3](#)). Compte tenu que le contenu énergétique par gramme ne dépend pratiquement pas de la taille des proies, on peut également dire que les mâles donnaient en moyenne aux femelles 75% de l'énergie capturée sous forme de grosse proies et 42% de l'énergie capturée sous forme de petites proies. La répartition des petites proies et celle des grosses proies entre consommation personnelle et offrande alimentaire sont d'ailleurs significativement différentes ( $\chi^2=23.1$ , ddl=1,  $P<0.01$ ).

Nous n'avons pas assez de données pour effectuer ce test sur chaque mâle individuellement. Cependant, nous avons quand même voulu vérifier que le résultat du test n'était pas seulement lié au comportement du mâle D, qui est le mâle sur lequel nous disposons de plus de données. Le test à donc été refait sans prendre en compte les données du mâle D. Le résultat obtenu est similaire ( $\chi^2=9.3$ , ddl=1,  $P<0.01$ ). Ainsi un guêpier mâle donne, de manière significative, relativement plus de grosses proies que de petites proies à sa femelle (par rapport au nombre de proies capturées).

## C. LIEU D'OCCURRENCE DES OFFRANDES ALIMENTAIRES

Après avoir capturé une proie, le mâle se repose soit sur un perchoir situé à coté des ruches, soit sur le perchoir du couple situé à proximité de son nid. Lorsque la femelle attend sur un des perchoirs situés à coté des ruches, le mâle se repose systématiquement à coté d'elle, mais il peut choisir de consommer la proie aussi bien que de la lui offrir. Lorsque la femelle attend sur le perchoir du couple ou dans le nid, le mâle peut se reposer soit directement sur le perchoir du couple, soit d'abord sur un des perchoirs près des ruches puis, s'il décide d'offrir la proie à sa femelle plutôt que de la consommer, aller ensuite sur le perchoir du couple. A deux exceptions près :

(a) un mâle qui s'est rendu sur le perchoir du couple avec un gros papillon, a attendu un long moment sa femelle absente et a fini par consommer la proie,

(b) un autre mâle qui s'est posé avec un gros papillon sur un des perchoirs dans la zone des ruches, puis a ramené sa proie au nid. La femelle n'étant pas là, le mâle a ensuite fait deux allers-retours avec le papillon dans le bec entre le perchoir du couple et le perchoir de la zone des ruches pour enfin l'offrir à sa femelle une dizaine de minutes plus tard lorsqu'elle est

revenue au nid.

En moyenne, pour tous les mâles confondus et pour toute la durée d'expérimentation, 39% des proies offertes à la femelle le sont alors que la femelle se tient sur un des perchoirs près des ruches, 43% sont offertes par le mâle qui se pose directement au perchoir du couple, et 18% sont offertes par le mâle qui se pose d'abord sur un des perchoirs près des ruches, puis ramène ensuite la proie à la femelle au perchoir du couple. Si l'on ne regarde que les petites proies, les valeurs restent très voisines : 39%, 44% et 17% respectivement. Si l'on ne regarde que les grosses proies, les valeurs deviennent : 36%, 33% et 31% respectivement ([Tableau 3](#)). La différence de répartition entre les petites et les grosses proies n'est pas significative ( $\chi^2=5.2$ , ddl=2, P>0.05).

#### D. BILANS ENERGETIQUES

**TABLEAU 5: CACULS CONCERNANT LES BILANS ENERGETIQUES CHEZ TOUS LES OISEAUX CONFONDUS POUR CHAQUE JOUR**

date	nt	c1	d1	c2	d2	dn	tps seq	tps vol	tps RMR	E brute /h	E nette /h	C m /h	C RMR /h	C vol /h	Bilan brut /h	Bilan net /h
22-mai	13	2	2	8	0	0	2421	83	2338	10706	4758	677	2086	494	7450	1502
23-mai	13	4	0	7	2	1	2959	70	2890	13140	12166	596	2109	338	10096	9123
24-mai	8	1	1	7	5	3	1289	86	1204	13406	2234	1075	2017	955	9359	-1813
25-mai	97	3	2	45	20	3	8097	1010	7087	10671	5335	1556	1891	1796	5428	92
26-mai	78	5	3	41	19	2	7462	524	6938	12737	6175	1351	2008	1011	8366	1805
27-mai	46	4	4	22	13	0	4132	327	3805	14637	3136	1403	1989	1140	10106	-1395
28-mai	31	2	2	10	5	0	3909	198	3711	7368	1842	999	2051	729	3588	-1937
29-mai	77	3	3	47	31	4	13018	916	12102	6858	1770	784	2008	1013	3053	-2035
30-mai	98	7	7	60	31	7	15100	2668	12433	9060	2766	876	1778	2544	3861	-2433
31-mai	77	6	4	35	20	5	12182	1017	11166	7683	2955	848	1980	1202	3654	-1074
01-juin	158	7	6	83	41	11	12828	1040	11789	13246	5276	1660	1985	1167	8434	464
02-juin	111	4	4	67	25	12	11828	581	11247	10592	5113	1310	2054	707	6520	1042
03-juin	88	0	0	46	16	6	10223	378	9846	6480	4226	1159	2080	532	2709	455

04-juin	125	0	0	75	24	8	12603	810	11794	8569	5827	1330	2021	925	4294	1551
05-juin	126	5	4	64	14	3	13534	673	12861	9469	5852	1201	2053	716	5500	1882
06-juin	111	1	0	45	11	2	9244	578	8666	7789	6075	1540	2025	900	3323	1610
07-juin	33	0	0	25	14	1	5391	229	5162	6678	2938	795	2068	612	3203	-536
08-juin	12	0	0	2	0	0	1779	47	1733	1619	1619	850	2104	376	-1711	-1711
11-juin	55	0	0	29	23	3	5924	309	5615	7049	1458	1234	2047	751	3017	-2574
12-juin	62	1	0	32	26	0	5877	296	5582	9066	2695	1329	2051	724	4961	-1409
14-juin	20	0	0	8	3	0	5033	328	4705	2289	1431	501	2019	938	-1169	-2028
15-juin	25	0	0	13	4	1	2392	116	2277	7826	5418	1370	2056	695	3706	1297
16-juin	24	0	0	10	2	0	3569	100	3470	4035	3228	847	2100	401	686	-121
17-juin	58	0	0	39	0	0	6802	163	6639	8256	8256	1074	2108	345	4729	4729
18-juin	27	1	0	13	1	0	2414	98	2316	10737	10141	1409	2072	585	6671	6075

**nt** : nombre de tentatives

**c1, c2** : nombre de captures de grosses proies (1) et de petites proies (2)

**d1, d2** : nombre de proies 1 et de proies 2 données à la femelle

**tps seq** : durée des séquences d'approvisionnement en seconde

**tps vol** : durée du vol battu en seconde

**tps RMR** : durée du repos en seconde

**E brute /h** : énergie brute gagnée par le mâle en Joule par heure

**E nette /h** : énergie nette gagnée par le mâle en joule par heure

**C m /h** : coût des manœuvres en joule par heure

**C RMR /h** : coût du métabolisme de repos en joule par heure

**C vol /h** : coût du vol battu en joule par heure

**Bilan brut /h** : bilan énergétique brut en joule par heure

**Bilan net /h** : bilan énergétique net en joule par heure

L'énergie brute gagnée par les mâles par unité de temps (énergie récupérée par la capture des proies) pour tous les individus confondus s'élève en moyenne à 8.9 kJ/h ([Tableau 5](#)). Pour chaque individu pris séparément, elle varie entre 5.0 kJ/h pour le mâle G et 13.1 kJ/h pour le mâle A (Tableau 6).

**TABLEAU 6: CACULS CONCERNANT LES BILANS ENERGETIQUES POUR CHAQUE MÂLE SUR LA DUREE TOTALE DES EXPERIENCES**

mâles	D	nt	c1	d1	c2	d2	d	tps seq	tps vol	tps RMR	E brute /h	E nette /h	C m /h	C RMR /h	C vol /h	Bilan brut /h	Bilan net /h
A	16	180	8	6	92	35	2	1447	1460	13018	13130	6664	1584	1942	1452	8152	1686
B	15	335	10	9	159	42	16	3358	2096	31486	8962	5231	1317	2025	899	4721	990
C	19	12	1	1	6	5	1	2935	271	2664	5397	491	558	1961	1330	1549	-3358
D	14	518	25	22	281	138	38	6455	5950	58600	9057	3525	1085	1961	1327	4684	-849
E	27	103	4	1	58	38	4	9218	571	8647	12185	5468	1463	2026	892	7804	1087
F	30	42	0	0	27	23	3	3530	275	3256	11014	1632	1606	1992	1120	6296	-3086
G	15	28	0	0	13	12	1	3732	157	3576	5016	386	979	2069	604	1364	-3267
H	48	50	0	0	32	14	2	5402	285	5117	8530	4798	1213	2046	760	4512	780
X	/	305	8	3	165	43	5	4258	1576	41008	6932	4971	917	2080	533	3402	1441

**D** : distance entre les ruches et le nid en mètre

**nt** : nombre de tentatives

**c1, c2** : nombre de captures de grosses proies (1) et de petites proies (2)

**d1, d2** : nombre de proies 1 et de proies 2 données à la femelle

**tps seq** : durée des séquences d'approvisionnement en seconde

**tps vol** : durée du vol battu en seconde

**tps RMR** : durée du repos en seconde

**E brute /h** : énergie brute gagnée par le mâle en Joule par heure

**E nette /h** : énergie nette gagnée par le mâle en joule par heure

**mâles X**: tous les mâles non identifiés ainsi qu'un mâle suivi ponctuellement

**C m /h** : coût des manœuvres en joule par heure

**C RMR /h** : coût du métabolisme de repos en joule par heure

**C vol /h** : coût du vol battu en joule par heure

**Bilan brut /h** : bilan énergétique brut en joule par heure

**Bilan net /h** : bilan énergétique net en joule par heure

L'énergie nette gagnée par les mâles par unité de temps (énergie effectivement assimilée) pour tous les individus confondus s'élève en moyenne à 4.4 kJ/h soit moitié moins que l'énergie brute gagnée (Tableau 5). En moyenne les mâles donnaient donc aux femelles la moitié de l'énergie qu'ils gagnaient et conservaient l'autre moitié pour eux. Pour chaque individu pris séparément, l'énergie nette gagnée varie entre 0.4 J/h pour le mâle G et 6.7 kJ/h pour le mâle

A ([Tableau 6](#)).

La moyenne du coût des manœuvres par unité de temps sur la durée totale des observations se situe autour de 1.1 kJ/h pour tous les individus confondus ([Tableau 5](#)). Le coût s'échelonne de 0.6 kJ/h pour le mâle C à 1.6 kJ/h pour le mâle F ([Tableau 6](#)).

Le coût moyen du métabolisme de repos par unité de temps calculé pour tous les individus confondus se situe autour de 2.0 kJ/h ([Tableau 5](#)). Pour chaque individu pris séparément, ce coût varie entre 1.9 kJ/h pour le mâle A et 2.1 kJ/h pour le mâle G ([Tableau 6](#)).

Le coût du vol battu par unité de temps représente 1.0 kJ/h en moyenne pour tous les individus confondus ([Tableau 5](#)) et varie entre 0.6 kJ/h et 1.4 kJ/h pour les mâles G et A respectivement ([Tableau 6](#)).

La moyenne du bilan énergétique brut par unité de temps pour tous les oiseaux confondus se situe autour de 4.7 kJ/h ([Tableau 5](#)). Le bilan énergétique brut calculé pour chaque individu en moyenne sur la durée totale des expériences varie de 1.4 J/h pour le mâle G à 8.1 kJ pour le mâle A ([Tableau 6](#)).

La moyenne du bilan énergétique net par unité de temps pour tous les oiseaux confondus est égal à 0.25 kJ/h ([Tableau 5](#)). Il varie de -3.4 kJ/h pour le mâle C à 1.7 kJ/h pour le mâle A. Il est négatif pour quatre mâles sur huit ([Tableau 6](#)).

## E. RELATION AVEC LA DISTANCE

Nous avons essayé de voir s'il y avait une corrélation entre la distance nids-ruches et treize variables dont six concernant les offrandes alimentaires et sept l'énergétique ([tableau 4 et 6](#)). Dans la mesure où les distances concernées sont faibles (entre 14 et 48 m) et seulement connues avec une marge d'erreur de +/- 8 m (puisque les ruches ont été installées au centre d'un cercle de perchoirs de 8 m de diamètre), il aurait été peu judicieux d'utiliser les valeurs réelles de distance. Nous avons donc préféré recourir à des tests de Spearman de corrélation de rangs. Les résultats sont indiqués dans le tableau 7. Aucun des tests n'est significatif.

*Tableau 7. Corrélation entre différentes variables et la distance ruches-nids.*

VARIABLES	% de variance expliquée	coefficient de Spearman (Rs)	Probabilité P
% de proies données (%d)	1.3	- 0.05	> 0.10
% de petites proies données (%d2)	0.1	0.10	> 0.10
% de proies données à côté du mâle (%dx)	24.1	- 0.38	> 0.10
% de petites proies données à côté du mâle (%d2x)	25.9	- 0.38	> 0.10
% de proies rapportées au nid (%dn)	10.7	- 0.36	> 0.10
% de petites proies rapportées au nid (%d2n)	4.0	- 0.30	> 0.10
% de vol total (% vol)	14.9	- 0.40	> 0.10
coût des manœuvres en J/h (C m/h)	4.3	0.27	> 0.10
coût du vol battu en J/h (C vol battu/h)	19.8	- 0.39	> 0.10
énergie brute gagnée par le mâle en J/h (E brute/h)	0.2	- 0.16	> 0.10
énergie nette gagnée par le mâle en J/h (E nette/h)	0.5	0.02	> 0.10
bilan énergétique brut en J/h (bilan brut/h)	0.1	- 0.16	> 0.10
bilan énergétique net en J/h (bilan net/h)	0.9	- 0.02	> 0.10



#### IV. DISCUSSION

Cette étude sur le guêpier d'Europe se situe initialement à l'interface entre l'étude du comportement d'approvisionnement à partir d'un nid central et l'étude des offrandes alimentaires en période de reproduction. Le premier aspect a été étudié par Krebs et Avery (1985) chez le guêpier d'Europe en ce qui concerne le comportement de nourrissage des jeunes par les parents. Dans leur étude, ces auteurs s'intéressaient essentiellement à la relation existant entre le choix des différents types de proies et la distance de capture. Le problème de la répartition des proies entre consommation personnelle et nourrissage des jeunes n'était pas pris en compte. Le second aspect, celui des offrandes alimentaires, a été étudié par Avery et al. (1988) toujours chez le guêpier d'Europe. Ces auteurs se sont intéressés à la répartition des grosses et des petites proies capturées par le mâle entre sa consommation personnelle et les offrandes alimentaires. Dans leur étude, les mâles utilisaient essentiellement un perchoir proche du nid comme lieu d'affût et comme lieu d'offrande, si bien que la distance entre le lieu de capture et le nid pouvait être considérée comme négligeable.

Dans notre étude, nous avons installé des perchoirs et des ruches comme source d'alimentation, situés à une distance variant de quelques dizaines à quelques centaines de mètres des terriers de guêpiers. Nous ne disposions alors plus du contrôle formel de la distance entre le site de capture et le nid, néanmoins, il existait de nombreux nids situés à différentes distances des ruches. Cependant, seuls les guêpiers ayant les nids les plus proches sont venus s'approvisionner sur les ruches, si bien que le volet "analyse de la variation de la destination des proies capturées par les mâles en fonction de la distance entre lieu de capture et nid" s'est trouvé fortement réduit. Il n'en demeure pas moins que notre étude apporte un certain nombre d'éléments fort intéressants relatifs au comportement d'offrande alimentaire. Ainsi, dans l'étude de Avery et al. (1988), le mâle se repose systématiquement sur le perchoir du nid et les offrandes ont lieu à cet endroit. On peut alors imaginer que le mâle pourrait faire des offrandes à sa femelle car celle-ci le stimule directement ou indirectement. Dans notre étude, les offrandes pouvaient avoir lieu sur un des perchoirs dans la zone des ruches ou sur le perchoir du couple près du nid, le mâle pouvant se poser et la femelle l'attendre à un endroit ou à l'autre. Nous n'avons jamais observé un mâle se posant près du nid pour faire une offrande alors que sa femelle était perchée près des ruches. En revanche, la situation inverse était assez fréquente: dans 18% des cas (31% si on ne considère que les grosses proies), le mâle s'est d'abord posé près des ruches avant de ramener la proie à sa femelle perchée près du nid. Ainsi, même en l'absence effective de leur femelle, les mâles sont clairement enclins à leur donner une partie des proies capturées. Les deux cas où un mâle est revenu avec une proie à son nid après s'être posé près des ruches et n'y a pas trouvé sa femelle témoignent également de la forte motivation d'un guêpier mâle à offrir la proie à sa femelle une fois qu'il a décidé de le faire. Il nous paraît donc important d'insister sur ce point : ce n'est pas la femelle qui incite le mâle à lui faire des offrandes mais bien le mâle qui "décide" de lui offrir ou non la proie qu'il vient de capturer. Chez des espèces où il n'existe pas de fidélité de longue durée entre les partenaires comme chez la mésange bleue, *Parus careuleus*, par exemple, c'est la femelle qui sollicite intensément le mâle pour obtenir de cette façon une quantité d'énergie supplémentaire (Krebs 1970 dans Hunt 1980). Par ailleurs, nous avons vu dans l'introduction que l'énergie reçue par la femelle guêpier sous forme d'offrandes alimentaires représente une part importante de sa consommation journalière (Coulthard 1988). Dans notre étude, le mâle donne la moitié de ses gains à la femelle.

Des considérations basées sur un critère de maximisation des gains énergétiques de la femelle ont conduit Avery et al. (1988) à prédire qu'un guêpier mâle devrait offrir toutes les grosses

proies capturées à sa femelle et à ne garder pour lui que la partie des petites proies nécessaire à sa survie. En fait, leurs données n'étaient qu'en accord partiel avec cette prédiction, puisque les guêpiers mâles qu'ils observaient ne donnaient à leur femelle que de 60 à 90% des grosses proies, ainsi que de 42 à 66% des petites (selon les années). Nos propres résultats se situent dans cette fourchette avec 75% des grosses proies et 42% des petites qui sont offertes par les mâles.

Même si une analyse de nos résultats dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal n'a pas pu être réalisée, car seuls les guêpiers nichant à proximité sont venus capturer des abeilles aux niveau des ruches, nous avons néanmoins pu dresser un bilan énergétique assez complet du comportement d'approvisionnement de ces oiseaux.

D'après Avery et al. (1988) un guêpier a besoin d'environ 130kJ par jour en moyenne. Cette estimation a été majorée par l'étude de Galeotti et Inglis (2001), qui ont montré à partir des pelotes de régurgitation qu'en moyenne un guêpier adulte capture 126 proies par jour dont 40 abeilles. En considérant que les proies apportent 22 kJ/g de poids sec et sont assimilées à 60%, on peut estimer la quantité d'énergie assimilée à 170-200 kJ. S'agissant d'une espèce diurne qui ne s'alimente que le jour, ses besoins énergétiques peuvent donc être estimés à 15 kJ/h environ dans la journée. Notons cependant qu'il s'agit là d'une estimation globale, mâles et femelles confondus. Dans notre étude, l'énergie brute obtenue par les guêpiers mâles s'approvisionnant autour des ruches est d'environ 9 kJ/h et 4.5 kJ/h pour l'énergie nette. L'approvisionnement des guêpiers dans la zone des ruches était donc largement insuffisant pour couvrir leurs besoins énergétiques. Dans la zone d'étude, le taux de capture moyen est légèrement inférieur à 60%. Dans la mesure où on ne connaît pas le type des proies manquées par les guêpiers, il n'a pas été possible de déterminer si le taux de réussite était constant, ou s'il dépendait de la taille des proies. Mais le fait que les guêpiers ne capturent finalement que 6 proies sur 10 contribue aussi à la faiblesse de leurs bilans énergétiques.

D'après Avery et al. (1988), un guêpier mâle pendant la période de pré-ponte et de ponte passe 70% de son temps à réaliser des offrandes alimentaires. Durant les 30% restant, le mâle passe 85% de son temps à se nourrir. Les mâles passent donc plus de 95% de leur journée à l'approvisionnement que ce soit pour leur propre consommation ou pour faire des offrandes alimentaires. Or, les guêpiers nichant à proximité des ruches ne venaient pas s'approvisionner dans cette zone tout au long de la journée, mais seulement le matin et le soir. L'après-midi, ces guêpiers n'étaient visibles dans la zone d'étude que lors des relèves durant la ponte. Cela signifie que lorsque les guêpiers étaient absents de la colonie étudiée et de ses abords immédiats, ceux-ci étaient probablement en train de s'approvisionner sur d'autres sites plus distants. Dans les études précédentes (Krebs & Avery 1984, 1985; Avery et al. 1988) qui se sont déroulées en Camargue dans un milieu relativement riche en très grosses proies comme les libellules, les guêpiers disposaient de zones où ils trouvaient des conditions favorables à la fois à l'installation des terriers et à leur approvisionnement. Au niveau même de la colonie étudiée, le milieu était très pauvre d'un point de vue énergétique et a dû être choisi par les guêpiers en raison des possibilités qu'il offre de creuser facilement des terriers. Les très grosses proies étant absentes, les ruches constituaient certainement une source non négligeable de petites proies.

On peut donc légitimement penser que les guêpiers trouvaient plus profitable d'aller s'approvisionner ailleurs. Pour ceux nichant à plus de cinquante de mètres de la zone des ruches, il ne devait jamais être profitable de venir s'y approvisionner. Pour les guêpiers nichant plus près, il s'agissait de trouver le meilleur compromis entre se nourrir près de leur

nid d'insectes ne nécessitant qu'un temps de poursuite et de manipulation réduit (9 s environ pour les abeilles d'après Krebs & Avery 1985) mais peu énergétiques et se nourrir loin de gros insectes plus énergétiques mais nécessitant aussi des temps de poursuite et de manipulation plus longs (45 s environ pour les grosses libellules d'après Krebs & Avery 1985).

La méthode de chasse adoptée apparaît particulièrement efficace du point de vue énergétique, puisque le coût du vol (1.0 kJ/h) atteint la moitié du coût du métabolisme de repos (2.0 kJ/h), auquel il faut ajouter le coût des manœuvres qui est du même ordre de grandeur (1.1 kJ/h). Ainsi le coût de l'activité de chasse et d'offrande alimentaire des guêpiers mâles dans la zone d'étude s'élevait à environ 4 kJ/h, alors que leur gains se montaient à 9 kJ/h. La moitié des gains étant donnés aux femelles, le bilan énergétique net des mâles s'avère tout juste positif.

Les abeilles, même lorsqu'elles sont présentes en densité importante (comme dans notre site d'étude), représentent une réserve de nourriture très peu énergétique n'assurant pas, en tant que seule réserve de nourriture, une survie à long terme. Il est clair que, pour survivre et accumuler dans la journée assez de réserves d'énergie pour passer la nuit et ne pas avoir de problème de perte de poids à long terme, ces oiseaux devaient trouver une autre zone de chasse plus profitable.

### **CONCLUSION ET PERSPECTIVES**

Cette étude réalisée en conditions naturelles, nous a permis de voir de quelle façon les guêpiers mâles répartissent les ressources de nourriture disponibles dans leur milieu pendant les périodes de pré-ponte et de ponte entre consommation personnelle et offrandes alimentaires à la femelle. La prise en compte des contraintes énergétiques de cet approvisionnement (coût métabolique de repos, coût du vol, coût des manœuvres..) conduit les mâles à un bilan énergétique presque nul pendant les périodes d'observation.

A l'issue de cette étude, de nombreuses questions restent encore à soulever. Il est possible que les guêpiers nichant au-delà d'une certaine distance des ruches (50 m) ne soient pas venus s'approvisionner dans cette zone car le coût global est trop élevé pour des proies si peu énergétiques. Cependant, ayant observé plusieurs fois les mâles posés sur les perchoirs de la zone des ruches chasser violemment (poursuites en vol et " bagarres " au sol) des mâles qui s'approchaient de cette zone, il pourrait aussi s'agir de territorialité et donc de compétition intra-spécifique pour l'accès à la nourriture. Cette hypothèse reste néanmoins à vérifier d'une façon plus précise.

Par ailleurs, il paraît intéressant d'approfondir cette étude, en cherchant notamment les relations entre ce comportement d'offrande alimentaire et ses effets potentiels sur le succès reproducteur de ces oiseaux chez lesquels une fidélité de longue durée existe entre les partenaires.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ✓ Avery, M. I., Krebs, J. R. & Houston, A. I. 1988. Economics of courtship-feeding in the European bee-eater (*Merops apiaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 61-67.
- ✓ Bruderer, B. & Boldt, A. 2001. Flight characteristics of birds: I. radar measurements of speeds. *Ibis*, 143, 178-204.
- ✓ Cézilly, F. & Benhamou, S. 1996. Les stratégies optimales d'approvisionnement. *Revue d'écologie (Terre et Vie)*, 51, 43-86.
- ✓ Christof, A. 1990. Le guêpier d'Europe. Maisons-Alfort : Editions du Point Vétérinaire.
- ✓ Coulthard, N. 1988. Aspects of the behavioural ecology of white-throated and European bee-eaters. Ph. D. thesis. University of Aberdeen.
- ✓ Cramp, S. 1985. *Merops apiaster*. In: *The Birds of the Western Palearctic*, Vol IV, pp. 748-763. Oxford: University Press.
- ✓ Cuthill, I. C. & Houston, A. I. 1997. Managing time and energy. In: *Behavioral ecology, an evolutionary approach*, fourth edition, (Ed. by J. R. Krebs & W. B. Davies), pp. 97-120. Oxford: Blackwell Sciences.
- ✓ Fry, C. H. 2001. Family Meropidae (bee-eaters). In: *Handbook of the birds of the world*. (Ed. by J. del Hoyo, A. Elliott & J. Sargatal), Vol VI, pp. 286-341. Barcelona: Lynx Edicions.
- ✓ Galeotti, P. & Inglis, M. 2001. Estimating predation impact on honeybees *Apis mellifera* L. by European bee-eaters *Merops apiaster* L. *Revue d'écologie (Terre et Vie)*, sous presse.
- ✓ Gross, M. R. 1994. The evolution of behavioural ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 358-360.
- ✓ Halliday, T. R. 1983. The study of mate choice. In: *Mate choice*. (Ed. by P. Bateson), pp. 3-32. Cambridge: Cambridge University Press.
- ✓ Hegner, R. E. 1982. Central place foraging in the white-fronted bee-eater. *Animal Behaviour*, 30, 953-963.
- ✓ Houston, A. I. 1986. The optimal flight velocity for a bird exploiting patches of food. *Journal of Theoretical Biology*, 119, 345-362.
- ✓ Hunt, G. L. 1980. Mate selection and mating systems in seabirds. In: *Behavior of marine animals*. (Ed. by J. Burger, B. L. Olla & H. E. Winn), pp. 113-151. New York: Plenum.
- ✓ Krebs, J. R. & Davies, W. B. 1978. *Behavioral ecology, an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Sciences.
- ✓ Krebs, J. R. & Avery, M. I. 1984. Chick growth and prey quality in the European bee-eater (*Merops apiaster*). *Oecologia*, 64, 363-368.
- ✓ Krebs, J. R. & Davies, W. B. 1984. *Behavioral ecology, an evolutionary approach*, second edition. Oxford: Blackwell Sciences.
- ✓ Krebs, J. R. & Avery, M. I. 1985. Central place foraging in the European bee-eater, *Merops apiaster*. *Journal of Animal Ecology*, 54, 459-472.
- ✓ Krebs, J. R. & Davies, W. B. 1991. *Behavioral ecology, an evolutionary approach*, third edition. Oxford: Blackwell Sciences.
- ✓ Lessells, C. M. & Avery, M. I. 1989. Hatching asynchrony in European bee-eaters *Merops apiaster*. *Journal of Animal Ecology*, 58, 815-835.
- ✓ Lessells, C. M. & Krebs, J. R. 1989. Age and breeding performance of European bee-eaters. *Auk*, 106, 375-382.
- ✓ Lessells, C. M. 1990. Helping at the nest in European bee-eaters: who helps and why? In: *Population Biology of Passerines Birds, an integrated approach*. (Ed. by J. Blondel, A. Gosler, J.D. Lebreton & R. Mc Cleery), pp. 357-368. NATO ASI series, Vol G 24. Berlin: Springer-Verlag.
- ✓ Mills, J. A. & Yarell, J. W. & Mills, D.A. 1996. Causes and consequences of mate fidelity

- in Red-billed Gulls. In: Partnerships in birds - The study of monogamy. (Ed. by J.M. Black), pp. 286-304. Oxford: Oxford University Press.
- ✓ Monaghan, P. & Nager, R. G. 1997. Why don't birds lay more eggs? Trends in Ecology and Evolution, 12, 270-273.
  - ✓ Nibset, I. T. C. 1973. Courtship feeding, egg-size and breeding success in common terns. Nature, 241, 141-142.
  - ✓ Norberg, R. A. 1981. Optimal flight speed in birds when feeding young. Journal of Animal Ecology, 50, 473-477.
  - ✓ Norberg, U. M. 1996. Energetics of flight. In: Avian Energetics and Nutritional Ecology. (Ed. By C. Carey), pp. 199-249. New York: Chapman and Hall.
  - ✓ Oster, G. 1976. Modeling social insect population. I. Ergonomics of foraging and population growth in bumblebees. American Naturalist, 110, 215-245.
  - ✓ Pearson, J. 1970. Relationship between egg-size and post-hatching mortality in the herring gull (*Larus argentatus*). Nature, 228, 1221-1222.
  - ✓ Pennycuick, C. J. 1975. Mechanics of flight. In: Avian Biology. (Ed. by D.S. Farner & J.R. King), pp. 1-75. New York: Academic Press.
  - ✓ Pennycuick, C. J. 1989. Bird flight performance: A practical calculation manual. Oxford: Oxford University Press.
  - ✓ Pennycuick, C. J. 1997. Actual and optimum flight speed: field data reassessed. Journal of Experimental Biology, 200, 2355-2361.
  - ✓ Poole, A. 1985. Courtship feeding and osprey reproduction. Auk, 102, 479-492.
  - ✓ Ramsay, S. L. & Houston, D. C. 1997. Nutritional constraints on egg production in the blue tit: a supplementary feeding study. Journal of Animal Ecology, 66, 649-657.
  - ✓ Schmidt-Nielsen, K. 1998. Physiologie animale. Paris : Dunod.
  - ✓ Swift, J. J. 1959. Le guêpier d'Europe *Merops apiaster* L. en Camargue. Alauda, 27, 97-143.