

Evolution saisonnière du régime alimentaire de l'Outarde houbara nord-africaine, *Chlamydotis undulata undulata*

Khadija BOURASS^{1,2}, Abdelkader ZAIME³, Abdeljebbar QNINBA⁴
Abdelaziz BENHOUSA², Hamid RGUIBI IDRISSE⁵ & Yves HINGRAT⁶

1. Emirates Center for Wildlife Propagation, PoBox 47, 33250, Missour Maroc. e-mail : bourass_khadija@yahoo.fr
2. Université Mohammed V-Agdal, Faculté des Sciences, Av. Ibn Batouta, B.P. 1014 Rabat R.P., Maroc.
3. Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc.
4. Université Mohammed V-Agdal, Institut Scientifique, Av. Ibn Batouta, B.P. 703 Agdal, Rabat, Maroc.
5. Université Chouaib Doukkali, Faculté des Sciences, Route Ben Maachou, El Jadida, Maroc.
6. Reneco Wildlife Consultants LLC, PoBox 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates.

Résumé. La présente étude est la première à évaluer l'évolution saisonnière du régime alimentaire (RA) de l'Outarde houbara nord-africaine. Cette évolution a été étudiée en analysant des contenus stomacaux d'individus sauvages et lâchés récoltés sur la plaine de Tamlet (Bouârfa) au Maroc Oriental sur les trois saisons: automne-hiver ($n=41$), printemps ($n=19$) et été ($n=11$) de l'année 2007-2008. Les analyses qualitatives et quantitatives des contenus stomacaux ont montré une forte variation saisonnière des proportions et de la composition taxonomique animale et végétale. Cette variation saisonnière du régime semble refléter la variation saisonnière de la disponibilité des ressources alimentaires soulignant le caractère opportuniste de l'Outarde durant tout le cycle annuel. Sachant que les changements du RA peuvent avoir des effets sur la taille des organes digestifs, nous avons aussi étudié la variation de la taille des estomacs d'individus sauvages prélevés entre 2002 et 2008 (28 prélevés en période de reproduction et 152 en non-reproduction). Cette analyse a mis en évidence une diminution des tailles des estomacs chez les deux sexes en période de reproduction, illustrant la plasticité des individus et leur adaptation rapide aux changements du régime et d'activité métabolique.

Mots clés : Outarde houbara, Maroc oriental, régime alimentaire, contenu stomacal, variation saisonnière.

Seasonal changes in diet of North African Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*).

Abstract. The present study is the first one to evaluate the seasonal change in diet of the North African Houbara Bustard. This change had been studied by analyzing the stomach content of wild and released individuals collected on the plain of Tamlet (Bouarfa) in the east of Morocco for three seasons: autumn-winter ($n=41$), spring ($n=19$) and summer ($n=11$) of the year 2007-2008. The qualitative and quantitative analysis of the stomach contents showed a strong seasonal variation of the animal and vegetal proportions and taxonomic composition. This seasonal variation seems to follow the variation of food resource availability, attesting to the opportunistic nature of Houbara bustard through an annual cycle. As the variation in diet composition can affect the size of the digestive organs, we also investigated changes in size of the stomachs of wild individuals collected between 2002 and 2008 (28 collected during the breeding season and 152 in non-reproductive). The results revealed that the size of the stomach is reduced in both sexes during the breeding season, showing the individuals plasticity and their quick adaptation to change of diet and metabolic activity.

Key words: Houbara Bustard, east of Morocco, diet, stomach content, seasonal change.

*

INTRODUCTION

Les besoins énergétiques et la quête de nourriture d'un animal varient selon les saisons en fonction de la disponibilité en ressources alimentaires, liée aux changements climatiques. Les variations quantitatives et qualitatives des ressources trophiques dans le milieu sont susceptibles de modifier le régime et la stratégie alimentaires des individus (Millon *et al.* 2009).

La capacité d'adaptation des animaux à ces changements varie d'une espèce à une autre selon leur degré de plasticité comportementale et physiologique. Cette plasticité leur permet d'ajuster leur effort de recherche alimentaire selon les stocks de ressources trophiques disponibles (Millon *et al.* 2009).

Le régime et la stratégie alimentaires peuvent également varier en fonction des conditions physiologiques

des individus (reproduction et non reproduction) (Krapu 1979, Combreau *et al.* 2001a, McWilliams & Karasov 2001). Les différents rôles respectifs des mâles et des femelles lors de la reproduction peuvent produire des différences entre les deux sexes quant au mode de recherche de la nourriture.

Dans le cas des espèces menacées, la connaissance du régime alimentaire et de ses variations saisonnières est fondamentale afin d'appliquer des mesures de conservation garantissant la disponibilité et l'accessibilité des ressources trophiques dans l'environnement (Recher 1990).

L'Outarde houbara est un oiseau inféodé aux milieux semi désertiques, elle comprend deux espèces, l'Outarde houbara asiatique, *Chlamydotis macqueenii* et l'Outarde houbara nord-africaine, *Chlamydotis undulata* (Knox *et al.* 2002). Cette dernière est subdivisée en deux sous-espèces *C. u. fuertaventurae*, endémique des Îles Canaries, et *C. u.*

undulata dont l'aire de répartition s'étend de la Mauritanie à l'Égypte (Gaucher *et al.* 1996, Sangster *et al.* 2004).

Les populations d'Outarde houbara sont en déclin sur l'ensemble de leur aire de répartition en raison du braconnage, d'une chasse intensive non gérée et de la dégradation de leurs habitats (Lavee 1985, Lavee 1988, Combreau *et al.* 2001b, Chammem *et al.* 2003, Tourenq *et al.* 2005). Aujourd'hui elle est inscrite comme espèce « vulnérable » sur la liste rouge de l'IUCN (IUCN 2009).

Au Maroc, l'Emirates Center for Wildlife Propagation a été créé dans le but d'assurer la restauration et la préservation des populations naturelles de l'Outarde houbara d'Afrique du Nord en combinant la gestion d'un élevage conservatoire, la protection de l'espèce dans son milieu naturel et le renforcement des populations par des lâchers réguliers (Lacroix *et al.* 2003, www.ecwp.org). Le développement et l'application de ces mesures de conservation *ex* et *in-situ* ont reposé sur l'acquisition préalable de données fondamentales sur la biologie et l'écologie de l'Outarde.

Nous avons montré, dans une étude antérieure, qu'en période de non reproduction (hiver), le régime alimentaire de l'Outarde houbara nord-africaine est caractérisé par une prévalence de la fraction végétale, par une composition assez variée en items consommés et par une stratégie alimentaire opportuniste (Bourass *et al.* 2012). Cependant, les variations saisonnières, sur un cycle annuel, de ce régime ne sont pas connues mise à part quelques données sporadiques concernant chaque saison à part (Heim de Balsac & Heim de Balsac 1954, Gaucher 1991, McCormick 1999).

Dans notre secteur d'étude (Maroc Oriental), la disponibilité en ressources trophiques pour l'Outarde varie fortement au cours du cycle annuel (Hingrat *et al.* 2007). Cette variation saisonnière en ressources trophiques influence-t-elle le régime alimentaire de l'Outarde, ou bien ce dernier reste-t-il invariable tout au long de l'année ? Si son régime change, l'Outarde conserve-t-elle toujours une stratégie opportuniste vis-à-vis des plantes et des arthropodes pendant les différentes saisons ?

La présente étude constitue la première description qualitative et quantitative du RA de l'Outarde houbara nord africaine et de ses changements saisonniers sur un cycle annuel. Cette étude a été conduite sur des contenus stomacaux d'individus sauvages et lâchés, récoltés sur la plaine de Tamlelt (Bouârfa ; Maroc Oriental) sur un cycle annuel. Nous avons préalablement testé une éventuelle différence du RA entre des outardes sauvages et d'autres lâchées. Les comparaisons effectuées n'ont pas montré de différences au niveau des proportions relatives des plantes et des animaux consommés, ni au niveau de la composition des assemblages de taxons (Bourass 2012). Ainsi, il semble raisonnable d'utiliser des estomacs d'individus lâchés pour pouvoir étudier le régime alimentaire sur un cycle annuel.

La taille des organes digestifs est flexible selon l'état physiologique de l'individu et la nature des aliments

(Starck 1999, Starck & Abdel Rahman 2003, Battley & Piersma 2005). Dans le cas de l'Outarde, la taille de l'estomac est susceptible de varier en réponse à une modification du régime alimentaire. Nous avons donc étudié dans un deuxième temps la variation de la taille d'estomacs d'outardes sauvages selon la saison et le sexe. Les prélèvements ont été effectués entre 2002 et 2008 sur différentes zones d'intervention de l'ECWP.

MATERIEL ET METHODES

Etude du régime alimentaire

Zone d'étude

Cette étude a été menée sur la plaine de Tamlelt (Bouârfa, Maroc oriental) qui s'étend sur une superficie de 1700 km² (Fig. 1). Elle bénéficie de renforcements réguliers et importants d'outardes houbara élevées en captivité, réalisés par l'ECWP. Cette région est soumise à un climat de type aride inférieur ou « subdésertique » et caractérisée par l'irrégularité de ses précipitations et de leurs hivers frais à froids (Le Houérou 1995). Elle reçoit en moyenne 136±76 mm par an, avec des températures minimales et maximales moyennes de 12±8°C et 25±8°C respectivement (données ECWP, moyennes calculées sur 6 années).

Choix des échantillons

A chaque lâcher d'outardes, l'ECWP équipe une proportion d'individus afin de suivre leur dispersion et leur survie. Pour mesurer le succès du programme de renforcement, l'ECWP compare ces paramètres avec ceux mesurés sur les oiseaux sauvages. Ainsi, depuis 1996 l'ECWP capture, équipe d'émetteurs (VHF) et suit des outardes sauvages au Maroc (Hingrat *et al.* 2004, Hingrat *et al.* 2008). Quand un individu (lâché ou sauvage) est retrouvé mort (braconnage, collision, prédation) et que des prélèvements d'organes sont possibles (corps en bon état), divers échantillons sont prélevés, dont l'estomac. L'autre partie des estomacs a été récupéré auprès des chasseurs lors de chasses réalisées en accord avec les autorités marocaines et limitées à la période automne-hiver, période de non-reproduction. Ainsi, soixante et onze estomacs d'outardes houbara sauvages et lâchées (Tab. I, Fig. 1) ont été collectés sur l'année 2007-2008 sur quatre saisons (automne, hiver, printemps et été). Les échantillons d'automne (31) et d'hiver (10) provenaient d'oiseaux sauvages et lâchés. En revanche les échantillons du printemps et de l'été provenaient exclusivement d'individus lâchés en décembre 2007. Concernant la fraction végétale, quatre contenus stomacaux n'ont pas pu être déterminés car ils étaient trop dégradés.

Description du régime alimentaire

L'identification des fragments animaux et végétaux présents dans les contenus stomacaux a été réalisée par comparaison avec des collections de références : un herbier,

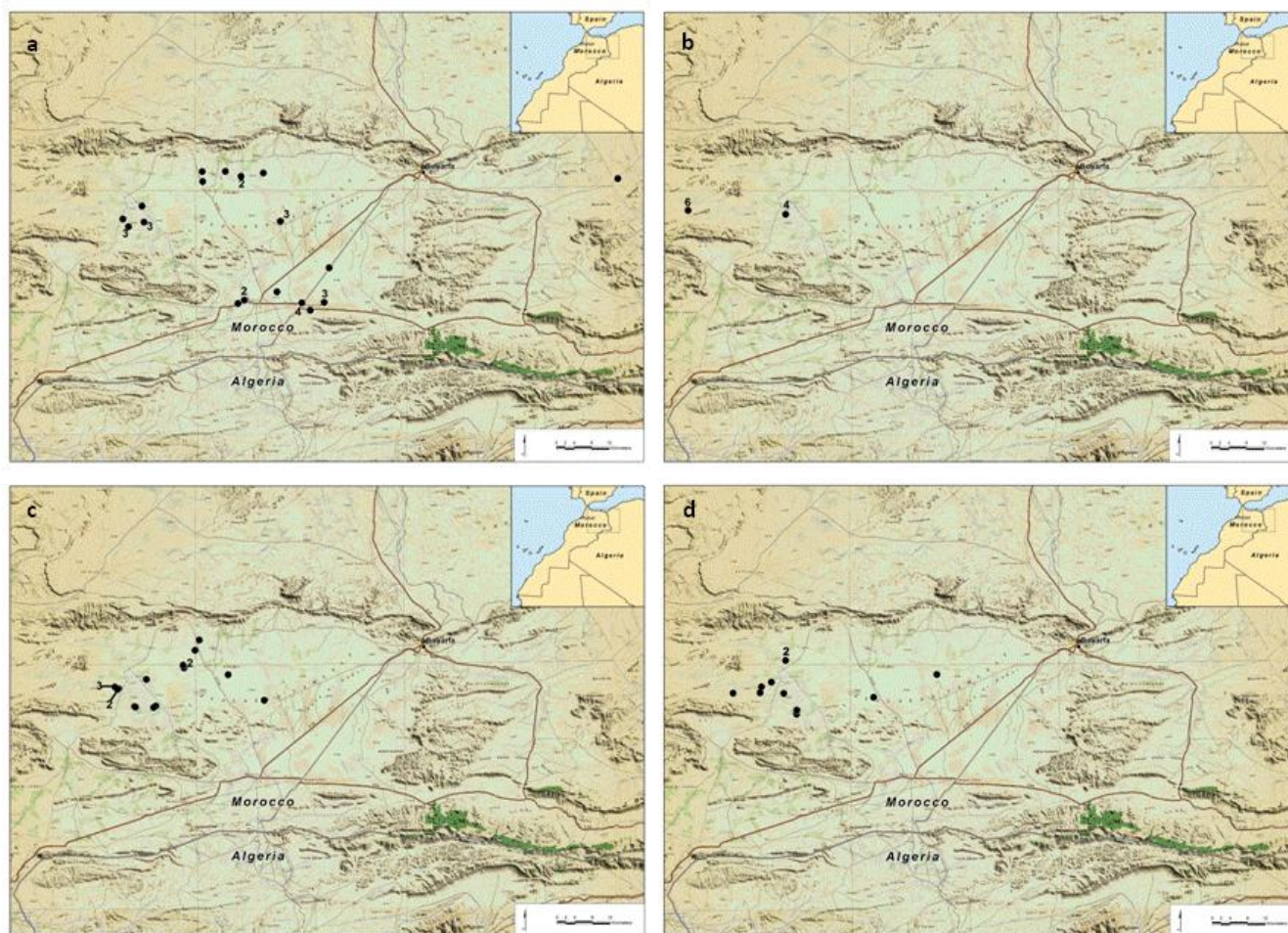


Figure 1. Localisation géographique de la région d'étude : Bouârfâ et position des oiseaux lors du prélèvement des estomacs. a : représente la position des échantillons collectés en automne ($n=31$), b en hiver ($n=10$), c : au printemps ($n=19$) et d : en été ($n=11$).

Tableau I. Nombre d'estomacs d'outarde houbara (*Chlamydotis undulata*) sauvages et lâchées collectés sur les quatre saisons (2007-2008) à Bouârfâ.

Saison	Sauvages			Lâchées		Total
	Mâles	Femelles	Indéterminés	Mâles	Femelles	
Automne 10-16 novembre 2007	9	7	-	6(1)	9(1)	31
Hiver 26/12/2007 01/01/2008	4	1	3	1	1	10
Printemps 30/04/2008 03/05/2008	-	-	-	6	13(1)	19
Eté 06/08/2008 29/08/2008	-	-	-	9(1)	2	11
Total	13	8	3	22	25	71*

* En ce qui concerne la fraction végétale, seulement 67 contenus stomacaux ont été utilisés dans les analyses. Les quatre autres (entre parenthèses) étaient trop dégradés.

une collection de structures cuticulaires végétales, une collection d'invertébrés et une collection de fragments d'invertébrés (Bourass *et al.* 2012). Cette identification a été effectuée sur la totalité de la fraction animale, alors que pour la fraction végétale, elle a été réalisée à partir d'un sous échantillon de 200 fragments par estomac (Bourass *et al.* 2012).

Analyses statistiques

Cinq paramètres ont été utilisés pour étudier la variation saisonnière du régime alimentaire :

- (1) la proportion relative de la fraction végétale (%FV) calculée sur la base des mesures de masses sèches animale (MSA) et végétale (MSV) [%FV=MSV/(MSA+MSV)],
- (2) l'indice de diversité H' de Shannon (Shannon & Weaver 1949, Lamshead *et al.* 1983),
- (3) la fréquence d'occurrence des taxons,
- (4) l'abondance relative des taxons et
- (5) la similarité des assemblages d'arthropodes et de plantes.

L'indice de Shannon (H') s'exprime par la formule

$$H' = -\sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)$$

où p_i est la proportion de l'espèce i ($p_i = n_i/N$), où n_i est l'abondance totale de l'espèce i et N correspond à l'abondance totale de toutes les espèces.

Un indice élevé caractérise une communauté équilibrée et diversifiée dans laquelle les espèces sont nombreuses sans dominance d'aucune d'entre elles. Inversement, un indice faible caractérise une communauté pauvre où une ou quelques espèces dominent quantitativement.

La fréquence d'occurrence (F_o) est définie comme étant le nombre d'estomacs où le taxon i est présent par rapport au nombre total d'estomacs analysés. Elle renseigne sur la régularité avec laquelle un taxon est consommé par la population, mais ne tient pas compte de son abondance dans le régime alimentaire.

L'abondance relative (A_r) est le nombre d'individus du taxon i consommés, divisé par le nombre total d'individus consommés (tous taxons confondus). Elle renseigne sur l'importance relative des taxons dans le régime alimentaire.

En raison de la non-orthogonalité de l'échantillon de l'été (seulement deux femelles) (Tab. I) et afin de prendre en compte la possible covariance des effets saison et sexe, nous avons effectué à chaque fois deux analyses. La première consiste à l'étude de la variation du régime selon la saison en intégrant tous les échantillons et la deuxième consiste en l'étude de la variation du régime alimentaire selon la saison et le sexe en écartant l'échantillon de l'été.

La variation de la proportion relative des deux fractions a été testée via une ANOVA à un et à deux facteurs. Dans le cas d'une variation significative, un test *post-hoc* deux à

deux de Tukey a été effectué. Ces analyses ont été réalisées sous STATISTICA 6 (StatSoft 2008).

Afin de tester si la composition des assemblages des contenus stomacaux variait en fonction des saisons et du sexe, nous avons utilisé une analyse de similarité : ANOSIM (Analysis of similarities) à un facteur et à deux facteurs (Clarke 1993, Clarke & Warwick 2001). La matrice de similarité est basée sur l'indice de Bray-Curtis avec une transformation préalable en racine quadratique (Legendre & Legendre 1998, Anderson & Willis 2003). Cette analyse a été réalisée à l'aide du programme PRIMER (Clarke & Gorley 2001, Clarke & Gorley 2003).

Toutes ces analyses ont été effectuées au niveau spécifique pour la fraction végétale et au morphotype pour la fraction animale. Soixante et un pourcent des morphotypes était déterminé jusqu'au genre, 4% jusqu'à la sous famille, 24% jusqu'à la famille et 11% jusqu'à l'ordre.

Etude de la variation de la taille des estomacs

Zone d'étude

L'analyse de l'échantillon utilisé pour l'étude du régime alimentaire ne nous a pas permis d'appréhender le possible effet de la condition physiologique des individus sur le régime alimentaire, et notamment l'entrée en reproduction. En effet, les individus prélevés au printemps 2008 ont été lâchés à l'automne 2007 et avaient moins d'un an. Ils n'étaient pas encore en âge de reproduction. Nous avons donc utilisé des estomacs d'individus sauvages prélevés entre 2002 et 2008 sur différentes zones d'intervention de l'ECWP situées au Maroc oriental et s'étalant sur une superficie de près de 40 000 km².

Choix des échantillons

Afin d'analyser la variation de la taille d'estomacs selon la saison et le sexe, nous avons utilisé un lot de 180 estomacs d'individus sauvages (28 prélevés en période de reproduction et 152 en non reproduction) prélevé entre 2002 et 2008, auprès des chasseurs et sur des animaux accidentés, sur différentes zones d'intervention de l'ECWP (Tab. II, Fig. 2). Nous avons considéré que la période de reproduction commence en début février pour les mâles et les femelles et se termine en début de juin pour les mâles et fin septembre pour les femelles (Hingrat & Saint Jalme 2005).

Tableau II. Nombre d'estomacs d'outarde houbara (*Chlamydotis undulata*) sauvages prélevés entre 2002 et 2008 sur différentes zones d'intervention de l'ECWP.

	Reproduction	Non reproduction
Mâles	11	60
Femelles	17	92
Total	28	152

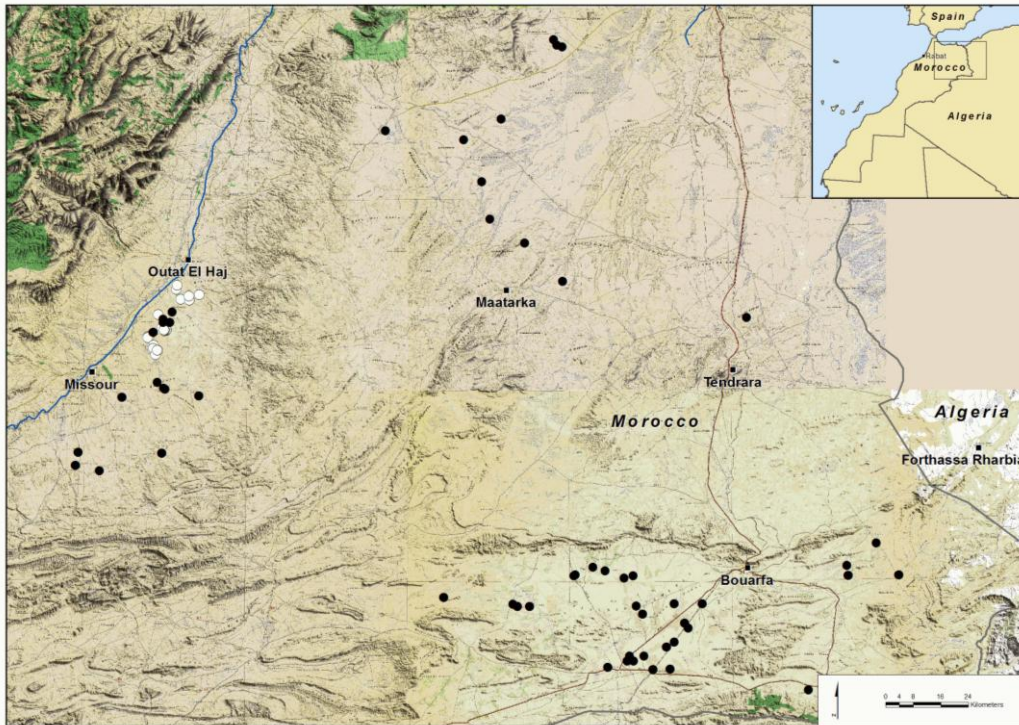


Figure 2. Position des oiseaux sauvages lors du prélèvement des estomacs. Les cercles blancs indiquent les estomacs d’individus prélevés en période de reproduction ($n=28$). Les cercles noirs indiquent les estomacs d’individus prélevés en période de non reproduction ($n=152$).

Mesure des estomacs

La longueur maximale (L) et largeur maximale (I) ont été mesurée à l’aide d’un pied à coulisse : Le paramètre utilisé pour estimer la taille des estomacs est le coefficient $(L \times I) / 100$.

Analyses statistiques

La comparaison des tailles des 180 estomacs sauvages (28 prélevés en période de reproduction et 152 en non reproduction) selon la saison et le sexe a été réalisée à l’aide d’une ANOVA à deux facteurs sous STATISTICA 6 (StatSoft 2008). Dans cette analyse, les tailles des estomacs sont transformées en racine carrée.

RESULTATS

Choix des saisons

La comparaison de la composition des assemblages d’arthropodes et de plantes à l’aide d’une ANOSIM à un facteur a révélé une différence significative entre les saisons ($R_{\text{Animale}}=0,52$, $p_{\text{Animale}} < 0,01$; $R_{\text{Végétale}}=0,26$, $p_{\text{Végétale}} < 0,01$). Cependant, la comparaison deux à deux a montré des différences entre les quatre saisons à l’exception du couple automne-hiver ($R_{\text{Animale}}=-0,029$; $p_{\text{Animale}}=0,56$; $R_{\text{Végétale}}=0,103$; $p_{\text{Végétale}}=0,11$). Pour cette raison nous avons choisi de rassembler les échantillons de l’automne et ceux de l’hiver, et d’étudier la variation du régime alimentaire selon trois saisons : automne-hiver (A-H), printemps et été.

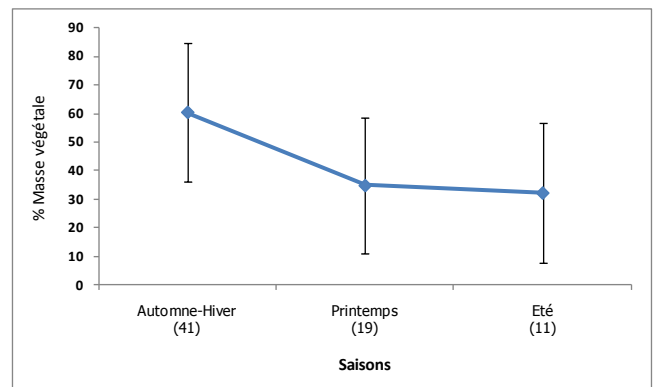


Figure 3. Evolution saisonnière des proportions relatives moyennes des masses sèches végétales présent dans les estomacs d’outardes houbara (*Chlamydotis undulata*) échantillonnés à Bouarfa sur l’année 2007-2008. Les estomacs de la saison automne-hiver présentaient une moyenne des proportions relatives des masses sèches végétales significativement supérieure à celle des autres saisons (test de Tukey, $p < 0,005$). Les barres verticales représentent les écarts types.

Variation saisonnière du RA selon la saison et le sexe Proportion relative des fractions animale et végétale

L’analyse de variance (ANOVA) a révélé une variation significative des proportions relatives des masses sèches selon les saisons ($F=11$, $p < 0,001$). Cette variation était principalement due à la saison A-H qui présentait une moyenne des proportions relatives végétales ($60 \pm 24\%$) significativement supérieure à celles du printemps (35 ± 24) et d’été (32 ± 24) (Fig. 3).

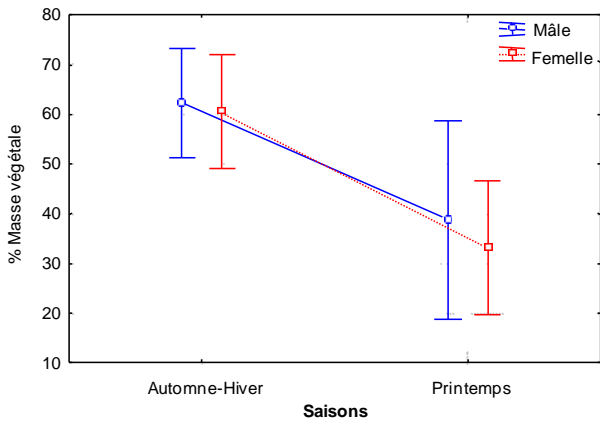


Figure 4. Variation selon la saison et le sexe des proportions relatives moyennes des masses sèches végétales contenues dans les estomacs d’outardes houbara (*Chlamydotis undulata*) échantillonnés à Bouârfa en automne-hiver et au printemps de l’année 2007-2008. Les estomacs des femelle récoltés au printemps présentaient une moyenne des proportions relatives végétales significativement inférieure à celles des mâles et femelles d’Automne-Hiver (test de Tukey, $p < 0,05$). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 0,95.

Le même résultat est obtenu en écartant l’été et en intégrant un deuxième facteur : sexe ($F=12, p < 0,001$). La variation selon les saisons était due principalement aux échantillons de femelles de printemps qui présentaient une moyenne des proportions relatives végétales significativement inférieure à celles des mâles et femelles d’A-H (Fig. 4). Aucune variation selon le sexe n’a été observée ($F=0,27, p=0,61$).

Composition de la fraction végétale

La diversité spécifique des plantes était relativement élevée avec une variation saisonnière, elle était de 2,31 en A-H, puis a atteint son maximum au printemps ($H'=2,74$), pour ensuite chuter en été ($H'=1,45$).

Le nombre de familles en A-H (12 familles et 24 genres) et au printemps (10 familles et 23 genres) était plus élevé qu’en été (8 familles et 11 genres). Cependant les *Asteraceae*, *Poaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae* et *Brassicaceae* représentaient les principales familles dans le régime alimentaire de l’Outarde quelque soit la saison (Tab. III, Fig. 5).

Les *Asteraceae* étaient abondantes en A-H et au printemps avec des occurrences dépassant 70% et des abondances relatives supérieures à 45%. Durant ces périodes de l’année cette famille était représentée par des espèces vivaces (*Scorzonera undulata*) et d’autres annuelles (*Launaea nudicaulis*). Cependant en été, elle était représentée par une seule espèce annuelle, *Launaea nudicaulis* et seulement dans 20% des échantillons, avec une abondance relative de $0,9 \pm 1,8\%$ (Tab. III, Fig. 5).

La deuxième famille importante était les *Poaceae* avec une occurrence et une abondance relative maximales en été ($Fo=70\%, Ar=67,2 \pm 38,1$) et minimales au printemps ($Fo=22\%, Ar=5,9 \pm 14,0$). Elle ne comprenait que des espèces annuelles cultivées : *Hordeum vulgare* et *Triticum aestivum* en A-H et en été contre une seule espèce vivace sauvage au printemps (*Stipa parviflora*).

Les *Chenopodiaceae* étaient plus fréquentes en A-H ($Fo=46\%$) et en été ($Fo=30\%$) qu’au printemps ($Fo=11\%$). Cependant, en terme d’abondance relative cette famille était plus importante au printemps ($Ar=2,78 \pm 11,66\%$) qu’en été ($Ar=0,5 \pm 1,0\%$).

Les *Fabaceae* étaient plus fréquentes et plus abondantes au printemps ($Fo=68\%, Ar=20,0 \pm 22,4\%$) qu’en été ($Fo=50\%, Ar=10,9 \pm 19,0\%$) et plus encore qu’en automne-hiver ($Fo=26\%, Ar=8,3 \pm 27,0\%$). Elles étaient représentées par des espèces annuelles (*Astragalus stella* et *Trigonella polyceratia*) et vivaces (*Medicago sativa*) en A-H et en été et seulement des espèces annuelles dont *Medicago laciniata* au printemps.

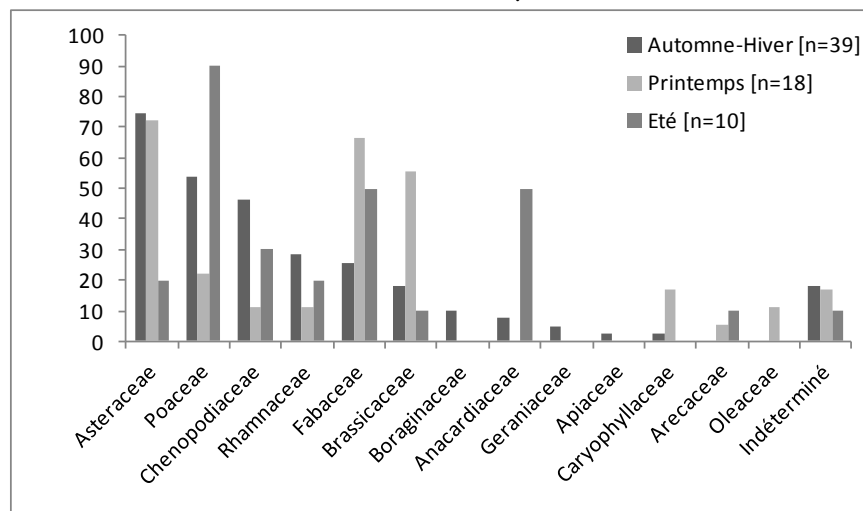


Figure 5. Variation saisonnière des fréquences d’occurrence (Fo) des familles de plantes identifiées dans les estomacs d’individus échantillonnés sur les trois saisons en 2007-2008 à Bouârfa.

Tableau III. Abondances relatives moyennes (Ar±SD) des taxons végétaux identifiés dans 67 estomacs d'outarde houbara (*Chlamydotis undulata*) collectés sur Bouârfa sur trois saisons.

Ordre	Famille	Genre	Espèce	Durée de vie	Automne-Hiver n=39		Printemps n=18		Eté n=10	
					Ar	SD	Ar moyenne	Sd	Ar moyenne	Sd
Apiales	Apiaceae	<i>Eryngium</i>	<i>ilicifolium</i>	Annuelle	0,1	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Arecales	Arecaceae	<i>Phoenix</i>	<i>dactylifera</i>	Vivace	0,0	0,0	0,1	0,4	0,2	0,5
Asterales	Asteraceae				47,0	41,0	40,4	36,3	0,9	1,8
		<i>Atractylis</i>	<i>serratuloides</i>	Vivace	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
		<i>Koelipinia</i>	<i>linearis</i>	Annuelle	0,0	0,0	6,0	13,3	0,0	0,0
		<i>Launaea</i>			29,4	33,3	9,8	23,9	0,9	1,8
			<i>lanifera</i>	Vivace	0,2	1,0	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>nudicaulis</i>	Annuelle	29,2	33,5	9,8	23,9	0,9	1,8
		<i>Matricaria</i>	<i>aurea</i>	Annuelle	0,1	0,5	0,7	2,7	0,0	0,0
		<i>Picris</i>	<i>asplenioides</i>	Annuelle	0,0	0,0	5,6	22,6	0,0	0,0
		<i>Scorzonera</i>	<i>undulata</i>	Vivace	17,1	31,1	18,4	27,1	0,0	0,0
		<i>Indéterminé</i>	<i>Indéterminé</i>		0,4	1,6	0,0	0,1	0,0	0,0
Capparales	Brassicaceae				3,2	8,0	25,3	35,0	9,1	28,6
		<i>Diplotaxis</i>			0,1	0,3	8,1	25,4	0,0	0,0
			<i>harra</i>	Vivace	0,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>virgata</i>	Annuelle	0,0	0,0	2,6	11,0	0,0	0,0
			<i>Indéterminé</i>		0,0	0,0	5,6	23,6	0,0	0,0
		<i>Eruca</i>	<i>vesicaria</i>	Annuelle	0,0	0,0	3,5	12,5	0,0	0,0
		<i>Farsetia</i>			1,7	6,3	9,3	20,5	9,1	28,6
			<i>aegyptia</i>	Vivace	0,7	4,3	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>occidentalis</i>	Vivace	1,0	3,7	9,3	20,5	9,1	28,6
		<i>Morettia</i>	<i>canescens</i>	Annuelle	0,1	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Moricandia</i>			1,4	5,3	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>arvensis</i>	Vivace	0,7	4,6	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>Indéterminé</i>		0,6	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Savignya</i>	<i>parviflora</i>	Annuelle	0,0	0,0	0,2	0,8	0,0	0,0
		<i>Sisymbrium</i>			0,0	0,0	0,7	2,9	0,0	0,0
			<i>irio</i>	Annuelle	0,0	0,0	0,4	1,8	0,0	0,0
			<i>runcinatum</i>	Annuelle	0,0	0,0	0,3	1,2	0,0	0,0

Tableau III (suite)

		<i>Zilla</i>	<i>spinosa</i>	Vivace	0,0	0,0	1,1	4,7	0,0	0,0
Caryophyllales					10,4	22,7	5,4	13,8	0,5	1,0
	Caryophyllaceae	<i>Spergularia</i>	<i>diandra</i>	Annuelle	0,1	0,7	0,1	0,4	0,0	0,0
	Chenopodiaceae				10,3	22,7	2,8	11,7	0,5	1,0
		<i>Anabasis</i>			0,1	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0
			<i>oropediorum</i>	Vivace	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
			<i>Indéterminé</i>		0,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Hammada</i>	<i>scoparia</i>	Vivace	4,8	17,3	2,8	11,7	0,5	1,0
		<i>Noaea</i>	<i>mucronata</i>	Vivace	0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Salsola</i>			4,3	13,0	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>imbricata</i>	Vivace	3,2	12,4	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>Indéterminé</i>		1,1	4,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Cyperales	Poaceae				24,6	35,4	5,9	14,0	67,2	38,0
		<i>Hordeum</i>			15,1	32,1	0,0	0,0	0,9	2,0
			<i>murinum</i>	Annuelle	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	2,0
			<i>vulgare</i>	Annuelle	15,1	32,1	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Stipa</i>	<i>parviflora</i>	Vivace	0,0	0,0	2,2	9,2	0,0	0,0
		<i>Triticum</i>	<i>aestivum</i>	Annuelle	3,7	12,9	0,0	0,0	61,7	43,8
Fabales					8,3	27,0	20,0	22,4	10,9	19,0
	Fabaceae				8,3	27,0	20,0	22,4	10,9	19,0
		<i>Astragalus</i>	<i>stella</i>	Annuelle	0,0	0,0	3,2	7,7	3,5	10,7
		<i>Medicago</i>			7,7	27,0	11,3	18,8	0,3	0,5
			<i>laciniata</i>	Annuelle	0,1	0,2	11,3	18,8	0,3	0,5
			<i>sativa</i>	Vivace	7,7	27,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Retama</i>	<i>sphaerocarpa</i>	Vivace	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	1,3
		<i>Trigonella</i>	<i>polyceratia</i>	Annuelle	0,5	2,9	5,6	9,7	0,0	0,0
		<i>Vicia</i>	<i>Indéterminé</i>		0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Geraniales	Geraniaceae	<i>Erodium</i>	<i>guttatum</i>	Vivace	0,1	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Lamiales					3,4	12,6	0,8	2,8	0,0	0,0
	Boraginaceae	<i>Echium</i>	<i>humile</i>	Annuelle	1,2	5,1	0,0	0,0	0,0	0,0
	Lamiaceae	<i>Salvia</i>	<i>verbenaca</i>	Annuelle	2,2	10,1	0,8	2,8	0,0	0,0
Rhamnale	Rhamnaceae	<i>Ziziphus</i>	<i>lotus</i>	Vivace	0,3	0,7	0,1	0,2	0,4	0,9
Sapindales	Anacardiaceae	<i>Pistacia</i>	<i>atlantica</i>	Vivace	0,3	1,1	0,0	0,0	5,3	9,1
Scrophulariales	Oleaceae	<i>Olea</i>	<i>europaea</i>	Vivace	0,0	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0

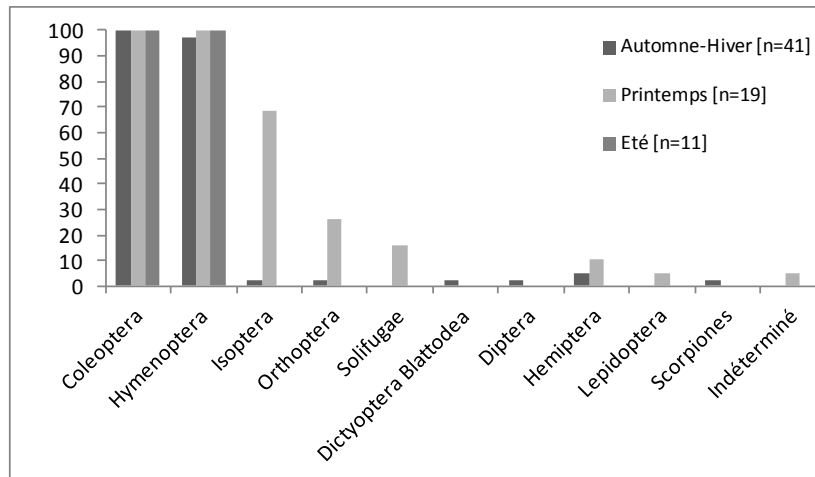


Figure 6. Variation saisonnière des fréquences d'occurrence (F_o) des ordres d'invertébrés identifiés dans les estomacs d'individus échantillonnés sur les trois saisons en 2007-2008 à Bouârfa.

La famille des Brassicaceae était plus fréquente et abondante au printemps qu'en automne-hiver avec plus d'espèces annuelles dans cette saison (Tab. III, Fig. 5).

L'Outarde a consommé différents organes (surtout feuilles et graines) de plantes. L'importance de l'un des organes varie d'une saison à une autre. Par exemple, les graines de *Triticum aestivum* présentaient la composante principale du régime alimentaire en été. Néanmoins, ce sont les feuilles, principalement de *Launaea nudicaulis* et *Scorzonera undulata*, qui ont été majoritairement trouvées dans le régime alimentaire en A-H et au printemps. En période humide (A-H) et printanière, les outardes se sont focalisées surtout sur les feuilles des espèces qui commencent à germer ou produire des nouvelles feuilles basales.

Cette variation de la composition en plantes des contenus stomacaux entre les trois saisons a été confirmée par l'analyse de similarité (ANOSIM) ($R=0,296$, $p<0,01$). Cependant aucune variation selon le sexe n'a été observée ($R=0$, $p=0,44$).

Composition de la fraction animale

La diversité H' en morphotypes animaux était relativement faible tout au long de l'année, mais néanmoins marquée par une certaine variation : 0,57 en A-H, puis 0,92 au printemps, et enfin seulement 0,22 en été.

Au cours de cette étude aucun vertébré n'a été recensé, tous les items déterminés appartenaient à l'embranchement des arthropodes.

Les insectes représentaient la classe dominante dans le régime alimentaire de l'Outarde houbara au cours des trois saisons, suivi de la classe des arachnides avec deux ordres Scorpiones en A-H et Solifugae au printemps.

Parmi les insectes, les coléoptères et les hyménoptères apparaissaient dans presque tous les estomacs quelque soit

la saison (Fig. 6). Cependant, leurs abondances relatives variaient d'une saison à une autre. Pour les coléoptères, l'abondance relative atteignait son maximum au printemps ($Ar=79,5\pm 18,5\%$) et son minimum en été ($Ar=4,5\pm 5,8\%$). L'inverse a été observé chez les hyménoptères avec un maximum en été ($Ar=95,5\pm 5,8\%$) et un minimum ($Ar=13,1\pm 15,4\%$) au printemps. Deux autres ordres, Orthoptera et Isoptera, apparaissaient au printemps avec des fréquences d'occurrences relativement élevées dépassant 10% (Fig. 6) mais avec de faibles abondances relatives (Tab. IV).

L'ordre des coléoptères était le plus diversifié aux trois saisons, avec 9 familles identifiées en A-H, 10 au printemps et seulement 3 familles en été.

Les Tenebrionidae et les Curculionidae étaient les familles les plus diversifiées de l'échantillon. Elles étaient également les seules familles consommées au cours des trois saisons avec des fréquences d'occurrence élevées (>70%). Cependant, leur abondance était moins importante en A-H qu'au printemps et encore moins en été (Tab. IV). Les Chrysomelidae étaient plus fréquentes en A-H qu'au printemps et faisaient défaut en été.

Au niveau des genres, une grande variation entre saisons des fréquences d'occurrences et des abondances relatives apparaît. *Adesmia*, *Pimelia*, *Tentyronata* et *Sepidium* représentaient les genres les plus dominants en A-H avec des abondances relatives variant entre 10 et 30% de l'ensemble des Tenebrionidae. Un genre indéterminé de la sous famille des Alleculianae dominait au printemps, avec une fréquence d'occurrence de 100% et une abondance relative supérieure à 90% de l'ensemble des Tenebrionidae. *Pimelia* est le genre qui dominait le groupe des Tenebrionidae en été avec une abondance relative dépassant 80%.

Chez les Curculionidae, les genres les plus abondants étaient représentés par *Porocleonus* et *Rhytideres* en A-H avec des abondances relatives respectives de 45,4% et de

Tableau IV. Abondances relatives moyennes (Ar±SD) des taxons d'invertébrés identifiés dans 71 estomacs d'outarde houbara (*Chlamydotis undulata*) collectés sur Bouârfa sur trois saisons.

Ordre	Famille	Sous-famille	Genre	Automne-Hiver n=41		Printemps n=19		Eté n=11	
				Ar	SD	Ar	SD	Ar	SD
Coleoptera				23,4	26,7	79,5	18,5	4,5	5,8
	Anthiidae	Anthiinae	<i>Anthia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Buprestidae	Julodinae	<i>Julodis</i>	0,0	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0
	Chrysomelidae			3,1	5,3	0,2	0,5	0,0	0,0
		Chrysomelinae	<i>Chrysolina</i>	0,1	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0
		Cryptocephalinae		0,0	0,0	0,1	0,5	0,0	0,0
		Galerucinae	<i>Galeruca</i>	3,0	5,2	0,1	0,2	0,0	0,0
	Coccinellidae		<i>Indéterminé</i>	0,3	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0
	Curculionidae			7,7	13,0	8,8	10,5	1,2	2,8
		Baridinae	<i>Malvaevora</i>	0,3	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>Melaleucus</i>	0,0	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0
		Cleoninae	<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0
		Curculioninae	<i>Cylindropterus</i>	0,0	0,0	0,6	1,0	0,0	0,0
		Entiminae	<i>Rhytideres</i>	1,1	1,9	0,3	0,5	0,0	0,0
			<i>Sitona</i>	0,2	0,8	0,0	0,1	0,0	0,0
		Hyperinae	<i>Hypera</i>	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
		Lixinae	<i>Conorhynchus</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>Larinus</i>	0,0	0,0	5,6	9,4	0,0	0,0
			<i>Lixus</i>	0,1	0,2	0,7	1,1	0,5	1,7
			<i>Porocleonus</i>	4,4	9,3	1,3	2,6	0,6	1,1
			<i>Pycnodactylus</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
			<i>Stephanocleonus</i>	1,5	6,1	0,0	0,0	0,0	0,0
		Ocladiinae	<i>Ocladius</i>	0,0	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0
	Dynastidae	Dynastinae	<i>Pentodon</i>	0,3	1,8	0,0	0,1	0,2	0,8
	Meloidae		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,1	0,3	0,5	0,0	0,0
	Melolonthidae		<i>Indéterminé</i>	1,5	9,6	0,0	0,0	0,0	0,0
	Pterostichidae	Platyninae	<i>Laemosthenus</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
	Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
	Staphylinidae			0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
	Tenebrionidae			10,2	14,9	69,9	24,5	3,1	3,8
		Alleculinae	<i>Indéterminé</i>	0,0	0,1	67,3	26,5	0,0	0,0
		Pimeliinae	<i>Adesmia</i>	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0

Tableau IV (suite)

		<i>Akis</i>	0,0	0,1	0,1	0,4	0,2	0,4
		<i>Asida</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		<i>Erodius</i>	0,0	0,1	0,1	0,4	0,0	0,0
		<i>Micipsa</i>	1,9	3,7	0,3	1,0	0,0	0,0
		<i>Pimelia</i>	1,7	3,0	0,7	1,6	2,4	3,0
		<i>Sepidium</i>	3,1	10,7	0,1	0,3	0,0	0,0
		<i>Tentyronota</i>	2,6	4,9	0,6	1,4	0,0	0,0
		<i>Zophosis</i>	0,5	1,2	0,5	1,8	0,0	0,0
	Tenebrioninae	<i>Blaps</i>	0,1	0,3	0,0	0,1	0,0	0,0
		<i>Cheirodes</i>	0,0	0,0	0,1	0,3	0,0	0,0
		<i>Gonocephalum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	1,0
		<i>Scaurus</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Hymenoptera			76,2	27,3	13,1	15,4	95,5	5,8
	Formicidae		76,1	27,3	12,9	15,5	95,5	5,8
		Formicinae						
		<i>Camponotus</i>	0,1	0,3	0,7	2,1	1,6	3,4
		<i>Cataglyphis</i>	0,4	2,5	0,3	0,8	0,5	1,2
		Myrmicinae						
		<i>Messor</i>	75,6	28,0	12,0	15,2	93,3	9,9
		<i>Tetramorium</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		Mutillidae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
		Pompilidae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
		Sphecidae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,2	0,6	0,0	0,0
Dictyoptera Blattodea	Blattidae	<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Isoptera		<i>Indéterminé</i>	0,2	1,5	7,3	11,7	0,0	0,0
Diptera		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Hemiptera			0,0	0,2	0,0	0,2	0,0	0,0
		Cydnidae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0
		Pentatomidae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0
		Reduviidae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Lepidoptera		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthoptera			0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0
		Acrididae						
		<i>Indéterminé</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
		Pamphagidae						
		<i>Tuarega</i>	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Scorpiones	Scorpionidae	<i>Scorpio</i>	0,1	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Solifugae			0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0

30,3%, *Larinus* au printemps avec une abondance relative de 52,8% et le genre *Porocleonus* en été (84,0%).

Les hyménoptères étaient représentés principalement par le genre *Messor* (Formicidae) dans les trois saisons. Cependant, son abondance relative variait fortement d'une saison à une autre : $75,58 \pm 28,03\%$ en A-H, $11,97 \pm 15,22\%$ au printemps et $93,34 \pm 9,86\%$ en été.

L'analyse de similarité (ANOSIM) a montré des différences significatives de la composition taxonomique animale du régime alimentaire des trois saisons ($R=0,629$, $p<0,01$). Cependant aucune variation selon le sexe n'a été observée ($R=-0,034$, $p=0,838$).

Variation de la taille des estomacs selon la saison et le sexe

La comparaison des tailles d'estomacs d'outardes sauvages a révélé des différences aussi bien entre les saisons ($F=30,161$; $p<0,001$) qu'entre les sexes ($F=17,767$; $p<0,001$). La taille est plus grande chez les mâles que chez les femelles quelque soit la saison. Chez les deux sexes la taille est plus grande en période de non reproduction qu'en période de reproduction.

DISCUSSION

La présente étude est la première à évaluer l'évolution saisonnière du RA de l'Outarde houbara nord-africaine. Les analyses qualitatives et quantitatives des contenus stomacaux ont montré une forte variation saisonnière des proportions et de la composition taxonomique animale et végétale. Cette variation saisonnière du régime semble refléter la variation saisonnière de la disponibilité des différents items alimentaires dans le milieu (Hingrat *et al.* 2007). L'étude complémentaire menée sur les tailles des estomacs a mis en évidence une diminution de la taille des estomacs chez les deux sexes en période de reproduction, illustrant la plasticité des individus et leur rapide adaptation aux changements de régime et d'activité métabolique.

Nous avons constaté une diminution d'environ 25% de la proportion de matériel végétal consommée entre l'automne-hiver (non reproduction) et le printemps (reproduction). Cette diminution a atteint les 30% en été. Préalablement à notre étude, des travaux réalisés sur la Grande Outarde (*Otis tarda*) et l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*) ont également mis en évidence les mêmes cas de figure (Lane *et al.* 1999, Jiguet 2002). Des études sur l'Outarde houbara asiatique ont montré qu'en période hivernale la fraction végétale était sensiblement plus élevée que celle animale (Mian 1986, Nadeem *et al.* 2004).

Cependant, selon d'autres auteurs, le matériel végétal constituait une part importante du régime alimentaire au printemps (H. Heim de Balsac & T. Heim de Balsac 1954, Gaucher 1991, Gubin 2008). et pendant la saison sèche (Collins 1984, McCormick 1999).

Ces différences sont probablement liées à la phénologie végétale et animale, déterminant à tout moment la disponibilité et la qualité alimentaire d'une ressource et qui peut changer sévèrement selon les conditions climatiques. Dans notre cas, l'occurrence des arthropodes et leur part relative dans le régime semble suivre leur phénologie sur un cycle annuel ; ils sont peu abondants en hiver et de ce fait peu représentés dans le régime à cette période (Hingrat *et al.* 2007; observations personnelles).

D'après la littérature, plusieurs espèces d'oiseaux inversent leur régime alimentaire en période de reproduction, passant d'une alimentation essentiellement végétale à une alimentation essentiellement animale (Krapu 1979, Combreau *et al.* 2001a). Pour certaines, les arthropodes représentent la seule ressource disponible qui apporte à la femelle les quantités nécessaires de protéines pour le succès de la reproduction (Holcombe *et al.* 1976, Combreau 1992). Concernant l'Outarde houbara, elle mène des activités différentes entre saisons (reproduction et non reproduction ; Hingrat *et al.* 2004), impliquant des besoins énergétiques différents nécessitant un régime plus riche en protéines en saison de reproduction (printemps-été). Toutefois, dans notre cas les estomacs récoltés au printemps et en été appartenaient à des individus qui n'avaient pas encore atteint l'âge de reproduction (oiseaux lâchés en décembre 2007). Ainsi, la diminution constatée au niveau de la proportion de la fraction végétale ne semble pas être en relation avec des besoins en protéines liés à la reproduction, mais reflèterait davantage l'abondance des espèces végétales et d'arthropodes, leur phénologie sur un cycle annuel ainsi que leur valeur nutritif.

Au printemps le couvert végétal est plus important mais moins riche en jeunes pousses, organes préférés par l'Outarde (Gillet 1988, Bourass *et al.* 2012), aussi les arthropodes sont également plus abondants (Hingrat *et al.* 2007) et les outardes se focalisent d'avantage sur la fraction animale (65%). En été, la plupart des plantes sont sèches d'où leur faible proportion dans le régime alimentaire. Pendant cette période, l'Outarde adapte son régime végétal et se focalise surtout sur les graines. Ces dernières vont lui apporter plus de nutriments que les feuilles sèches. Ce changement a été observé chez les cailles, les graines de Poacea cultivées perdues pendant la récolte, constituaient une part importante dans leur régime alimentaire pendant la saison de post reproduction (août-septembre) (Combreau *et al.* 2001a). Ces graines peuvent fournir jusqu'à 75% de l'apport énergétique total d'un oiseau en post reproduction (Combreau *et al.* 2001a).

Un tel changement du RA peut avoir des effets sur l'anatomie et la physiologie des oiseaux au cours du cycle annuel. D'après la littérature, les organes internes chez les adultes matures peuvent varier en taille et en masse tout au long du cycle annuel (Piersma & Lindström 1997, Piersma & Drent 2003). En effet la taille des organes digestifs change selon le changement de deux facteurs : la qualité des aliments et la saison (reproduction, migration) (Battley & Piersma 2005). Chez les passereaux par exemple, l'augmentation de la proportion des végétaux dans l'alimentation entraîne une augmentation de la masse du

gésier (Ankney & Scott 1988). Nos résultats soulignent le même effet du changement du RA sur les organes digestifs de l'Outarde houbara. En effet la comparaison des tailles des estomacs entre saisons d'individus sauvages adultes a montré que ceux prélevés en période de non reproduction sont plus grands. Suivant le changement des proportions animale et végétale entre les saisons A-H et printemps-été observé, on peut déduire que cette différence de taille pourrait être le résultat de la composition du régime qui était essentiellement végétale en période de non reproduction. Cependant, plusieurs études sur les oiseaux sauvages ont démontré que la qualité des aliments notamment leur teneur en fibres ne peut toute seule pas expliquer les changements de taille des estomacs. Par exemple chez les femelles d'*Anas platyrhynchos*, la taille de l'estomac augmente quand la quantité de fibre est élevée, comme elle peut augmenter aussi en période pré-migratoire au moment où les quantités en fibres sont très faibles (Heitmeyer 1998). D'autre part, la migration peut entraîner une diminution de la taille des organes digestifs afin de minimiser la masse corporelle lors de la migration (Piersma 1998, Piersma *et al.* 1999). D'autres facteurs associés à la reproduction sont impliqués dans la diminution de la taille des estomacs chez certains oiseaux aquatiques sauvages (Austin & Fredrickson 1987)

Une autre forme d'adaptation du RA à la disponibilité en ressources a été observée au niveau de sa composition taxonomique. L'analyse des assemblages de plantes et d'invertébrés a montré une variation saisonnière de la diversité (*H'*), de la composition taxonomique et de l'abondance relative des items consommés

Concernant la végétation, le RA a été dominé principalement par la famille des Asteraceae en A-H et au printemps, alors qu'il était dominé par la famille des Poaceae en été. La famille des Asteraceae était la plus diversifiée avec 6 genres et 7 espèces, elle était représentée principalement par deux espèces *Launaea nudicaulis* et *Scorzonera undulata*. Ces résultats reflètent la disponibilité en plantes dans le milieu puisque ce sont les espèces les plus abondantes à cette période.

Concernant les arthropodes, le régime alimentaire de l'Outarde est tout d'abord marqué par une très grande consommation de fourmis tout au long de l'année, principalement du genre *Messor*. Le deuxième groupe taxonomique majoritairement consommé est l'ordre des Coléoptères qui atteint un maximum d'abondance au printemps. Il s'agit des deux groupes les plus abondants dans le milieu (Hingrat *et al.* 2007). La variation saisonnière de leur abondance reflète probablement leur fluctuation dans l'environnement qui montre une importante abondance de coléoptère au printemps (Hingrat *et al.* 2007).

L'importance de ces deux groupes dans le régime alimentaire de l'Outarde houbara a également été montrée aux îles Canaries (Collins 1993) et en Asie (Fox 1988, Combreau & Rambaud 1994, Tigar & Osborne 2000, Nadeem *et al.* 2004, Gubin 2008). En revanche, certains groupes comme les arachnides (Scorpionides) et Orthoptera

représentaient aussi des aliments importants dans le régime alimentaire de l'Outarde asiatique en période chaude alors que l'importance de ces items est moindre dans celui de l'Outarde africaine.

L'ordre des coléoptères était le plus remarquable par la diversité de ses familles et de ses genres dans le régime à toutes les saisons. Parmi ces familles, les Tenebrionidae et les Curculionidae étaient présentes toute l'année. Ces deux familles sont les plus dominantes dans les zones arides et steppiques (Rogers *et al.* 1988, Sanchez Pinero 2006) y compris dans les milieux arides de l'Oriental marocain (Hingrat *et al.* 2007), ce qui illustre encore une fois l'effet de la disponibilité en proies dans le milieu sur la composition du régime.

Quant aux genres dominants, dans le régime alimentaire, ils différaient d'une saison à une autre selon leur disponibilité et en se concentrant surtout sur des proies ponctuellement très abondantes facilement repérés et capturés comme les insectes sociaux (fourmis) ou des espèces phytophages inféodées à certaines plantes (Alleculinae, *Porocleonus*). Par exemple, en A-H, ce sont les *Messor* (Formicidae) et les *Procleonus* (Curculionidae) qui étaient les plus dominants dans la majorité des estomacs ; au printemps, c'est un genre d'Alleculinae qui était abondamment consommé caractérisant le RA à cette période de l'année ; en été le RA était dominé par les *Messor*. Ces différences sont liées aux fluctuations spatio-temporelles de la fréquence des invertébrés en relation avec les cycles d'activité des espèces qui dépendent principalement des facteurs climatiques (Paulian 1988)

Tous ces résultats soulignent que l'Outarde semble garder son caractère opportuniste durant tout le cycle annuel ce qui est généralement courant chez les oiseaux des milieux steppiques (Wiens & Rotenberry 1979).

CONCLUSION

La présente étude constitue la première description qualitative et quantitative de la variation saisonnière du régime alimentaire de l'Outarde houbara nord-africaine, *Chlamydotis undulata undulata*.

Nous avons montré que l'Outarde houbara présente un RA variable selon les saisons, aussi bien au niveau des proportions relatives plantes-arthropodes, qu'au niveau des compositions taxonomiques de ces deux groupes. Cette variation semble être le reflet des disponibilités en plantes et en arthropodes le long de l'année, conformément à un régime opportuniste. Pour en savoir encore plus sur la stratégie adoptée et les préférences alimentaires, la comparaison avec la disponibilité s'avère nécessaires.

Enfin, cette variation du RA était accompagnée d'un changement de taille des estomacs entre les deux périodes reproduction et non reproduction que nous avons lié à la variation de la proportion végétale consommée. Cependant, nous n'avons pas pu vérifier l'existence d'autres facteurs (reproduction,..) qui pourraient intervenir dans la variation de la taille des organes digestifs.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants à S.A. Cheikh Mohamed bin Zayed Al Nahyan, Prince Héritier d'Abou Dhabi et président de l'International Fund for Houbara Conservation (IFHC) ainsi qu'à S.E. Mohammed Al Bowardi vice-président de l'IFHC pour leur concours. Nous tenons à remercier M. Jacques Renaud, directeur général de l'ECWP et Frédéric Lacroix, directeur exécutif. Nous remercions tout le personnel de l'ECWP impliqué dans le

prélèvement des échantillons et le travail au laboratoire, en particulier les entomologistes et botanistes : Alexandre François, Fadila Ouled Ezza, Mohamed Sbai et Hadhoum Saada. Nous remercions M. Mohamed Ibn Tattou, botaniste à l'Institut Scientifique de Rabat d'avoir validé l'herbier. Nous remercions également M. Bazairi de la faculté des sciences de Rabat pour nous avoir permis d'utiliser le logiciel de statistique PRIMER.

Références

- Anderson M.J. & Willis T.J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: A useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84, 2, 511-525.
- Ankney C.D. & Scott D.M. 1988. Size of digestive organs in breeding Brown-headed Cowbirds, *Molothrus ater*, relative to diet. *Can. J. Zool.*, 66, 1254-1257.
- Austin J.E. & Fredrickson L.H. 1987. Body and organ mass and body composition of postbreeding female *Lesser Scaup*. *The Auk*, 104, 694-699.
- Batley P.F. & Piersma T. 2005. Adaptive interplay between feeding ecology and features of the digestive tract in birds. In: Starck J.M. & Wang T. (eds) - *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*. Enfield, NH: Science Publishers. pp 201-228.
- Bourass K., Léger J.-F., Zaïme A., Qninba A., Rguibi H., El Agbani M.A., Benhoussa A. & Hingrat Y. 2012. Observations on the diet of the North African Houbara Bustard during the non-breeding season. *J. Arid Environ.*, 82, 53-59.
- Chammem M., Khorchani T., Boukhris M., Combreau O., Chniti L. & Hammadi M. 2003. L'outarde houbara *Chlamydotis undulata undulata* en Tunisie : statut actuel et distribution géographique. *Alauda*, 71, 41-47.
- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral. J. Ecol.*, 18, 1, 117-143.
- Clarke K.R. & Gorley R.N. 2001. Primer : User Manual/ Tutorial. Version 5. Primer-E Ltd, United Kingdom.
- Clarke K.R. & Gorley R.N. 2003. Primer (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research). Version 5. Plymouth Marine Laboratory, United Kingdom.
- Clarke K.R. & Warwick M., 2001. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2 ed., Plymouth, United Kingdom, 175 p.
- Collins D. 1984. *A study of the Canarian Houbara bustard (Chlamydotis undulata fuertaventurae) with special reference to its behaviour and ecology*. M. Phil.Thesis, University of London, UK, 119 p.
- Collins D.R. 1993. The diet of the houbara bustard *Chlamydotis undulata fuertaventurae* in the Canary Islands. *Bol. Museu Mun. Funchal*, 2, 57-67.
- Combreau O. 1992. *Etudes des variations saisonnières du régime, des exigences et de la sélectivité alimentaire chez la caille des blés (Coturnix coturnix coturnix)*. Approche causale et fonctionnelle. Thèse de Doctorat, Univ. Rennes, 215 p.
- Combreau O., Guyomarc'h J.k. & Maghnouj M. 2001a. Seasonal variation in the diet of the common quail (*Coturnix C. Coturnix*) along the atlantic side of its range. *Game and Wildlife Sci.*, 18, 3-4, 343-362.
- Combreau O., Launay F. & Lawrence M. 2001b. An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant houbara bustards (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*). *Animal Conserv.*, 4, 133-141.
- Combreau O. & Rambaud F. 1994. The Houbara bustard programme in Mahazat As-Sayd. Unpubl. Report., National Wildlife Research Center, Taif. 201 p.
- Fox N. 1988. Notes of the analyses of houbara bustard stomach contents from Baluchistan and Punjab. Unpub. Report.
- Gaucher P. 1991. On the feeding ecology of the Houbara *Chlamydotis undulata undulata*. *Alauda*, 59, 2, 120-121.
- Gaucher P., Paillat P., Chappuis C., Saint Jalme M., Lotfikhah F. & Wink M. 1996. Taxonomy of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata* subspecies considered on the basis of sexual display and genetic divergence. *Ibis*, 138, 273-282.
- Gillet H. 1988. Analysis of stomach contents of Algerian Houbara. Unpub. Report, NWRC, Taif. 28-30 p.
- Gubin B., 2008. A Natural History of the Houbara Bustard. Environment Agency, Abu Dhabi, 306 p.
- Heim de Balsac H. & Heim de Balsac T. 1954. De l'oued Souss au fleuve Sénégal, oiseaux reproducteurs. *Alauda*, 3, p. 102.
- Heitmeyer M.E. 1998. Changes in the visceral morphology of wintering female mallards *Anas platyrhynchos*. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 2015-2018.
- Hingrat Y. & Saint Jalme M. 2005. Mating system of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata undulata* in eastern Morocco. *Ardeola*, 52, 1, 91-102.
- Hingrat Y., Saint Jalme M., Chalah T., Orhant N. & Lacroix F. 2008. Environmental and social constraints on breeding site selection. Does the exploded-lek and hotspot model apply to the Houbara bustard *Chlamydotis undulata undulata*? *J. Avian Biol.*, 39, 393-404.
- Hingrat Y., Saint Jalme M., Ysnel F., Lacroix F., Seabury J. & Rautureau P. 2004. Relationships between home-range size, sex and season with reference to the mating system of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata undulata*. *Ibis*, 146, 314-322.
- Hingrat Y., Ysnel F., Saint Jalme M., Le Cuziat J., Béranger P.M. & Lacroix F. 2007. Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird in eastern Morocco: The Houbara Bustard. *Biodiv. and Conserv.*, 16, 597-620.
- Holcombe D.J., Rolland D.A. & Harms R.M. 1976. The Ability of hens to regulate protein intake when offered a choice of diets containing different levels of protein. *Poultry Sci.*, 55, 1731-1737.
- IUCN. 2009. The IUCN Red List of threatened species. www.iucnredlist.org.
- Jiguet F. 2002. Arthropods in diet of Little Bustards *Tetrax tetrax* during the breeding season in western France. *Bird Study*, 49, 001-007.
- Knox A.G., Collinson M., Helbig A.J., Parkin D.T. & Sangster G. 2002. Taxonomic recommendations for British birds. *Ibis*, 144, 707-710.
- Krapu G.L. 1979. Nutrition of female dabbling ducks during reproduction. In: *Waterfowl and wetlands - an integrated review*. Madison. Bookhout, T. A. WI, 59-70.
- Lacroix F., Seabury J., Al Bowardi M. & Renaud J. 2003. The Emirates Center for Wildlife Propagation: comprehensive strategy to secure self-sustaining wild populations of Houbara Bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) in Eastern Morocco. *Houbara News*, 60-62.

- Lamshead P.J.D., Platt H.M. & Shaw K.M. 1983. Detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.*, 17, 859-874.
- Lane S.J., Alonso J.A. & Naveso M.A. 1999. Seasonal changes in diets selection of great bustards (*Otis t. tarda*) in north-west Spain. *The Zool. Soc. London*, 247, 201-214.
- Lavee D. 1985. The influence of grazing and intensive cultivation on the population size of the houbara bustard in the Northern Negev in Israel. *Bustard Studies*, 3, 103-107.
- Lavee D. 1988. Why is the houbara *Chlamydotis undulata macqueenii* still an endangered species in Israel? *Biol. Conserv.*, 45, 47-54.
- Le Houérou H.N., 1995. Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. Diversité biologique, développement durable et désertisation. 1 ed. Centre International de Hautes Etudes Agronomiques Méditerranéennes, Montpellier, 396 p.
- Legendre P. & Legendre L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands 870 p.
- McCormick C. 1999. Dietary analysis of Released Captive-Bred Houbara Bustard. In: Dawson B. (ed.) - I.F.C.D.W. Annual Report. Morocco. pp. 136-139.
- McWilliams S.R. & Karasov W.H. 2001. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Compar. Biochem. Physiol.*, 128, 579-593.
- Mian A. 1986. A contribution to the biology of Houbara: Some studies on gizzard contents from 1983-1984 wintering population in the western Baluchistan. *Pakistan J. Zool.*, 363-370.
- Millon A., Nielsen J.T., Bretagnolle V. & Moller A.P. 2009. Predator-prey relationships in a changing environment: the case of the sparrowhawk and its avian prey community in a rural area. *J. Animal Ecol.*, 78, 1086-1095.
- Nadeem S.M., Ali F. & Akhtar S. 2004. Diet of Houbara Bustard *Chlamydotis undulata* in Punjab, Pakistan. *Forktail*, 20, 91-93.
- Paulian R., 1988. *Biologie des coléoptères*. Le Chevalier, Paris, 719 p.
- Piersma T. 1998. Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight? *J. Avian Biol.*, 29, 511-520.
- Piersma T. & Drent J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends In Ecol. and Evol.*, 18, 5, 228-233.
- Piersma T., Gudmundsson G.A. & Lilliendahl K. 1999. Rapid changes in the size of different functional organ and muscle groups during refueling in a long-distance migrating shorebird. *Physiol. and Biochem. Zool.*, 72, 4, 405-415.
- Piersma T. & Lindström Å. 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Tree*, 12, 4, 134-138
- Recher H.F. 1990. Specialist or generalist: Avian response to spatial and temporal changes in resources. *Studies in Avian Biol.*, 13, 333-336.
- Rogers L.E., Woodley N.E., Sheldon J.K. & Beedlow P.A. 1988. Diets of Darkling Beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) Within a Shrub-Steppe Ecosystem. *Entomol. Soc. Am.*, 81, 5, 782-791.
- Sanchez Pinero F. 2006. Fauna of Tenebrionidae in arid zones of SE Spain: Endemism and species turnover. *Cah. sci.- Mus. hist. nat. Lyon*, 10, 121-126.
- Sangster G., Collinson M., Helbig A.J., Knox A.G. & Parkin D.T. 2004. The taxonomic status of Macqueen's Bustard. *British Birds*, 97, 60-67.
- Shannon C.E. & Weaver W., 1949. *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Urbana, 125 p.
- Starck J.M. 1999. Phenotypic flexibility of the avian gizzard: rapid, reversible and repeated changes of organ size in response to changes in dietary fibre content. *J. Experim. Biol.*, 202, 3171-3179.
- Starck J.M. & Abdel Rahmaan H.G. 2003. Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese quail. *J. Experim. Biol.*, 206, 1887-1897.
- StatSoft I. 2008. STATISTICA 9. (data analysis software system).
- Tigar B.J. & Osborne P.E. 2000. Invertebrate diet of the Houbara Bustard *Chlamydotis undulata macqueenii* in Abu Dhabi from calibrated faecal analysis. *Ibis*, 142, 466-475.
- Tourenq C., Combreau O., Lawrence M., Serguei B.P., Spalton A., Xinji G., Al Baidani M. & Launay F. 2005. Alarming houbara bustard population trends in Asia. *Biol. Conserv.*, 121, 1-8.
- Wiens J.A. & Rotenberry J.T. 1979. Diet niche relationships among North American grassland and shrubsteppe birds. *Oecologia*, 42, 253-292.

Addendum: Référence ajoutée sur épreuves

Bourass K. 2012. Régime alimentaire de l'Outarde houbara nord africaine *Chlamydotis undulata undulata*. Thèse de Doctorat, Univ. Mohammed V-Agdal, Fac. Sci. Rabat, 180 p.

Manuscrit reçu le 20 février 2012
Version modifiée acceptée le 24 juin 2012