

Variations temporelles du régime alimentaire d'un couple de Grand-duc ascalaphe (*Bubo ascalaphus* Savigny, 1809) à Guemassa, région de Marrakech (Maroc)

Par **Alain ROCHER**¹, **Dominique BARREAU**², **Stéphane. AULAGNIER**³

¹ Faculté des sciences de Marrakech, Département de Géologie (1978/1988), (alainrocher@yahoo.fr)

² Lycée Mohamed V, Marrakech (1975/ 1988),

³ Faculté des Sciences d'Agadir, Département de Biologie (1984-1987)



Résumé

Dans les années 80, le régime alimentaire du Grand-Duc ascalaphe, en climat subdésertique, était très peu documenté. Dès la découverte du site de Guemassa nous avons décidé de récolter systématiquement les pelotes. Ce suivi sur quatre années, reposant sur la récolte de plus de 600 pelotes, permet d'en suivre l'évolution et met en lumière les difficultés d'approvisionnement liées aux fluctuations des populations, en particulier celles de la proie principale, la Grande Mérione (*Meriones grandis*). Pour cette espèce, et pour la Gerbille champêtre (*Gerbillus campestris*), la détermination de l'âge des individus capturés apporte des informations sur leurs cycles de reproduction et leur dépendance aux variations climatiques.

Abstract

In the 80s, the diet of the Great Horned

Owl in sub-desert climates was poorly documented. As soon as the Guemassa site was discovered, we decided to systematically collect the pellets. This four-year monitoring program, which resulted in collecting over six hundred pellets, has enabled us to follow the evolution of the diet, and has highlighted the supply difficulties associated with population fluctuations, particularly those of the main prey species, the Moroccan jird (*Meriones grandis*). For this species, and for the North African gerbil (*Gerbillus campestris*), determining the age of captured individuals provides information on their reproductive cycles and their dependence on climatic variations.

I. Introduction

Le Grand-duc ascalaphe (*Bubo ascalaphus*) ou Grand-Duc du désert, est largement présent dans le nord de l'Afrique et en Arabie, de l'Atlantique à la mer Rouge, du rivage méditerranéen jusqu'au Sahara central (KÖNIG & WEICK 2008 ; MIKKOLA 2014). Il a une allure remarquable, très imposante, avec ses couleurs contrastées, bec noir, yeux orange bordés de noir, s'opposant au disque facial clair à liseré noir. La couleur du dos est à dominante fauve-roux tachetée de brun foncé et de chamois clair et n'a pas de teintes grises ce qui le fait apparaître très clair. La femelle est plus grande que le mâle d'environ 10 %, mais les deux sexes de Grand-duc ascalaphe sont plus graciles que leurs homologues de Grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*) avec 60 cm contre 70 cm en longueur et

1,3 m contre 1,7 m d'envergure. Il aime les reliefs modérés, petites falaises, collines, éboulis, dominants la plaine alentour. Quelquefois proche d'une palmeraie, il peut se trouver en des lieux presque dépourvus de végétation.

Prédateur opportuniste, il consomme un large spectre de proies en fonction de leur disponibilité dans l'habitat (e.g. VEIN & THÉVENOT 1978 ; SÁNDOR & MOLDOVÁN 2010). Il est réputé chasser des petits Mammifères, surtout des Rongeurs, gerbilles (*Gerbillus* spp.), mériones (*Meriones* spp.) et gerboises (*Jaculus* spp.) mais aussi des espèces de taille moyenne : Renard famélique (*Vulpes rueppellii*), lièvres (*Lepus* spp.), hérissons (*Atelerix algirus*, *Paraechinus aethiopicus*), ainsi que des oiseaux, des serpents, des insectes et des scorpions (HEIM DE BALSAC & MAYAUD 1962 ; ETCHECOPAR & HÜE 1964 ; DRAGESCO-JOFFÉ 1993 ; KÖNIG & WEICK 2008 ; MIKKOLA 2014). Le régime alimentaire a été particulièrement étudié en Algérie (JANOSSY & SCHMIDT 1970 ; SELLAMI & BELKACEMI 1989 ; BOUKHAMZA *et al.* 1994 ; DENYS *et al.* 1996 ; YAHIAOUI 1998 ; BICHE *et al.* 2001 ; LAUDET & HAMDINE 2001 ; BAZIZ 2002 ; BEDDIAF 2008 ; MEHDA 2008 ; BOUGHAZALA 2009 ; DJILALI 2009 ; SEKOUR *et al.* 2010A, B ; DJILALI *et al.* 2011 ; BOUNACEUR *et al.* 2016), mais aussi en Égypte (GOODMAN 1990 ; SÁNDOR & ORBÁN 2008 ; MOLDOVÁN & SÁNDOR 2009 ; SÁNDOR & MOLDOVÁN 2010), Jordanie (RIFAI *et al.* 2000 ; SHEHAB & CIACH 2008), Émirats Arabes Unis (CUNNINGHAM & ASPINALL 2001), Tunisie (BEN ALAYA & NOUIRA 2006), Mauritanie (KAYSER 2012), au Qatar (MOHEDANO *et al.* 2014) et en Arabie Saoudite (ABI-SAID *et al.* 2020). Au Maroc, SAINT-GIRONS *et al.* (1974) ont

initié une décennie d'études du régime au nord du Haut Atlas (VEIN & THÉVENOT 1978 ; LESNE & THÉVENOT 1981), avant des analyses ponctuelles plus récentes au sud de l'Anti-Atlas (THÉVENOT *et al.* 1988 ; THÉVENOT 2006 ; BERGIER & THÉVENOT 2008 ; BERGIER *et al.* 2014, 2016). Toutefois, la plupart des travaux reposent sur des collectes ponctuelles de pelotes et rarement la capture des proies est liée à l'évolution de leurs effectifs au cours du temps comme le soulignent MOHEDANO *et al.* (2014) en conclusion de leur synthèse des principaux régimes publiés. Après avoir rencontré une dizaine de couples, et ramassé leurs pelotes, sur le versant sud du Haut Atlas, nous avons eu l'opportunité de suivre un couple dans la région de Marrakech pendant plusieurs années marquées par une sécheresse croissante. C'est ainsi que nous avons pu relier le succès reproducteur du couple à la composition de son régime alimentaire, l'étude de la structure d'âge des proies principales permettant par ailleurs d'aborder l'influence de la dynamique de leurs populations.

II. Site d'étude

Le lieu de reproduction du couple de Grand-duc ascalaphe est situé dans la plaine du Haouz à 42 km à l'est de Marrakech et 13 km au nord de la petite ville de Guemassa (31°29'40"S, 8°24'2"W) (**Figure 1**). Au pied du Haut Atlas central, cette partie du Haouz est formée de grands cônes de déjection, formations conglomératiques du plio-quaternaires (MICHARD 1976). Ils constituent d'immenses terrasses presque planes, en pente douce

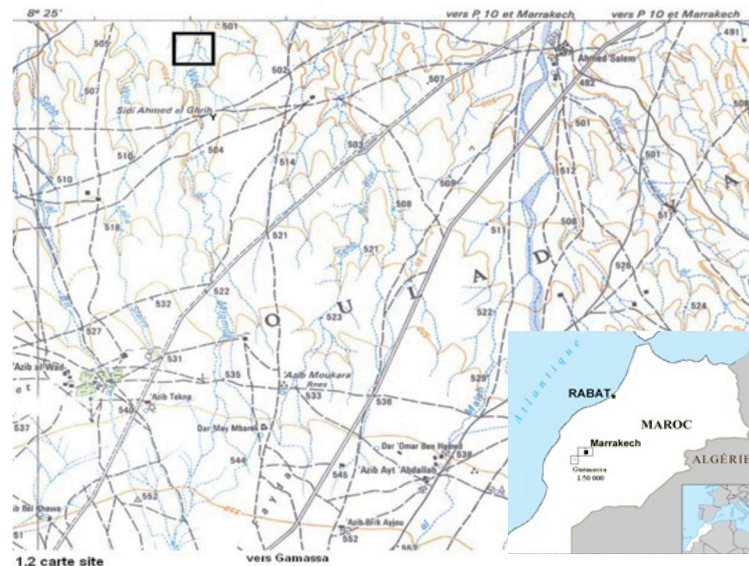


Figure 1. Localisation du site de nidification du Grand-duc ascalaphe à proximité de la route menant de Marrakech à Guemassa, situé dans le sud de la plaine du Haouz (Maroc). Extrait carte Gamassa, 1/50 000, NH 29XXII.

vers le nord. Des petits oueds, partant vers le nord rejoindre l'oued Tensift, entaillent ces grandes surfaces, creusant parfois de petites gorges presque invisibles dans le paysage. C'est l'un de ces oueds, l'oued el Mramda (Wad al Mranda), qu'un couple avait choisi pour se reproduire (**Photo 1**). Le nid était situé à 700 m au nord du



Photo 1. Vue générale du site de nidification du Grand-duc ascalaphe, du lit de l'oued el Mramda en regardant vers le Sud. Le jeune posé au sol est visible sous la flèche, le nid est situé dans l'une des petites falaises à sa gauche en arrière-plan. À noter l'extrême ingratitude du milieu, les zones labourées ne portant aucune végétation.

marabout Sidi Ahmed al Ghrib à l'altitude de 500 m. Ce site, comme tout le Haouz, appartient à l'étage bioclimatique aride, sans compensation par la présence d'eau naturelle ou d'irrigation. Il faut vraiment des pluies importantes pour que ces oueds coulent très temporairement, ne laissant que quelques flaques les jours suivants. D'une manière générale les conditions climatiques sont rigoureuses avec une pluviométrie faible (moyenne annuelle : 240 mm) et très irrégulière, un fort ensoleillement et des vents forts fréquents.

La végétation est steppique avec un couvert végétal très faible, sans arbres ou arbustes sinon de loin en loin un Jujubier sauvage (*Ziziphus lotus*) ou un Gommier marocain (*Acacia gummifera*). Cette steppe est dominée par l'Armoise herbe blanche (*Artemisia herba-alba*), petit buisson de 10-30 cm, avec quelques autres espèces buissonnantes : Asperge épineuse (*Asparagus stipularis*), Lavande multifide (*Lavandula multifida*), Saligne à balai (*Haloxylon scoparium*). Les buissons bas de Jujubier y sont fréquents mais limités dans leur développement par des coupes humaines. Le milieu est d'autant plus difficile pour la végétation que les sols sont pauvres, très souvent encroûtés ou formés de conglomérats nus. Quelques exploitations agricoles traditionnelles survivent dans cet environnement peu gratifiant. La steppe accueille chèvres et moutons gardés par des bergers, les sols offrant un peu de profondeur sont labourés superficiellement et produisent des céréales à rendement faible et très aléatoire. Certaines années la sécheresse

ne donne lieu à aucune récolte (NEGRE 1961, 1962 ; BARREAU obs. pers.).

Dans ce milieu plutôt hostile, il est assez surprenant de rencontrer une faune variée même si elle reste peu abondante. Nous avons nous-mêmes vu la plupart de ces espèces et l'analyse des pelotes de grand-duc a permis de compléter cet inventaire. Les mammifères de taille moyenne sont peu nombreux : Renard roux (*Vulpes vulpes*) (et peut-être Chacal du Sénégal, *Canis anthus*), Lièvre du Maghreb (*Lepus mediterraneus*) et Hérisson d'Algérie (*Erinaceus algirus*). Les petits mammifères comptent cinq espèces de Rongeurs avec surtout la Grande Mérieux (*Meriones grandis*) inféodée aux cultures et la Gerbille champêtre (*Gerbillus campestris*), un Eulipotyphile avec la Crocidure de Whitaker (*Crocidura whitakeri*) et au moins deux espèces de Chiroptères. Quelques oiseaux sédentaires sont bien adaptés à ce milieu aride : Courvite isabelle (*Cursorius cursor*), Oedicnème criard (*Burhinus oediconemus*), gangas unibande et cata (*Pterocles orientalis*, *P. alchata*), Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), Cochevis huppé (*Galerida cristata*), Roselin githagine (*Bucanetes githagineus*). Quelques rares migrants s'y reproduisent comme les alouettes calandrelle et pispolette (*Calendrella brachydactyla*, *Alaudala rufescens*), la Fauvette à lunettes (*Sylvia conspicillata*)... Les migrants de passage sont assez nombreux : Caille des blés (*Coturnix coturnix*), Petit-duc scops (*Otus scops*), Huppe fasciée (*Upupa epops*), Bergeronnettes (*Motacilla* spp.), Traquets (*Oenanthe* spp.)... Il y a aussi quelques hivernants plus ou moins erratiques comme

le Rougequeue de Moussier (*Phoenicurus moussieri*), le Pluvier guignard (*Charadrius morinellus*) ou l'Alouette calandre (*Melanocorypha calandra*). L'Engoulevent du désert (*Caprimulgus aegyptius*) signalé reproducteur encore dans les années cinquante n'y a pas été revu, ni capturé par le Grand-duc (BARREAU & BERGIER 2001). Les Sauriens et Ophidiens n'y sont pas rares avec surtout l'Agame de Bibron (*Agama bibroni*) et quelques Couleuvres comme le Psammophis de Forskål (*Psammophis schokari*). Les scorpions y sont très communs avec le Scorpion jaune (*Buthus occitanus*) et le Scorpion à large pince (*Scorpio maurus*), tout comme les galéodes et les araignées. Les insectes sont plutôt rares en dehors des Courtilières (*Gryllotalpa* spp.) et du Scarabée sacré (*Scarabeus sacer*) (BARREAU D., ROCHER A., obs. pers.).

III. Matériel et méthodes

III.1. Visites

Le site a été découvert le 17 mai 1984, dans ce milieu où nous cherchions à confirmer la reproduction des Gangas et de l'Ædicnème criard, nous y rencontrons un couple suivi d'un jeune encore couvert de duvet blanc marchant et volant maladroitement, nous évaluons son âge à 2 mois. Sur le bord des entailles creusées dans la surface par les petits oueds, juste sous la surface encroûtée, de petites cavités se forment par endroits. C'est l'une d'elle, 3 m au-dessus du fond de l'oued, qui a été choisie comme lieu de ponte, sans doute en raison de son orientation



Photo 2.

La cavité accueillant la ponte du Grand-ducascalaphe est située sous la surface encroûtée. Aucun aménagement n'accueille la ponte de l'année 1985.

face au soleil levant et pour l'abri qu'elle apporte au vent. Cette position est très peu visible dans le paysage, car même en connaissant son existence nous avons du mal à la repérer de loin. Il n'y a aucun aménagement de la cavité, juste une petite cuvette à l'endroit où la femelle se pose pour couvrir, les œufs étant déposés directement sur le substrat (**Photo 2**).

De retour 12 jours plus tard, le 29 mai 1984, nous récoltons le maximum de pelotes dans les environs du nid abandonné. Très vite notre objectif, tout en suivant la reproduction, est d'effectuer un ramassage régulier des pelotes pour comprendre le régime alimentaire. Jusqu'au 17 mai 1988 nous obtenons ainsi 20 récoltes sur 4 ans, soit en moyenne une récolte tous les 2,5 mois (**Tableau 1**).

Les récoltes de pelotes ainsi que les contacts avec les grands-ducs sont effectuées de 1 km en amont à 1 km en aval du nid. La faible couverture végétale et le climat plutôt sec permettent de retrouver un ensemble important de 669

Tableau 1.

Chronologie des visites sur le site de nidification du Grand-duc ascalaphe pendant les quatre années, autant pour la récolte de pelotes que pour le suivi de la reproduction.

	Chronologie des visites	Nombre de pelotes
R0	17/05/84 : couple ♀ et ♂, et 1 JUV (env. 2 mois)	
R1	29/05/84 :	54
R2	19/09/84 : pelotes nombreuses en aval de la chute.	77
R3	07/11/84 :	31
R4	08/01/85 :	22
	03/03/85 : ♀ couvant au nid, 4ω dont 1 écrasé	
R5	08/03/85 : ♀ couvant, pelotes au sud (marabout)	16
R6	04/05/85 : 1 JUV (envi.1 mois) vu ♀ et ♂	14
R7	25/06/85 : pas d'adultes vus	26
R8	10/09/85 : couple levé au Nord. Pelotes près de la cascade	97
R9	09/11/85 : couple levé et pelotes près de la cascade	36
R10	12/01/86 : couple levé au sud	54
	01/03/86 : ♀ couvant 5ω!	
	12/03/86 : ♀ couvant, ♂ au gîte diurne	
R11	03/04/86 : 1 JUV . (10jours), ♀ couvant 2ω clairs, 1ω cassé, ♂ levé.	21
R12	17/05/86 : passage, nid vide, vu deux adultes.	31
R13	26/06/86 : vu deux adultes, bonne récolte pelotes. JUV en vol.	41
R14	24/09/86 : site vide.	33
R15	17/12/86 : un adulte levé, pelotes dispersées.	20
R16	07/03/87 : un adulte vu, nid vide. Quelques pelotes. 17/05 ? écoute.	8
R17	25/06/87 : vu deux adultes vers le Nord, nid possible ?	37
R18	29/09/87 : rien, pelotes au sud.	31
R19	14/01/88 : quelques pelotes, adultes non vus.	17
R20	17/05/88 : vu deux adultes séparément, pas de ponte.	4

pelotes entières ou quasi-entières avec aussi des débris, soit un total équivalent à environ 1000 pelotes. Les débris sont surtout le fait des deux premières récoltes lorsque nous avons « nettoyé » les sites de réjection plus anciens. Presque toutes les pelotes sont trouvées sur les bords plus ou moins rocheux de l'oued, les visites sur les replats avoisinants ne donnant rien. Ainsi nous pensons avoir récolté la plus grande

partie des pelotes, ce point sera discuté plus tard. Certains endroits offrent des concentrations plus importantes et nous y levons souvent un ou deux individus. D'une année sur l'autre les localités à forte concentration changent de place. Les deux dernières années, sans reproduction, les pelotes sont de plus en plus rares et plus dispersées.

Les trois premières années ont vu l'élevage d'un seul jeune malgré des pontes de 4 ou 5 œufs. Les deux dernières années le couple ne s'est pas reproduit (absence de ponte). Les dates de reproduction (**Tableau 2**) sont assez proches de celles données habituellement (e.g. ETCHECOPAR & HÜE 1964 ; AROUDJ & OUARAB 2021), seul le succès de reproduction est anormalement bas.

III.2. Principe de l'étude et analyse des pelotes

En complément d'une étude classique du régime alimentaire, le suivi périodique effectué, conséquence de la bonne conservation des pelotes dans ce climat très sec, permet de mettre en évidence le nombre de proies et la biomasse consommés par jour, ceci pour le couple et le jeune éventuel. Les résultats montrent d'importantes variations annuelles et aussi interannuelles que nous essaierons d'interpréter à l'aide d'une analyse des variations pluviométriques influant sur l'abondance des deux proies principales, Grande Mérione et Gerbille champêtre. Nous supposons pour la facilité de l'exposé que nos données sont exhaustives. Il est certain qu'une proportion de pelotes, que nous essaierons d'évaluer, a dû nous échapper.

Sur le terrain les pelotes entières sont emballées individuellement et séparées des morceaux et débris épars. Au laboratoire, l'analyse est conduite pelote par pelote et en deux étapes, car l'identification des proies et le comptage des individus en sont facilités et rendus plus précis.

- 1 Mesure des trois dimensions de la pelote (longueur et deux diamètres), puis ouverture en étant attentif à ne pas briser des os. Ce travail se fait à sec : nous avons toujours choisi de les ouvrir délicatement à la main, sans leur faire subir un quelconque traitement (vu l'acidité de l'estomac et le lieu où elles ont été prélevées elles sont probablement stériles), et surtout pas d'eau qui collerait les poils sur tous les restes. Une fois dégagé les os sont nettoyés à l'aide d'une pince fine et d'une vieille brosse à dent. Ne sont gardés que les crânes et les os longs : radius, cubitus, humérus, fémur, tibia, péroné et le bassin, car en cas d'absence de la tête ils pourront aider à la détermination (par exemple, pour certaines espèces les bassins sont caractéristiques). Attention à rechercher des dents qui se seraient détachées de leur mandibule. Ces éléments sont stockés en attendant la deuxième étape.

Tableau 2.

Dates de reproduction du Grand-duc ascalaphe obtenues par nos observations, en accord avec ETCHECOPAR & HÜE (1964).

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
1984					♀+♂juv							
1985			♀ ω		♀+♂ juv				♀+♂		♀+♂	
1986	♀+♂		♀ ω	♀+♂juv	♀+♂	♀+♂ juv						♀ou♂
1987			♀ou♂			♀et♂						
1988					♀+♂ ?							

2 Travail de détermination du contenu des pelotes. Plusieurs pelotes seront analysées à la suite l'une de l'autre. Pour chaque pelote le contenu est étalé, les os des rongeurs sont rangés comme pour reconstituer leur position dans le squelette. Cela permet de compter précisément les individus. En effet il n'y a parfois qu'un seul crâne et deux jeux d'os, ou deux parties avant sans arrière... d'autres combinaisons étant possibles ! Nous évaluons pour chaque individu l'âge à partir des os longs et de l'usure des dents.

Pour les Rongeurs nous utilisons notre clé de détermination (BARREAU *et al.* 1991) et une collection de référence que nous avons constituée au fur et à mesure. Tous les autres Mammifères sont identifiés à l'aide du guide de CORBET *et al.* (1984). Pour les Oiseaux nous avons également constitué une collection de référence et un recueil de dessins à partir d'autres collections. Le comptage des individus est fait sur le nombre de becs et d'os longs. Pour les scorpions nous comptons le nombre de dards et pinces, pour les galéodes, les chélicères, pour les Ophidiens et Sauriens les mandibules. Nous identifions également les restes chitineux des insectes (pattes, élytres). Tous les résultats sont consignés dans 20 tableaux sous la forme d'un fichier Excel téléchargeable (**Annexe 1**).

La saisie des données « pelote par pelote » permet, pour les Mammifères, de déterminer l'âge des individus et d'identifier la structure des populations en termes de structure d'âge (% âge) et en termes de densité (n/j) des individus de chacune des espèces présentes la nuit au cours de l'action de prédation du grand-duc. Chez *Meriones grandis* la détermination de l'âge repose sur l'observation du stade d'usure des

dents jugales inférieures et par l'aspect et la taille des os longs. Quatre stades sont distingués : Juvénile (Ju) : le sillon qui sépare les tubercules occupe la totalité de la hauteur de la dent. Os spongieux à épiphyses épaisses, Subadulte (Sa) : la hauteur du sillon est supérieure à la moitié de la hauteur de la dent, Adulte (Ad) : la hauteur du sillon est inférieure à la moitié de la hauteur de la dent. Os longs, à surface brillante et lisse, Âgé (Ag) : absence ou presque de sillon (surface de la dent plane), Os longs à surface brillante, lisse, de couleur jaune plus marquée. Pour *Gerbillus c taxatris* le principe est le même, il demande un peu plus d'expérience et les résultats sont sans doute moins fiables.

3 Quelques données sur les pelotes (**Tableau 3**)

La taille moyenne d'une pelote, ne considérant que les pelotes entières, est de 58,4 x 27,6 x 24,1 mm, la plus grande mesure 105 x 32 x 29 (R9), des longueurs de 70/80 mm sont fréquentes.

Le plus grand nombre de proies a été observé dans la récolte n°17 avec 51 *Buthus occitanus*, et il n'était pas rare d'en trouver entre 15 et 20. Les plus faibles nombres étaient dans la récolte R 10 (janvier 1986), les pelotes ne comportaient pratiquement qu'un seul rongeur.

III.3. Présentation et analyse des données

Les résultats sont d'abord exprimés en nombre d'individus et en biomasse (exprimée en grammes). Pour étudier l'évolution du régime alimentaire au cours des quatre années, nous avons calculé d'abord le nombre de proies (n/j) et la

Tableau 3.

Contenu moyen, nombre d'individus et biomasse, d'une pelote de Grand-duc ascalaphe à Guemassa (Maroc) (moyennes sur les quatre années d'étude et sur pelotes entières). M.g : *Merionnes grandis*, G.c : *Gerbillus campestris*, Mam : Mammifères, Oix : Oiseaux, B.o *Buthus occitanus*, Sc : *Scorpio maurus*, And : *Androctonus mauretanicus*, Gal : galéodes, Arach : Arachnides, Ortho : Orthoptères, Col : Coléoptères, Saur : Sauriens, Ophi : Ophidiens.

Pelote moyenne	Mammifères			Oiseaux	Arthropodes							Squamates		Total
	M.g	G.c	Mam	Oix	B.o	Sc	And	Gal	Arach	Ortho	Col	Saur	Ophi	
Nombre d'individus	1,4	0,55	0,03	0,13	1,75	0,26	0,2	0,4	0,1	0,2	0,3	0,04	0,1	
Biomasse (g)	165,1	16,5	9,7	22,1	3,5	0,5	0,5	0,7	0,1	0,5	0,3	1,8	4,3	225,74

biomasse (bio/j) par jour. Comme nos 20 récoltes ne sont pas faites à intervalles réguliers (intervalles variant de 40 à 124 jours), nous avons commencé par calculer les données par jour en divisant les nombres de proies par le nombre de jours de l'intervalle. Nous avons obtenu ainsi pour chaque collecte un « histogramme » avec des largeurs différentes (**Figure 2.1 et 2.2**). Ce traitement présente l'inconvénient majeur de ne pas pouvoir facilement comparer des périodes des années successives !

Les récoltes n'ayant pas eu lieu suivant des intervalles égaux, un calcul d'interpolation permet de rapporter toutes les données sur des périodes mensuelles. Il deviendra possible de comparer les modifications du régime alimentaire mois par mois d'une année à l'autre, de la première à la dernière récolte, comme si nos récoltes avaient eu lieu chaque mois. Pour construire un « histogramme » mensuel nous avons défini la date centrée entre deux récoltes successives. Par exemple le 4 mai 1985 nous avons la récolte n° 6, puis 52 jours plus tard, soit le 25 juin 1985, la récolte n° 7. Nous attribuons cette récolte

à la date centrée de cet intervalle, soit 26 jours avant le 25 juin, donc le 30 mai. Avec les données de récolte n° 6 centrées au 5 avril 1985 et les données de récolte n° 7 centrées au 30 mai 1985, ceci nous a permis de calculer par simple interpolation linéaire les données journalières des mois d'avril et de mai 1985 (**Annexes 2 et 3, onglets 2.1 et 2.2**).

Les courbes d'évolution mensuelle des données journalières respectent le patron des premiers graphiques, mais elles lissent légèrement les extremums. Ces interpolations sont aussi cohérentes avec les données brutes, n'introduisant pas de distorsions sur l'ensemble de l'étude : nous avons vérifié en repassant aux données par jour et en en faisant la somme que nous obtenons des totaux proches des données brutes : par exemple 4968 contre 4967 proies, 1408 individus de *Meriones grandis* au lieu de 1400.

L'interpolation fournit une meilleure image de l'évolution du nombre de proies et de la biomasse journalière au cours des quatre années (**Figures 2.3 et 2.4**). Pour la première récolte, quelle durée lui

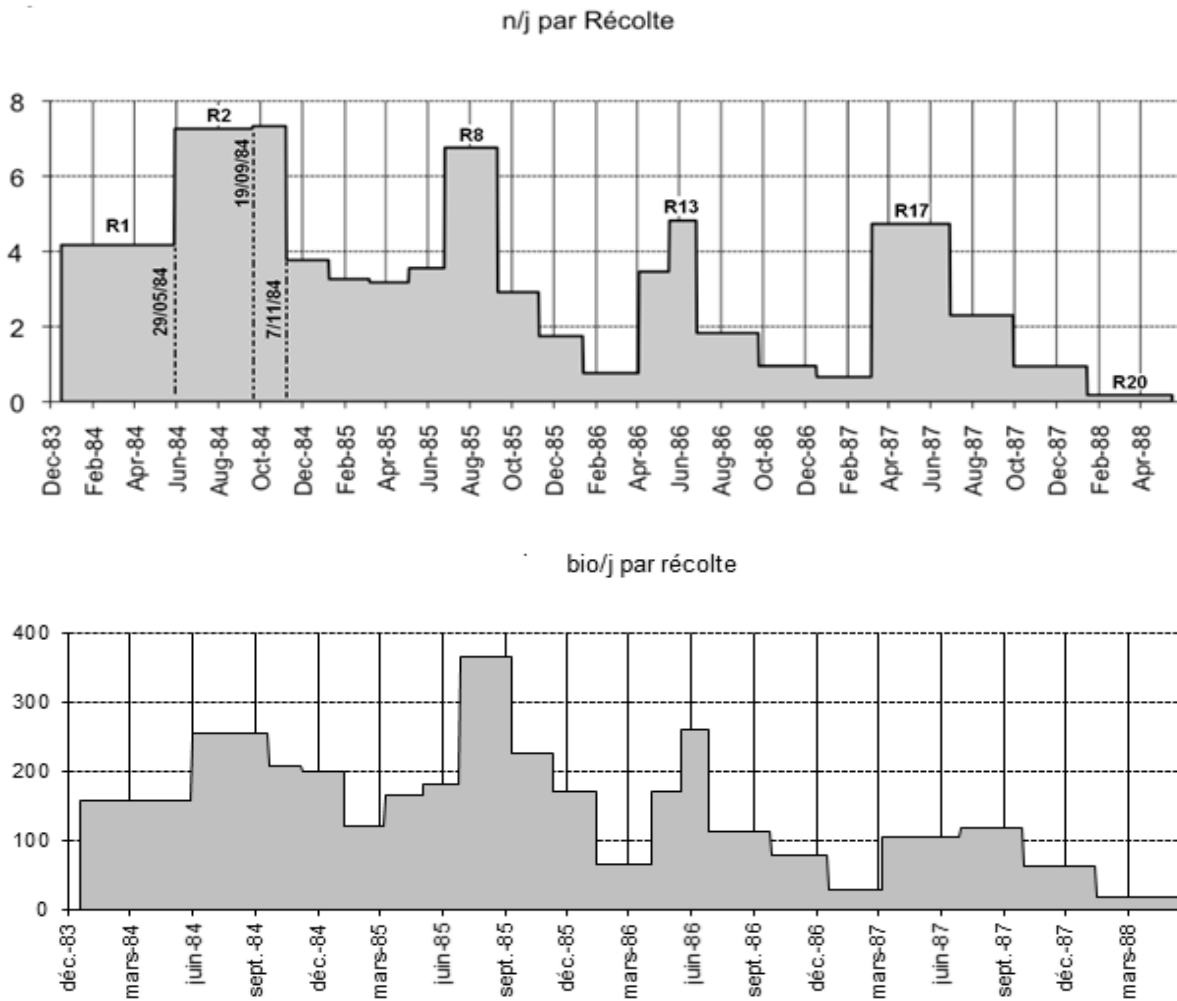


Figure 2.1 (haut) et 2.2 (bas).

Nombre et biomasse par jour, en grammes, des proies de Grand-duc ascalaphe : histogrammes obtenus à partir des dates des récoltes caractérisés par l'inégalité des intervalles. Pour R1 nous avons estimé une durée d'environ 4 mois.

attribuer ? La biomasse totale des proies a été répartie sur les mois précédents, en se basant sur la biomasse de la même période de l'année suivante. Nous avons calculé, en partant du 29 mai 1985, la biomasse des 29 jours de mai 1985, ajouté celle d'avril 1985, puis de mars 1985, ainsi de suite jusqu'à obtenir la biomasse de la première récolte. Ceci a donné une durée totale de 163 jours, comme si la récolte précédente datait du 18 décembre 1983, ce qui livre la date centrée du 8 mars 84. Pour des raisons de commodité, nous avons pris comme premier mois celui de

janvier 84, sachant que les résultats pour les deux ou trois premiers mois ne peuvent faire apparaître les variations réelles.

IV. Résultats bruts des analyses de pelotes

IV.1. Résultats bruts par espèces – Nombre d'individus

Les 20 récoltes ont fourni 4967 proies appartenant à au moins 56 taxa, soit 42 espèces et 14 proies identifiées au mieux au niveau générique (la plupart des

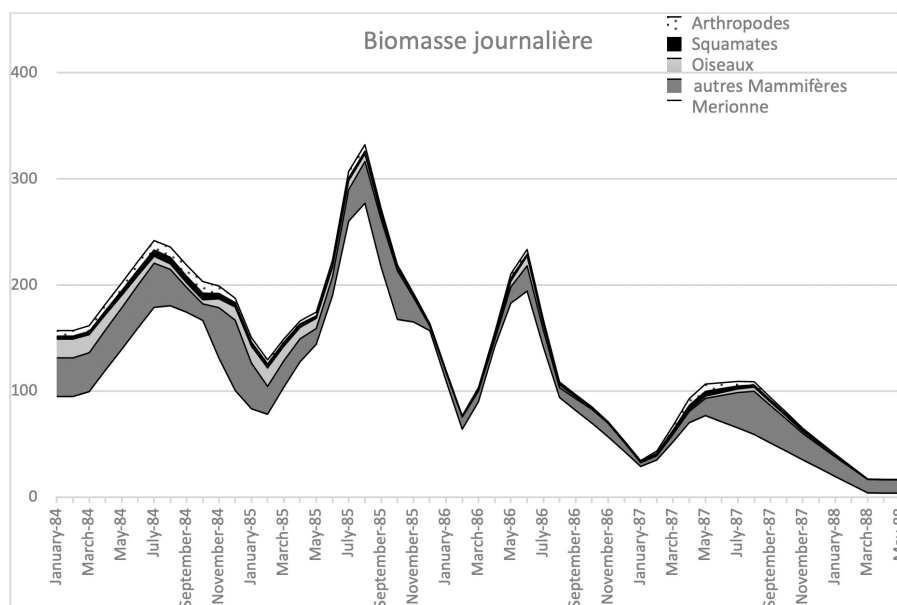


Figure 2.3. Biomasse journalière en grammes : été comme hiver la mérione est la proie principale.

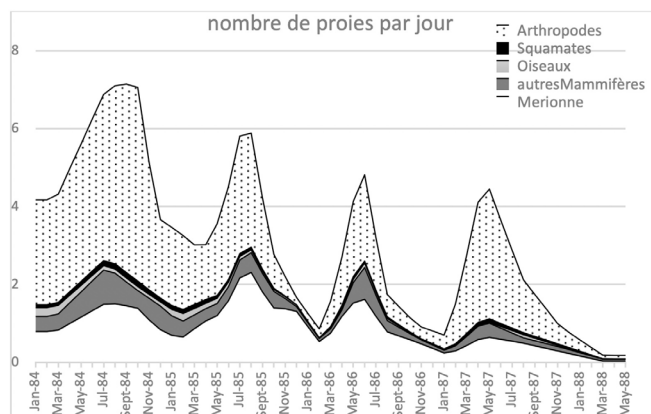


Figure 2.4. Évolution mensuelle (interpolée) du nombre de proies par jour (n/j) du Grand-duc ascalaphe : les arthropodes, en particulier les scorpions, sont dominants

insectes n'ayant pas été déterminés). La quasi-totalité des espèces présentes sur le site y apparaît, ce qui montre l'éclectisme du grand-duc (**Annexes 2 et 3, onglets 3.1 et 3.2**).

La proie la plus fréquente est le Scorpion jaune, *Buthus occitanus*, avec un tiers des proies (n = 1636), suivi par la Grande Mérione, *Meriones grandis*, avec 28 % (n=1400), la Gerbille champêtre, *Gerbillus campestris*, avec 9,6 % (n = 475) puis les galéodes, *Galeodes* spp. (n = 337).

Deux autres scorpions sont des proies importantes : *Scorpio maurus* (n = 221) et *Androctonus mauretanicus* (n = 180). Au total ces trois scorpions et galéodes comptent pour 48 % des proies (n = 2374), alors que mériones et gerbilles comptent pour 38 % (n = 1875). Ainsi six espèces représentent à elles seules 86 % des proies.

Plusieurs questions se posent alors. Ces six proies sont-elles plus abondantes dans le milieu ? Sont-elles plus faciles à capturer ? Offrent-elles des avantages particuliers ? Quel peut bien être l'intérêt de capturer autant de scorpions ? Parmi les proies manquantes, se trouve le Renard roux et quelques oiseaux comme l'Oedicnème criard qui est pourtant sédentaire et abondant à en entendre la grande activité crépusculaire.

IV.2. Résultats bruts par espèces – Biomasse

La biomasse totale est évaluée à 226 kg. La proie la plus importante devient la

Grande Mérione avec 168 kg soit 74 % du total, devant trois proies secondaires : la Gerbille champêtre 6,3 % avec 475 individus, le Hérisson d'Algérie, *Erinaceus algirus*, 6,8 % avec 18 individus, le Lièvre du Maghreb, *Lepus mediterraneus*, 3,7 % avec 6 individus. Il y a encore deux espèces de faible importance : le Scorpion jaune avec 1,45 % et le Ganga unibande, *Pterocles orientalis*, avec 1,24 %. Aucune autre proie ne dépasse 1 %. Ainsi six proies concentrent 94 % de la biomasse consommée.

Le cas du Scorpion jaune est étonnant ; avec 33 % en nombre de proies il ne fournit que 1,45 % de la biomasse. Ceci relance le débat sur la raison d'une si grande quantité et variété de proies pour une biomasse négligeable. Le grand-duc pourrait se contenter des 3 ou 4 espèces dominantes assez faciles à capturer avec des localisations bien identifiées quitte à compléter son repas de quelques proies occasionnelles.

IV.3. Résultats bruts par groupes systématiques – Nombre d'individus

La répartition des proies par groupe systématique confirme la fréquence des scorpions (41 %) et des Rongeurs (38 %), suivis par des groupes moins importants : solifuges (7 %), Coléoptères (4 %) et Orthoptères (3,6 %). Au niveau supérieur de la classe, les Arachnides dominent encore les Mammifères (Figure 3), suivis des insectes. Les Oiseaux (2,6 %) et les Squamates (1,9 %) sont faiblement représentés. Au total les Arthropodes (57 %) l'emportent en nombre sur les vertébrés (43 %).

IV.4. Résultats bruts par groupes systématiques – Biomasse

Le groupe de loin le plus important est celui des Rongeurs avec 81,1 % de la biomasse devant les Eulypotyphles avec 6,8 %, les Lagomorphes avec 3,7 %, les Oiseaux non-passériformes avec 2,3 %, les scorpions (2,0 %), Oiseaux passériformes (1,8 %) et Ophidiens (1,3 %). Le reste des autres groupes totalise seulement 1 % de la biomasse consommée. Au niveau de la classe, les Mammifères dominent avec 91,6 % (Figure 3). Les Oiseaux restent un appoint mineur avec 4,1 %. Les Arachnides comptent pour 2,3 %. Les Squamates ont encore une faible importance avec 1,8 %. Enfin, les Insectes deviennent négligeables avec 0,3 %.

IV.5. Représentativité de la première récolte.

La récolte régulière de pelotes, avec nettoyage systématique du site à chaque visite, est l'occasion de tester la représentativité de la première récolte (Tableau 4). Un peu plus de la moitié des espèces (32/56) est présente dès

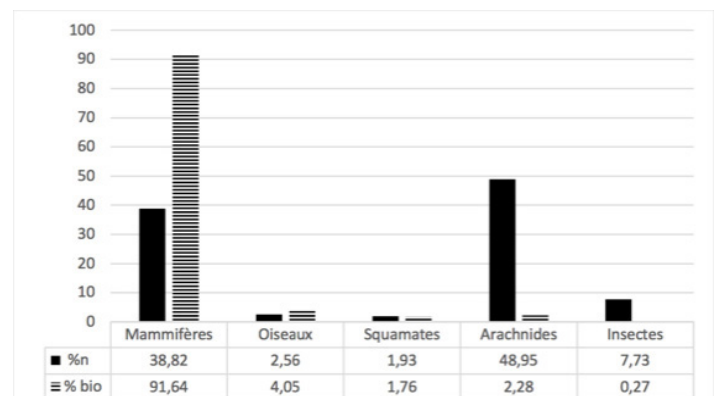


Figure 3.

Nombre et biomasse, en %, des classes de proies dans le régime alimentaire du Grand-duc ascalaphe : totaux pour les quatre années de suivi.

la première récolte. Les absentes sont en majorité des espèces rarement capturées (de 1 à 5), sauf pour le Rat rayé, *Lemniscomys barbarus*, (13 fois) et pour le Psammophis de Forskål, *Psammophis schokari*, (32 fois) ! Le Rat rayé n'apparaît plus après novembre 1985. Il est possible que l'espèce ne soit pas régulièrement présente dans le milieu bien qu'elle soit réputée affectionner les zones désertiques non dépourvues de végétation, ce qui correspond à notre biotope. Le Psammophis de Forskål, capturé régulièrement à partir de mai 1985, a sans doute toujours été présent...

Pour la Grande Mérione, proie principale, les écarts en nombre et en biomasse sont dans un ordre de grandeur de dix pour

cent, le Scorpion jaune est surreprésenté dans la première récolte, peut-être à cause de la bonne conservation des pièces chitineuses ? Pour la Gerbille champêtre les différences sont minimales, pour le Hérisson d'Algérie et les alouettes les écarts sont également faibles.

En considérant les groupes systématiques les différences concernant les pourcentages en nombre et biomasse sont inférieures à dix pour cent, mais l'éventail de prédation (32 espèces sur 56) est fortement sous-estimé. Cette première récolte rend donc assez mal compte de tout l'éventail de prédation ($\approx 55\%$) mais s'approche à 10 % du régime alimentaire, ce qui semble un ordre de grandeur acceptable, mais dont il faut tenir compte.

Tableau 4.

Représentativité de la première récolte de pelotes de Grand-duc ascalaphe calculée par différence entre cette première récolte (R1) et l'ensemble des récoltes (RT) en nombre de taxa et pourcentages du nombre de proies (% n) et de biomasse (% bio) pour les principaux taxa consommés.

		R1 (première récolte)	RT (ensemble des récoltes)	Différence
Nombre de taxa	Nt	32	56	-24
M.g.	%n	19	28	-9 %
	% bio	60	74	-14 %
G.c.	%n	8	9.5	-1,50 %
	% bio	6.6	6.3	0,30 %
Mammifères	n taxa	6	11	-5
	%n	28	39	-11 %
	% bio	83.6	91.6	-8 %
Oiseaux	n taxa	15	26	-11
	%n	5.5	2.5	3 %
	% bio	11.3	4	7,30 %
Squamates	n taxa	2	6	-4
	%n	1.8	1.9	-0,10 %
	% bio	1.8	1.8	0 %
Arthropodes	n taxa	9	13	-4
	%n	64.6	56.7	7,90 %
	% bio	3.3	2.6	0,70 %

V. Variations temporelles du régime

V.1. Nombre de proies par jour

Les tableaux de résultats par récoltes montraient déjà de grandes différences entre récoltes, mais la variabilité des intervalles entre récoltes masquait les variations réelles. Aussi ce fut une bonne surprise de voir une courbe avec des régularités saisonnières remarquables (**Figure 4**). Le nombre moyen de proies par jour (appelé N/j) est de 3,1, mais il peut varier de 1 à 7. Il apparaît une nette périodicité annuelle avec un minimum hivernal et un maximum estival avec une tendance à la diminution globale d'une année sur l'autre. Ainsi en 1984, N/j varie de 4 à 7 ; en 1985 de 3 à 6 ; en 1986 et 1987 de 1 à 5 puis il est inférieur à 1 au début de 1988.

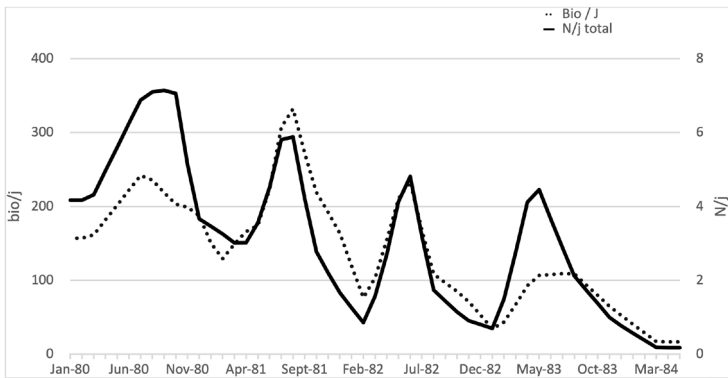


Figure 4. Évolution mensuelle (interpolée) du nombre (par jour, n / j) et de la biomasse journalière (bio / j) des proies du Grand-duc ascalaphe pour les quatre années de suivi. Les variations saisonnières montrent une alternance régulière été versus hiver.

V.2. Biomasse consommée par jour

La valeur moyenne de la biomasse consommée est de 140 g/jour (**Figure 4**), avec de fortes variations. Si certains mois dépassent 300 g/j, des valeurs inférieures à 100 g/j (voire même moins de 50 g/j !) ont été constatées, avec un minimum hivernal (janvier-février) et un maximum estival (juin/août). Les écarts entre minimum et maximum sont considérables : rapport de 2,5 à 3 pour les années 1985 à 1987. En

considérant 1985 comme année-type, en 1984 le minimum est peu marqué, mais avec l'intervalle de la première récolte qui est issu d'une interpolation. En 1986 la biomasse chute brusquement à partir de fin juin ; en 1987 le maximum estival est absent et le début de l'année 1988 est catastrophique avec une biomasse très faible. Globalement après 1985 la biomasse reste, en toutes périodes, inférieure à ce qu'elle était auparavant.

Le nombre de proies et la biomasse mensuelles montrent des maxima estivaux et minima hivernaux synchrones. Mais en 1987, le nombre de proies de la période estivale est bien plus important par rapport aux deux années précédentes : 486 items pour une biomasse de 109 g, contre 444 items pour 332 g en 1986, montrant un effort particulier pour satisfaire la ration journalière. Pour l'année 1984, la proportion de restes « résistants » dans les débris récoltés augmente artificiellement le nombre de proies (ex : *Buthus occitanus*, en très grand nombre dans R1 et R2).

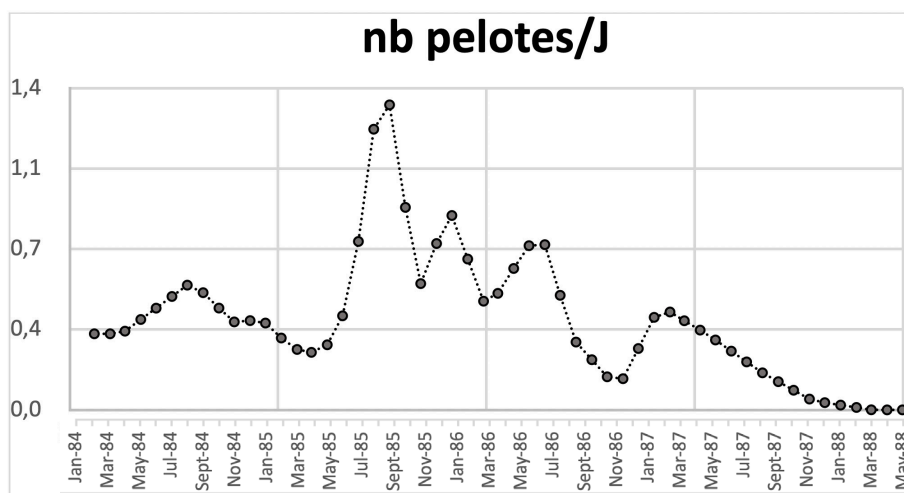


Figure 5. Nombre de pelotes de Grand-duc ascalaphe récoltées rapporté par jour pendant les quatre années de suivi.

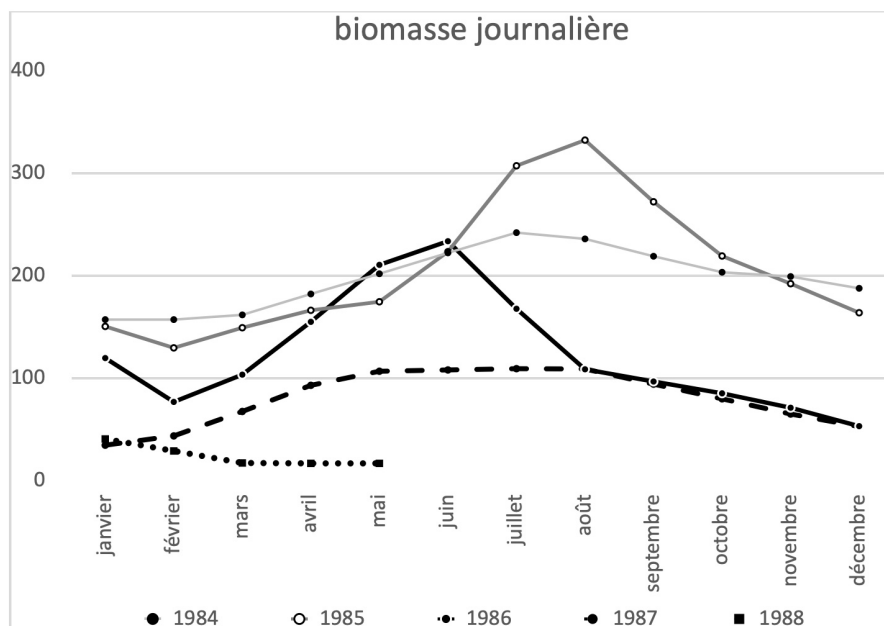


Figure 6.

Évolution mensuelle (interpolée) de la biomasse journalière (bio / j) des proies du Grand-duc ascalaphe : comparaison entre les quatre années de suivi.

Remarques :

- l'analyse du nombre de pelotes récoltées rapporté par jour, reflète les variations de la biomasse journalière et n'apporte pas d'informations supplémentaires. (Figure 5)
- Une analyse détaillée des données pelote par pelote n'est pas abordée dans cet article.
- Cette analyse de la biomasse correspond à celle consommée par les individus présents sur le site au moment de la récolte (fig:7)

V.3. Interprétation des variations annuelles de la biomasse consommée

L'année 1985, choisie comme référence en raison du succès de la reproduction, présente un minimum en février et un maximum en août (Figure 6). L'année 1984, pour une biomasse aussi importante, montre une plus faible variation avec un maximum en juillet. Il ne faut pas oublier

que 1984, première année de récolte, reflète moins bien la prédation des grands-ducs à cause d'un premier ramassage en mai et aussi des ramassages moins exhaustifs que les suivants.

L'année 1986 ressemble, sur les six premiers mois, à 1985. La biomasse journalière moyenne est réduite de moitié, mais les biomasses journalières ne sont pas réduites régulièrement au fil des mois. Le déficit de février à avril est compensé par un excédent en mai et juin, avant un déficit énorme les mois suivants, la biomasse journalière moyenne pour les sept derniers mois étant de 88 g/j au lieu de 229 g/j (diminution de 62 %). Ceci traduit une situation de pénurie de proies qui a pu affecter la survie du jeune ou, plus grave, la disparition d'un des deux adultes. Nos observations de terrain font état de l'absence de tout individu sur le site après juin 1986 (un dérangement a été soupçonné mais sans indices).

L'année 1987 correspond à une année sans reproduction. Le couple vu au mois de juin occupe le site, la biomasse journalière moyenne de proies est de 81 g/j. Après un « hivernage » très difficile (biomasse à 35 g/j !), le printemps et l'été amènent une relative amélioration pour le couple avec environ 110 g/j mais cela semble insuffisant pour assurer la ponte.

L'année 1988 est catastrophique, nous trouvons seulement quelques pelotes en janvier, et presque plus en mai malgré la présence d'au moins un des deux partenaires. Non seulement le couple ne se reproduit plus, mais sa survie semble fortement compromise, du moins dans ce site. Plusieurs visites quelques années plus tard, avec absence de pelotes et d'individus, ont confirmé ce diagnostic pessimiste.

Comment interpréter ces observations ? L'existence de cycles annuels est évidemment liée à celle des cycles de

reproduction de même période. Dès l'accouplement en février, la femelle nécessite un complément fourni par le mâle. Puis le jeune qui éclot début avril nécessite un important nourrissage jusqu'à son sevrage en automne, suivi de son départ. Le début de la croissance exige plus que le simple nourrissage d'un seul individu, ce qui justifie cette forte croissance printanière. Il faut aussi compter avec un effort supplémentaire des parents pour nourrir le jeune, donc une consommation accrue. Un système de rations pour trois individus revient par la suite avec une décroissance en décembre-février qui fait penser à un hivernage du couple avec activité ralentie, due peut-être à des proies plus rares.

L'année 1985 semble fournir un bon exemple de cette variation. Elle est utilisée pour établir un cycle biologique modèle qui débute en février pour le caler sur la reproduction. Partant de ce cycle, les rations

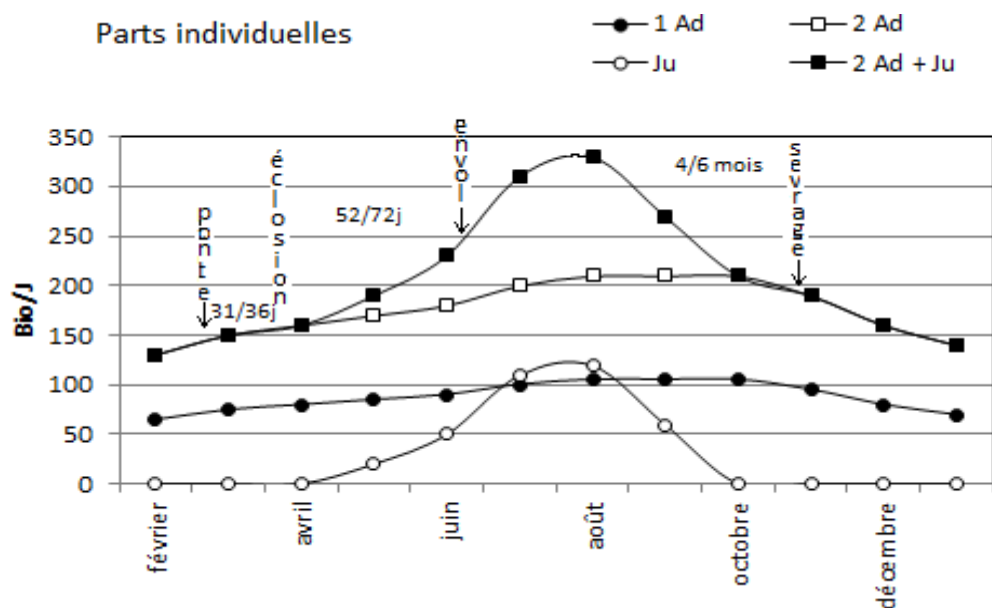


Figure 7.

Modélisation de la part probable de la biomasse journalière (bio / j) des proies du couple de Grand-duc ascalaphe pour chaque composition (1 ou 2 adultes, avec / sans jeune).

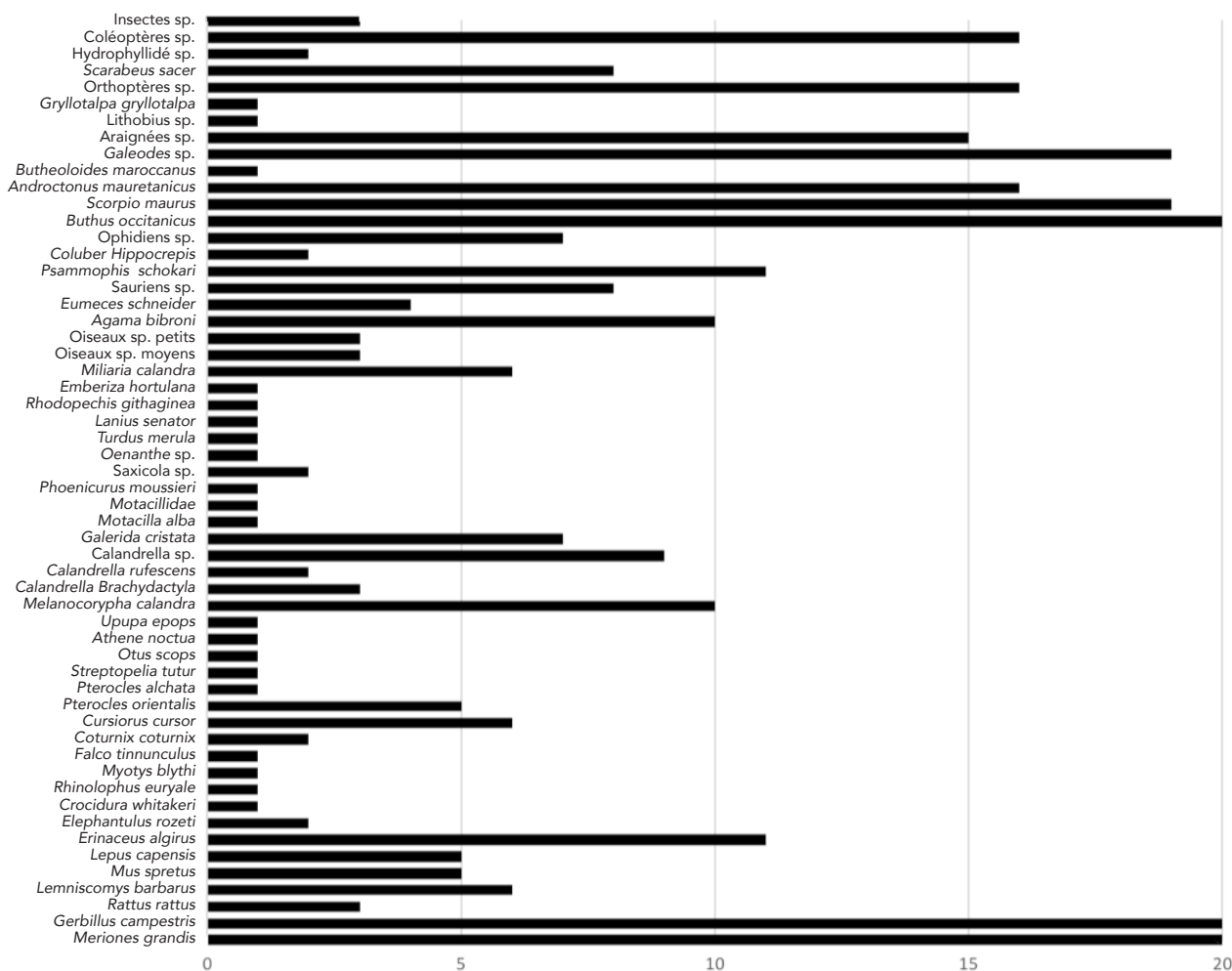


Figure 8.

Fréquence d'occurrence des 56 taxa dans les 20 récoltes de pelotes de Grand-duc ascalaphe.

du couple sont séparées de celle du jeune en construisant des courbes cohérentes (Figure 7). La courbe de consommation d'un individu du couple montre une variation régulière avec minimum hivernal (65 g/j) et maximum estival (105 g/j). Celle du jeune est une courbe de croissance démarrant en avril avec maximum en août (120 g/j). Cette ration maximale est alors de 15 % supérieure à celle d'un adulte. La forte décroissance de septembre correspond à l'émancipation du jeune, ce mois ne comptant que pour moitié. La moyenne est au total de 206 g/j pour le cycle biologique modèle, très proche des 204 g/j de l'année 1985.

Toutes les biomasses précédentes sont déduites des récoltes et ne représentent qu'une partie des biomasses réellement consommées. Bien que nous ayons essayé à chaque fois de récolter toutes les pelotes, nos données de biomasse montrent qu'un pourcentage (fixe pour toutes les récoltes ?) a dû nous échapper. Il est important d'estimer ce pourcentage pour obtenir des données plus réalistes de la biomasse journalière. D'une manière générale il existe peu de données de ce type pour les rapaces nocturnes. Pour un Grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*) en captivité, GÉROUDET (2013) indique une ration alimentaire de 400-500 g/j. Mais le

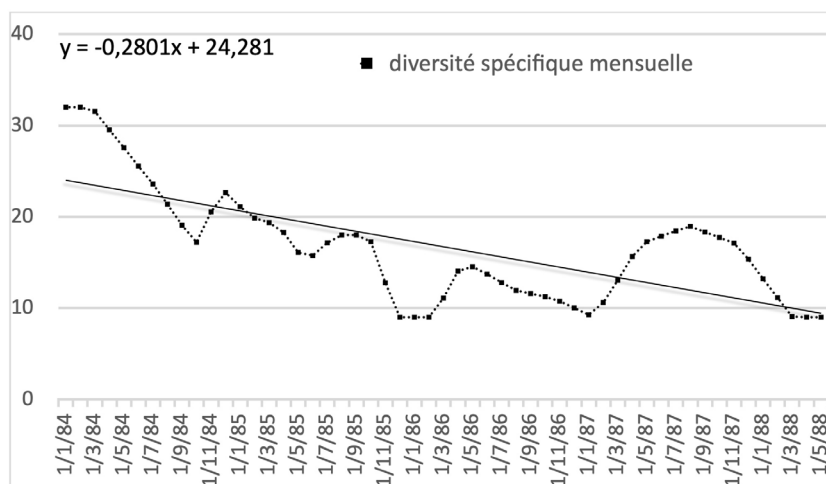


Figure 9.

Évolution de la diversité spécifique mensuelle des proies du Grand-duc ascalaphe pendant les quatre années de suivi.

grand-duc de la région de Marrakech est plus petit. De plus, dans un milieu plutôt difficile, il pourrait se contenter d'une ration réduite, plutôt de l'ordre de 200 g/j et par adulte, ce qui serait environ le double de celle que nous obtenons avec nos pelotes. Nous n'aurions en moyenne que 50 % de la biomasse réellement consommée.

V.4. Régularité de la présence des espèces-proies

Trois espèces, *Meriones grandis*, *Gerbillus campestris* et *Buthus occitanus* sont systématiquement présentes dans les 20 récoltes (Figure 8). Viennent ensuite scarabées, Orthoptères, Coléoptères et galéodes qui assurent un complément important, puis alouettes et Cochevis huppé, ainsi que le Hérisson d'Algérie et dans une moindre mesure Lièvre du Maghreb, rats et souris. Un grand nombre d'espèces, 20 sur 56, ne sont présentes qu'une seule fois.

Quant à la diversité des proies (Figure 9) elle est sensiblement décroissante depuis 32 espèces pour la première récolte (mais ce nombre important est dû au

ramassage de tous les restes accumulés sur l'aire) jusqu'à 9 pour la dernière. D'une dizaine d'espèces en hiver, car sont naturellement absentes les espèces migratrices et les Sauriens et Ophidiens peu actifs, cette diversité double en été. Cette consommation tient à la fois à l'abondance des espèces dans le milieu et à l'opportunisme de ce prédateur.

VI. Interprétation climatique

VI.1. Analyse climatique

Le facteur climatique qui nous intéresse est la pluviométrie car c'est le seul qui varie assez d'une année (ou d'une période) à l'autre pour influencer les cycles de végétation (naturelle ou cultivée) et par conséquence la dynamique de la faune associée. Nos données pluviométriques sont celles de Marrakech. La pluviométrie de la région de plaine de Guemassa est a priori peu différente, mais la sécheresse y est accentuée par des vents plus forts et un couvert végétal très faible. La moyenne pluviométrique pour la période 1931-1996

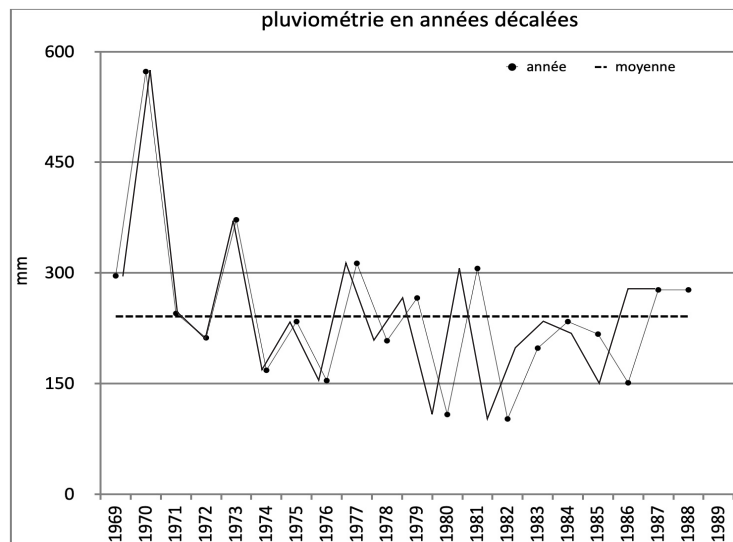


Figure 10. Pluviométrie en année décalée (septembre à août) de la région de Marrakech de 1969 à 1989.

était de 241 mm, mais dans tout secteur méditerranéen aride, les fluctuations sont importantes autour de cette moyenne, avec des extrêmes de plus de 500 mm à moins de 100 mm. En 1971, DELANNOY avait émis l'hypothèse de cycles décennaux pour les précipitations. Elle se vérifie assez bien pour les années qui ont suivi son étude, avec peut-être des cycles un peu plus longs. Á une période humide du début des années 60 jusqu'au milieu des années 70, a succédé une période sèche jusqu'en 1987 (record de 81 mm en 1981). Ainsi pour les 15 années de 1962 à 1976 la moyenne est de 285 mm, alors que, pour les 11 années de 1977 à 1987, elle est seulement de 207 mm. Et pour la période qui nous intéresse de 1983 à 1987, elle est encore plus faible avec 196 mm.

Pour analyser de plus près cette pluviométrie, il est classique en régime méditerranéen, d'utiliser comme référence l'année décalée allant de septembre à août. Ainsi nous prolongeons en amont la période des récoltes (mai 1984 - mai

1988) pour définir une période d'étude pluviométrique allant de septembre 1983 à mai 1988. Dans une alternance d'années plutôt humides et plutôt sèches depuis 1971-1972 (Figure 10), la pluviométrie est très faible en 1980-1981 (108 mm), plus forte l'année suivante, et encore très faible en 1982-1983 (102 mm) ; les quatre années qui ont suivi ont été toutes plus ou moins sèches, la moyenne sur 7 ans n'étant que de 188 mm. Les années 1987-1988 et 1988-1989 renouent avec une pluviométrie «normale» avec 277 mm chacune. Pour mieux analyser la «pluie manquante», nous avons calculé le déficit pluviométrique cumulé annuel (Figure 11). La courbe démarre avec un déficit assez important en partie compensé l'année suivante, puis qui augmente plus ou moins vite jusqu'à atteindre presque 400 mm en 1987-1988.

Pour apprécier l'influence de la pluviométrie sur la végétation, il faut analyser sa répartition annuelle. En général la saison pluvieuse s'étale d'octobre à avril avec un premier maximum d'automne (novembre) qui est assez régulier, un minimum relatif l'hiver (décembre-janvier) et un deuxième

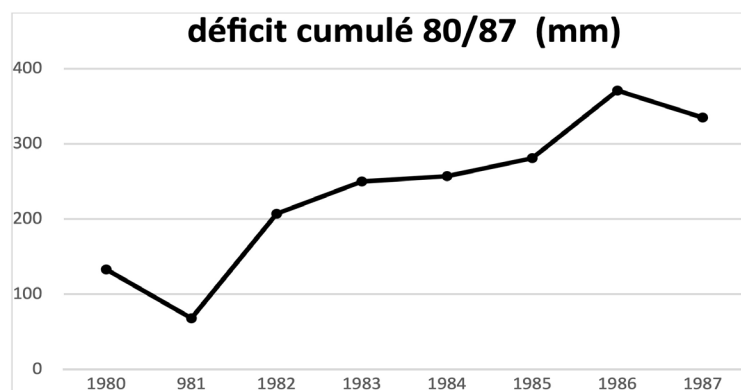


Figure 11. Déficit pluviométrique annuel cumulé dans la région de Marrakech de 1980 à 1987.

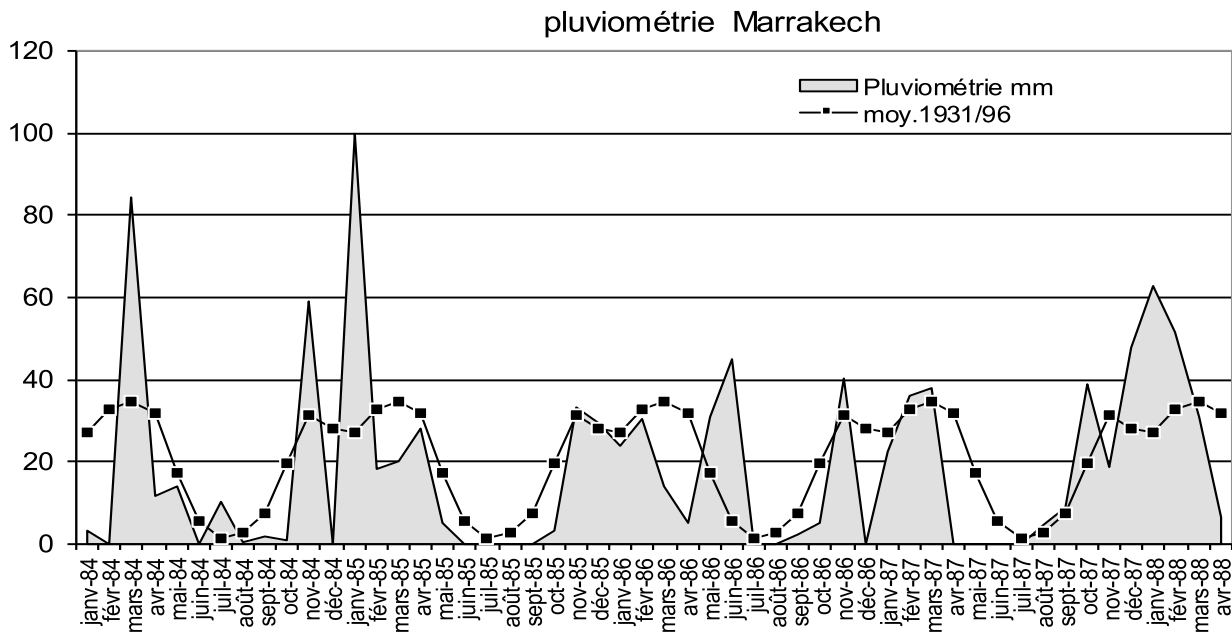


Figure 12.

Pluviométrie mensuelle de la région de Marrakech de janvier 1984 à avril 1988 et moyenne mensuelle calculée sur la période 1931-1996.

maximum de printemps (février-avril) qui est irrégulier. Elle est suivie d'une sécheresse estivale d'environ 140 jours (20 mai - 10 octobre) accentuée par de fortes chaleurs et des vents desséchants. La période d'étude est marquée par des écarts importants par rapport à cette situation moyenne. Ces écarts sont le plus souvent négatifs. Ceci est mis en évidence en superposant la courbe pour cette période à la courbe des moyennes annuelles 1931-1996 (**Figure 12**).

Le déficit pluviométrique mensuel cumulé (**Figure 13**) a été calculé en fonction des seuls mois avec pluie efficace, soit de septembre à mai. Après l'année 1982-1983 très sèche, l'année 1983-1984 reste déficitaire malgré un bon épisode pluvieux en mars. L'année 1984-1985 est globalement neutre malgré les pluies abondantes en novembre (59 mm) et janvier (100 mm). Il faut rappeler que les fortes pluies ne sont pas très bénéfiques en milieu aride

à cause des ruissellements. Les deux années suivantes 1985-1986 et 1986-1987 montrent des déficits importants. Le total de l'année 1985-1986 est virtuel car lié à une pluie orageuse tardive en juin. Ce n'est qu'en 1987-1988 que le bilan est positif avec une année un peu plus humide que la moyenne. En considérant seulement la pluviométrie de la période septembre-décembre pour les années 1977 à 1989, le bilan est encore plus mauvais avec huit années déficitaires (1979 / 1986) et une moyenne de 53 mm (**Figure 14**). En résumé, depuis l'automne 1982 jusqu'au printemps 1987, se succèdent quatre années de sécheresse plus ou moins accusée avec au milieu une année moyenne.

VI.2. Conséquences pour la reproduction du Grand-duc ascalaphe

Lorsqu'il n'y a pas de compensation par l'alternance année sèche - année humide, la

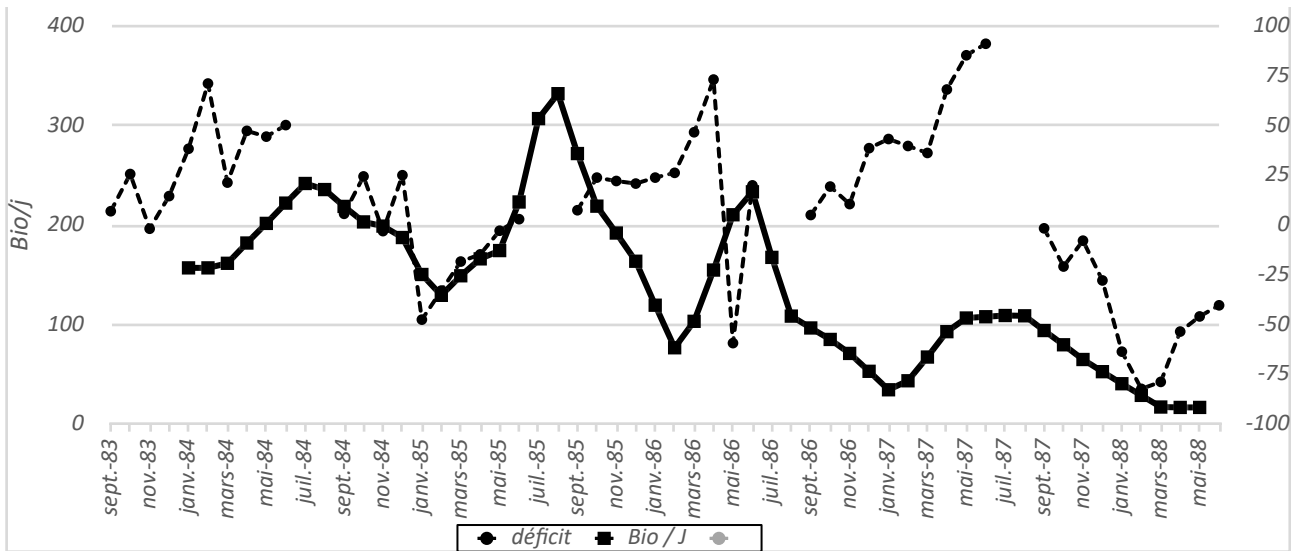


Figure 13. Déficit pluviométrique cumulé mensuel dans la région de Marrakech d'août 1979 à février 1984.

flore et la faune sont sévèrement affectées. La sécheresse réduit la végétation naturelle déjà dégradée par le pâturage des chèvres et moutons, elle favorise l'encroûtement des sols. La sécheresse réduit, ou même certaines années empêche, les cultures. Si les pluies de printemps sont nécessaires pour faire lever les céréales, celles d'automne (septembre-décembre) sont indispensables pour la germination. Toute la faune s'en trouve affectée directement ou indirectement. Le grand-duc voit ses ressources alimentaires diminuer progressivement.

Les premières récoltes de 1984, fin du printemps et début automne, interviennent après deux années sèches, le couple se reproduit. Le cycle suivant, 1984-1985, rompt avec les sécheresses précédentes avec une année dans la moyenne pluviométrique. Il est caractérisé par une biomasse consommée importante qui servira de modèle (couple avec reproduction).

La sécheresse recommence pour le cycle

1985-1986 qui se termine en mai par un déficit assez fort. La biomasse consommée est presque deux fois plus faible que lors du cycle précédent, les oiseaux se reproduisent toutefois. La sécheresse s'accroît pour le cycle 1986-1987 avec au final un fort déficit. La biomasse consommée s'effondre l'hiver avec une amélioration insuffisante au printemps qui ne voit pas de ponte. Malgré un

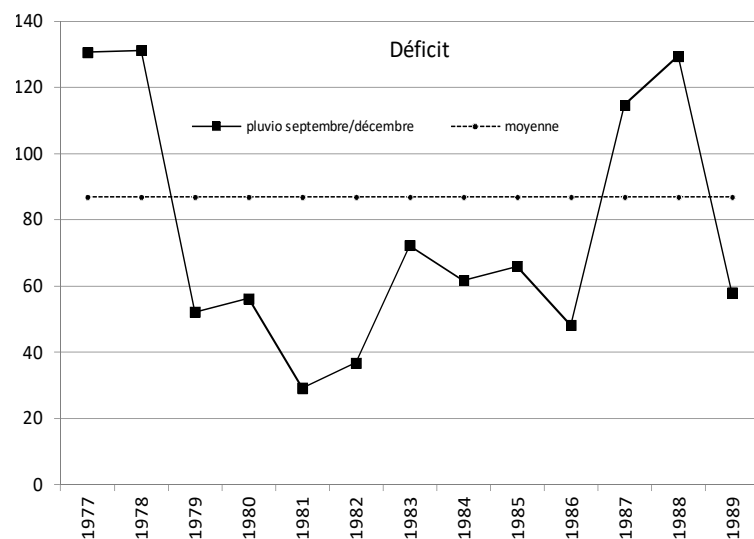


Figure 14. Déficit pluviométrique pour les mois de septembre à décembre cumulés dans la région de Marrakech de 1977 à 1989.

cycle 1987-1988 favorable, la biomasse consommée est faible puis presque nulle au printemps. Ce résultat paradoxal peut s'expliquer par le faible effectif de la proie majeure, la Grande Mérione. Le couple s'est probablement séparé pour chercher à se nourrir ailleurs, bien qu'il soit encore présent sur le site à la mi-mai. Cette deuxième année consécutive sans reproduction est probablement la dernière année de présence du couple sur le site.

VII. Prédation des deux proies principales

VII.1. Modèles généraux

Lorsque les proies sont abondantes le succès reproducteur des prédateurs augmente (e.g. ROHNER 1996 pour le Grand-duc d'Amérique, *Bubo virginianus*, SCHMIDT et al. 2018 pour l'Aigle royal, *Aquila chrysaetos*). Il en résulte des fluctuations de population entre proies et prédateurs (TURCHIN 2003). Mais, dans un système proie-prédateur binaire, si l'abondance de la proie influence celle du prédateur de façon bien marquée, celle du prédateur sur la proie n'est pas toujours évidente, et bien souvent le faible potentiel reproducteur du prédateur, comparé à celui plus important de la proie, ne permet pas de limiter la dynamique, voire les pullulations, de la proie (BARBAULT 1981).

L'impact de la prédation sur une population peut être schématisé entre deux extrêmes. Dans le cas d'une espèce à potentiel reproducteur important, par exemple *Buthus occitanus*, le nombre de

proies n'est limité que par la saturation du besoin du prédateur dans le cadre d'un cycle normal de reproduction. Dans le cas d'une population à potentiel reproducteur faible, par exemple le Lièvre du Maghreb, le Hérisson d'Algérie ou le Ganga unibande, le nombre de proies potentielles est réduit, leurs populations au mieux restent stables. Les cas intermédiaires sont ceux d'espèces-proies à potentiel reproducteur moyen, la prédation intervient alors dans la dynamique de leurs populations. Si la croissance naturelle est forte, la prédation la freinera (prédation des juvéniles). Si la croissance est moins forte, la prédation stabilisera la population. Et si la population tend à décroître, la prédation accentuera cette décroissance vers le cas extrême d'une population faible, mais à son tour le succès reproducteur du prédateur baissera ou il émigrera (BARBAULT 1981 ; TURCHIN 2003 ; SCHMIDT et al. 2018).

Dans notre étude, alors que la densité des proies semble étroitement liée aux facteurs climatiques, en particulier l'abondance des précipitations du printemps, les captures annuelles montrent d'importantes variations en nombre d'individus capturés et en biomasse. Ces variations ne correspondent pas a priori à celles du milieu où s'exerce la prédation, mais à des besoins différents selon le cycle de reproduction des grands-ducs. La Grande Mérione, proie principale doit faire l'objet d'une chasse assez dirigée, le prédateur connaissant sur son territoire les zones de terriers des rongeurs (surtout en période de pénurie). La Gerbille champêtre, de plus faible biomasse, est une proie de remplacement. Les autres Mammifères

et les Oiseaux de passage sont capturés de manière plus aléatoire. Enfin, les scorpions sont grappillés comme proies complémentaires de capture aisée. Le Grand-duc ascalaphe apparaît ici comme un prédateur « spécialiste-opportuniste » *sensu* SALAMOLARD *et al.* (2000).

VII.2. Prédation de grande Mérieone

La prédation de grande Mérieone apparaît vitale pour le couple de Grand-duc ascalaphe. Ce rongeur, qui fréquente des milieux relativement humides en comparaison des autres Gerbillidés, a un régime alimentaire assez opportuniste composé de Chénopodiacées, Poacées, Euphorbiacées et d'Arthropodes en été (BOUABDALLAOUI 1985 ; ZAIME & GAUTIER 1989). Elle est dépendante des conditions climatiques par sa nourriture à base de graines et consomme fréquemment des céréales cultivées (ZAIME & GAUTIER 1988). Dans la région de Guemassa les champs à très faibles rendements sont ensemencés à la suite des pluies d'automne et d'hiver. Les périodes humides précoces amènent à des récoltes relativement importantes. Les périodes de sécheresse donnent lieu à des semailles à perte. Les populations de mérieones sont très sensibles à ces fluctuations (RÖDEL 1982 ; ZAIME & GAUTIER 1987). Une période favorable amène une pullulation avec dégâts très importants dans les céréales (ZAIME & GAUTIER 1988), la prédation du grand-duc sera négligeable pour la population. Inversement la sécheresse se traduit par une régression des populations, la prédation du grand-duc risque d'accentuer cette régression.

Dans notre étude il est difficile d'évaluer dans quelle phase se trouve la population de mérieone et mesurer l'impact de la prédation. Les variations en nombre sont d'abord cycliques au cours de l'année (Figure 15). Le cycle de 1984 (M.g. n/j varie de 0,7 à 1,5) montre un maximum plus bas que celui de 1985 (M.g. n/j varie de 0,7 à 2,2) dont le cycle est calqué sur celui de la biomasse totale. Les effectifs de mérieone semblent alors importants et peut faire l'objet d'une prédation non limitée. Le cycle de 1986 présente plusieurs anomalies par rapport au précédent. Il débute par un minimum faible de 0,5, un maximum assez bas de 1,6, et surtout une forte chute dès le mois de juin (période de l'envol du jeune), avec minimum hivernal à 0,25. Ceci traduit une régression de la population de mérieone débutant vers juin et qui s'accroît par la suite. Le cycle 1987, sans reproduction du grand-duc, démarre très bas puis montre une légère reprise avec un maximum en mai de 0,7, soit le minimum du cycle normal. L'effectif de mérieone est sans doute très bas et la prédation pourrait accentuer cette baisse. Avec l'hiver 1987-1988, le minimum est semblable au précédent et la décroissance continue jusqu'à une quasi disparition de la proie (quatre mérieones consommées entre mi-janvier et mi-mai).

La grande Mérieone compte en nombre pour 28 % des proies sur l'ensemble des récoltes (Figure 15). Le cycle 1984 est particulièrement stable avec un pourcentage assez faible et quasi constant de 20 %. Ceci pourrait indiquer la fin d'une crise plus ancienne avec reprise lente de la croissance de la population de mérieones

et expliquerait les déficits constatés en biomasse totale pour ce cycle.-

Le cycle 1985 connaît une croissance très forte de la prédation de mériones passant de 20 % des proies en janvier-février à 80 % en décembre. La proportion de mérione s'accroît au détriment des autres proies plus rares, avec l'absence des migrateurs et des Squamates en activité réduite. Le nombre de taxa capturés varie de 10 pour les mois d'hiver à 20 en été. La pression sur la population de mériones est maximale en automne/hiver alors que les besoins absolus sont plus faibles.

Le cycle 1986 présente le même type de variations mais atténuées (entre 30 % en mai et 50 % en novembre), le nombre de taxa capturés restant faible, 12 au lieu de 20 en été. En 1987-1988 les pourcentages restent faibles (entre 15 % au printemps 1987 et 30 % à l'automne 1987) traduisant

la pénurie de mériones.

La juxtaposition des courbes en nombre et en pourcentage (**Figure 15**) montre un décalage étonnant pour les cycles 1985 et 1986 et dans une moindre mesure pour le cycle 1987. Les deux courbes présentent des variations inversées ! En période de forte consommation de mériones (maximum de printemps-été en nombre), il y a une plus forte prédation des autres proies (en pourcentage). Inversement, en période de faible consommation de mériones (minimum d'automne-hiver en nombre), il y a une plus faible prédation des autres proies (en pourcentage). Autrement dit, en période de consommation maximale de mérione, qui correspond à la reproduction du grand-duc, il capture beaucoup d'extras (la plupart peu rentables). En période de consommation minimale de mérione, celle-ci assure l'essentiel du régime

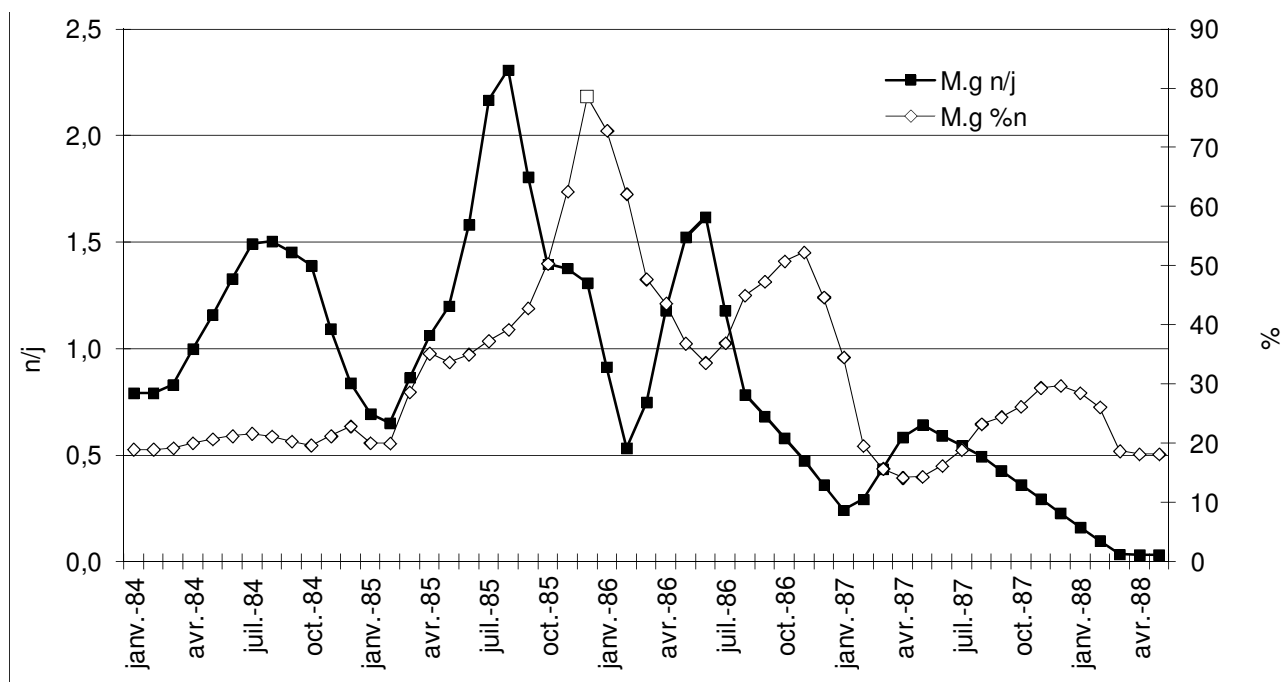


Figure 15.

Nombre de grandes mériones capturées par jour (M.g n/j) par le Grand-duc ascalaphe et proportion de l'espèce dans le total des captures (M.g %n) pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

alimentaire, le milieu est pauvre en proies potentielles. En résumé, la grande Mérieone est la proie de base indispensable et incompressible. Cette forte dépendance à une espèce-proie fragilise le Grand-duc ascalaphe dans ce type de milieu. En cas de crise grave pour cette proie, sa survie est menacée. Il est aussi possible que le jeune soit nourri en priorité avec des mérieones, les adultes équilibrant leur régime propre avec de nombreuses autres proies. Ainsi de juin à fin 1986, le nombre de mérieones et la diversité des taxa capturés sont anormalement faibles, le déficit pluviométrique peut être la cause de l'insuffisance de proies et de l'échec de la reproduction, hypothèse plus probable que celle d'un dérangement du couple.

Sur l'ensemble des récoltes la Grande Mérieone compte pour 74 % de la biomasse consommée, avec une assez grande stabilité (Figure 16). Pour les cycles 1985-1986, ce pourcentage est presque toujours au-dessus de 80 %.

Ceci confirme que la proie principale est bien la plus rentable, celle sur laquelle repose l'essentiel du régime alimentaire et relativise les fluctuations des courbes précédentes. Le cycle 1984 montre une chute durant l'hiver, elle est peut-être le signe d'une réduction d'effectif de la mérieone mais semble plutôt due à la capture de plusieurs hérissons (à forte biomasse). Par contre les cycles 1987-1988 montrent une décroissance très régulière de 60 à 20 %, signe de la probable diminution du nombre de mérieones en raison des épisodes de sécheresse et au fait que, confronté à l'absence de proies, le couple de grand-duc a dû élargir, voire désertier son territoire, sans pouvoir assurer la reproduction. Seule l'année 1985 donne une bonne représentation du régime alimentaire d'un couple avec succès reproducteur dans ce type de milieu aride.

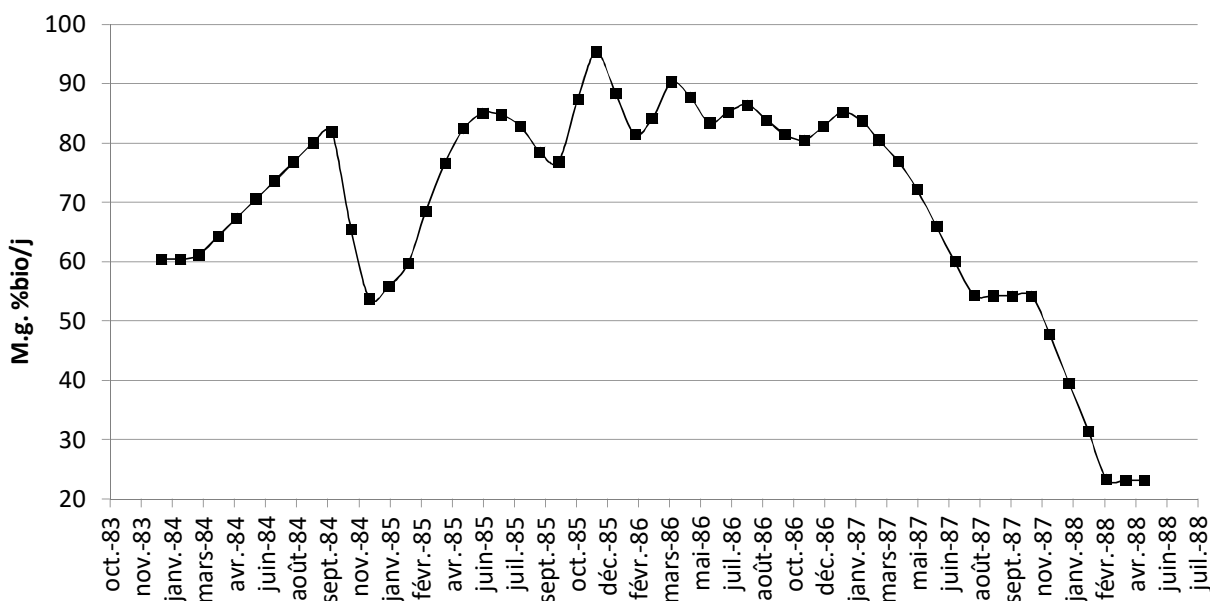


Figure 16.

Pourcentage de biomasse de Grande mérieone (M.g %bio) consommée chaque mois par le Grand-duc ascalaphe pendant les quatre années de suivi.

VII.3. Prédation de la Gerbille champêtre

La Gerbille champêtre se nourrit principalement de graines et de pousses fraîches, appréciant également les céréales cultivées, ses populations pouvant être affectées de fluctuations importantes (ZAIMÉ & GAUTIER 1988, 1989 ; ZYADI 1989 ; ZYADI & BENAZZOU 1992). Elle semble accepter des milieux plus arides que la Grande Mérieone, elle serait donc moins dépendante des aléas climatiques.

Le nombre de gerbilles capturées (n/j) reste toujours en deçà d'un individu par jour, et montre des fluctuations dont les maxima sont plutôt au début de l'été et les minima en hiver dans un rapport de 1 à 10, à l'exception de l'hiver 1984/1985 lorsque cette quantité est anormalement élevée avant un déficit en juillet/août (Figure 17). L'abondance relative varie autour de 10 % avec des fluctuations saisonnières irrégulières dont les maxima et minima se décalent d'une année à l'autre. Contrairement à ce qui

a été observé pour la mérieone, les deux courbes présentent des maxima et minima presque synchrones, sauf à partir de la fin de l'année 1987/1988.

VII.4. Comparaison entre les deux espèces

La Grande Mérieone est environ trois fois plus capturée que la Gerbille champêtre et, en biomasse (120 g contre 30 g en moyenne), elle représente bien l'apport alimentaire principal (74 % versus 6.3 %). Pour les deux espèces les variations du nombre d'individus capturés par jour sont synchrones (Figure 18). Par contre les variations en pourcentages de proies sont assez nettement décalées (Figure 19). Cela signifie-t-il que le grand-duc compense la rareté des mérieones par des gerbilles ? La forte augmentation du pourcentage de gerbilles en 1988 correspondrait à l'effondrement de la population de mérieones.

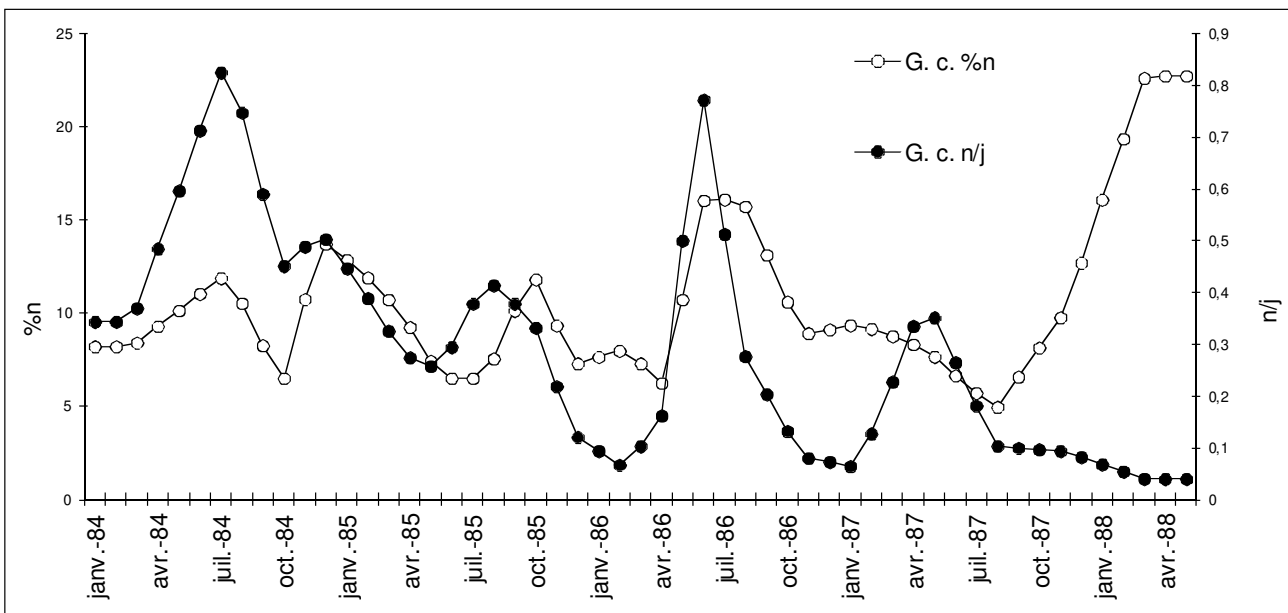


Figure 17.

Nombre de gerbilles champêtres capturées par jour (G.c n/j) par le Grand-duc ascalaphe et proportion de l'espèce dans le total des captures (G.c %n) pour chaque mois pendant les quatre années de suivi

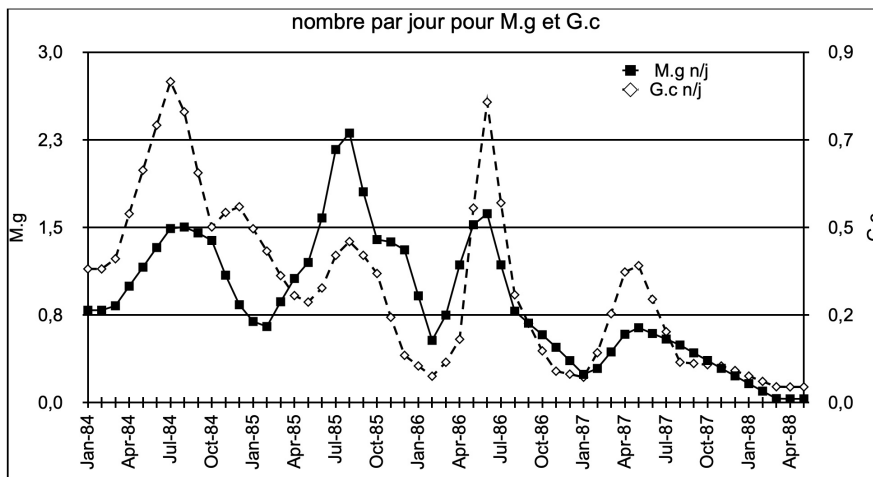


Figure 18. Nombre de grandes mériones (M.g) et de gerbilles champêtres (G.c) capturées par jour (n/j) par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

VII.5. Structure d'âge de la population de Grande Merione

En considérant que le Grand-duc ascalaphe ne choisit pas les mériones selon leur âge mais les capture en fonction de leur densité, les pourcentages d'âge dans les proies reflètent donc la proportion des individus dans la population (Tableau 5). Pour les quatre classes d'âge définies les fluctuations sont rythmées par les saisons,

tant pour le pourcentage d'individus (Figure 20) que pour leur nombre rapporté au nombre de jours entre collectes (Figure 21). La présence régulière de juvéniles et de subadultes indique une reproduction sensiblement étalée sur l'année. L'amplitude des variations s'accroît nettement au cours des quatre années, particulièrement pour les adultes et les subadultes.

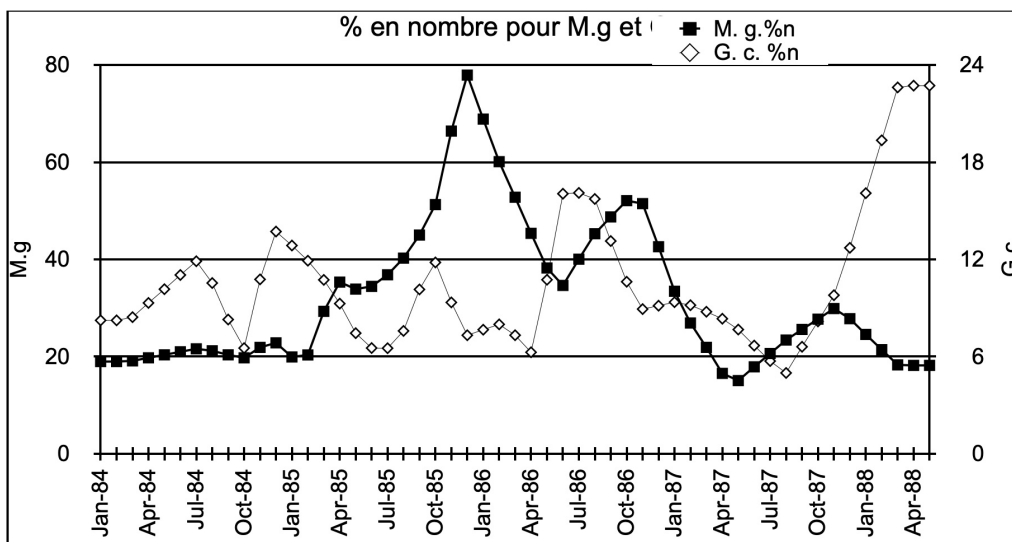


Figure 19. Pourcentage (%n) de grandes mériones (M.g) et de gerbilles champêtres (G.c) dans les proies capturées par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

M.g classes d'âge en %n

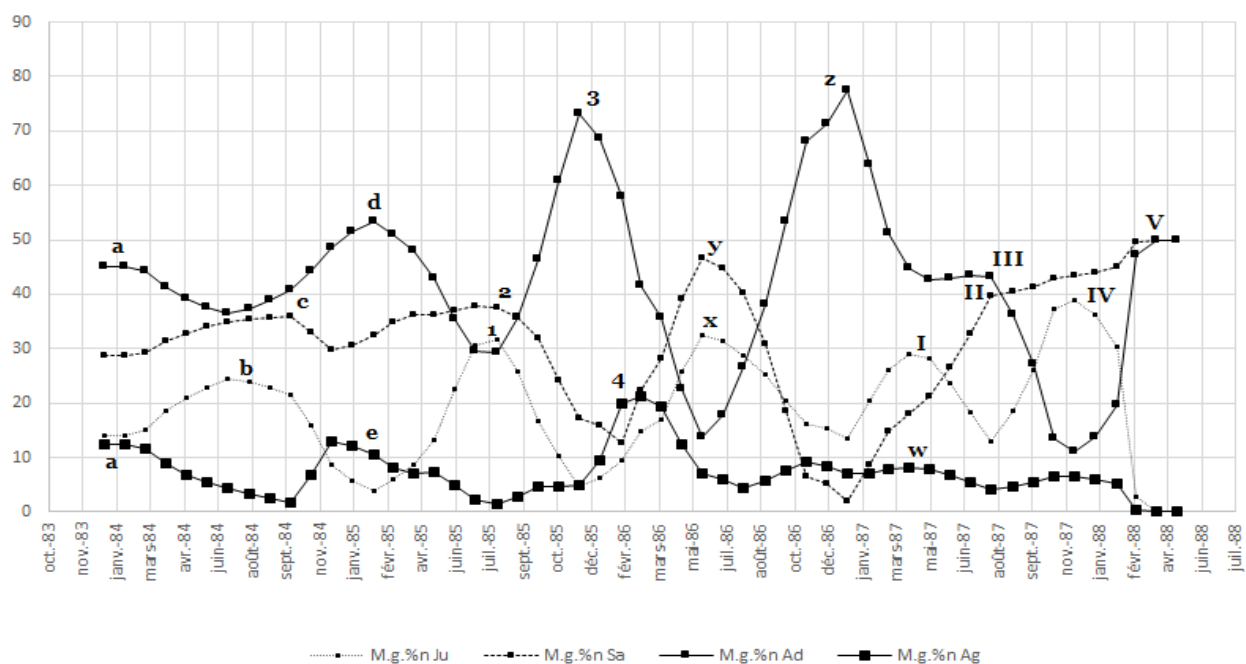


Figure 20.

Pourcentages en nombre d'individus (%n) des quatre classes d'âge de la Grande mérionie (M.g) dans les proies capturées par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi : Ju = juvéniles, Sa = subadultes, Ad = adultes, Âg = âgés.

En 1984, de janvier à mars (Figure 20) les adultes entrent en reproduction (a). La proportion des jeunes est à son maximum en juillet (b), puis celle des subadultes en octobre (c). Ceux-ci assureront le passage à l'année 1985 en devenant prépondérants sous forme d'individus adultes (d) et âgés (e). Parallèlement, en nombre de proies l'augmentation est régulière, les juvéniles atteignent un maximum (36 %) en juillet et août, puis les subadultes en août septembre (53 %), les adultes en octobre (57 %). Ces deux classes d'âge constituent l'essentiel des proies hivernales (50 % pour les subadultes, 45 % pour les adultes).

L'année 1985 ressemble à la précédente, à partir du stock d'adultes (d, e) les juvéniles (1) et subadultes (2) deviennent de plus en plus abondants avec un maximum en juillet et août ; les adultes (3) et les âgés

(4) redeviennent les classes les mieux représentées en période hivernale. Toutefois les subadultes sont anormalement peu représentés en fin d'année (16 % versus 30 % en 1984) donnant aux adultes une importance renforcée (72 %). Le nombre de proies suit la même évolution, avec toutefois des valeurs supérieures en juillet et août, particulièrement pour les juvéniles (0,72) et les subadultes (0,87). A l'approche de l'hiver, les proies juvéniles et surtout subadultes s'effondrent, la ration journalière est assurée par les adultes (0,96).

L'année 1986 commence avec une population privée d'un réservoir reproducteur des subadultes. La reproduction reprend toutefois, les pourcentages de juvéniles et de subadultes présentent un maximum en juin (x, y) et celui des adultes en très

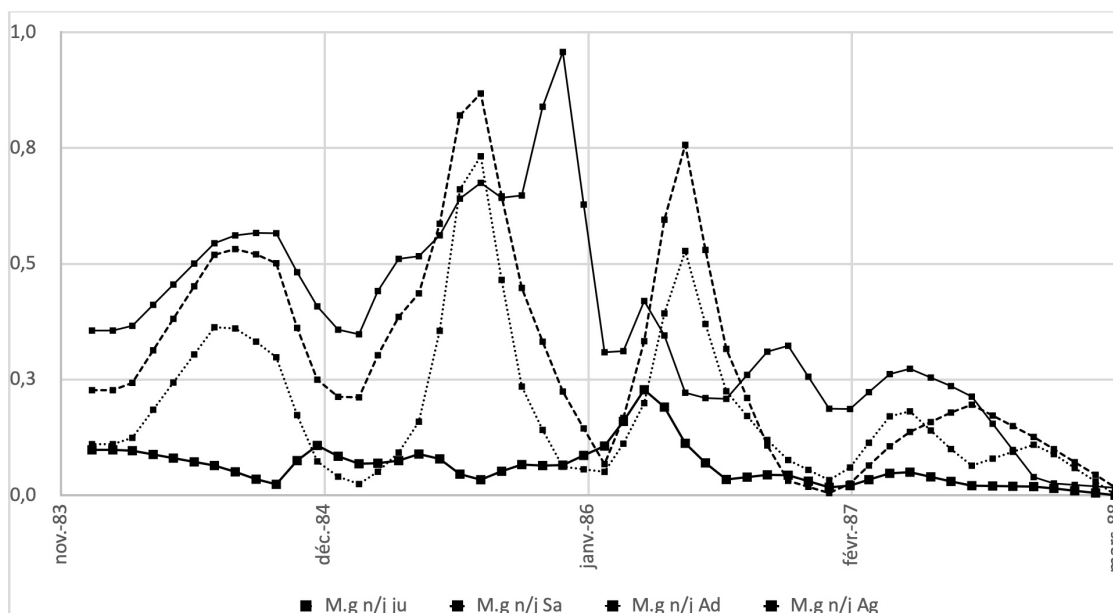


Figure 21.

Nombre de grandes mériomes (M.g) capturées par jour (n/j) par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi : Ju = juvéniles, Sa = subadultes, Ad = adultes, Âg = âgés.

forte diminution depuis avril et mai atteint son plus bas niveau (15 %). En novembre et décembre la situation est inversée avec beaucoup d'adultes (z) et très peu des trois autres catégories. En nombre de proies l'année commence par des effectifs d'adultes très faibles en février et mars. En mai et juin les juvéniles et subadultes sont des proies nombreuses (0,53 et 0,76 respectivement). Mais très vite, à partir de juillet le nombre de mériomes-proies est faible, notamment celui des adultes (0,20). Ainsi, le couple a dû faire face à une situation difficile pour nourrir son jeune qui n'a sans doute pas survécu pendant l'été par manque de nourriture.

En 1987, la situation hivernale est encore plus contrastée que les années précédentes, il n'y a presque que des adultes (z, 80 %) et, pour la première fois, à partir d'octobre 86, les subadultes (1 %) sont en proportion très inférieure aux juvéniles (13 %). A partir de mai jusqu'en

juillet apparaît la nouvelle génération (I, II). Contrairement aux années précédentes, à partir d'août la proportion d'adultes s'effondre (III) pour atteindre seulement 12 % en novembre. Ils se reproduisent malgré tout pour donner un inattendu pic de juvéniles en novembre (40%), mais le nombre de proies atteint vraiment un niveau alarmant. Comment dans ces conditions le couple aurait-il pu assurer, ne serait-ce que la ponte ?

En 1988 la proportion d'adultes et de subadultes est équilibrée (V), mais sans la présence de juvéniles et d'individus âgés ! La suite nous est inconnue.

La stabilité de la population semble donc assurée lorsque les classes d'âge, tout en subissant des fluctuations saisonnières, restent dans des proportions équilibrées : juvéniles $20 \pm 10 \%$, subadultes $30 \pm 10 \%$, adultes et âgés $50 \pm 10 \%$. Un écart important par rapport à ces valeurs,

augmentation de l'amplitude des maxima et des minima de chaque classe, est la manifestation des difficultés que la population rencontre. Dans notre cas, ces signes de déséquilibre apparaissent dès février 1986, puis la situation ne fait qu'empirer et devient problématique en juin-juillet 1986 : le jeune grand-duc, né cette année, n'a pas reçu une ration alimentaire suffisante.

Sans tenir compte des différences interannuelles, il est possible de modéliser une année type en se basant sur les positions des maxima des classes d'âge (Figure 22). De décembre à mars la population est essentiellement composée d'individus adultes et âgés, ceux-ci se reproduisent et les juvéniles et sub-adultes deviennent prépondérants en juin-juillet puis deviennent les subadultes majoritaires

en août. Ces derniers formeront la population hivernale qui se constitue à partir d'octobre. Le suivi de RÖDEL (1982) à Amizmiz de février 1980 à novembre 1981, montre une évolution comparable : en mai juin 1980, 70 % de la population est composée d'individus jeunes (taille du cristallin comprise entre 0 et 100), puis en septembre les subadultes (cristallin entre 101 et 200) représentent 75 % des individus, en février les adultes (cristallin entre 201 et 300) 60 %, en avril (cristallin entre 301 et 400) 55 %. Les juvéniles comptent pour 45 % des individus en mai. Sur le plateau du Kik (au sud de Marrakech), dans une population hivernante composée d'adultes, les femelles étaient gestantes dès le mois de janvier, la proportion de juvéniles étant maximale en juillet (OUZAOUIT & ID MESSAOUD 2000).

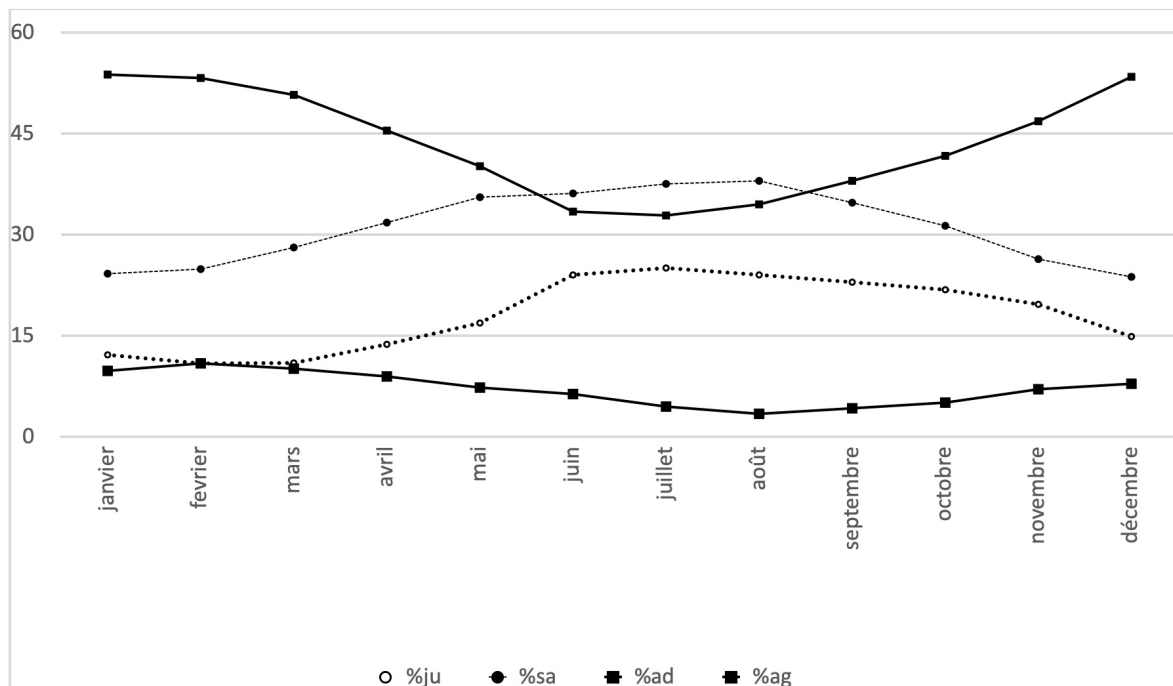


Figure 22.

Répartition des classes d'âge chez la Grande mérione au cours d'une année-type reconstituée à partir des proies de Grand-duc ascalaphe : Ju = juvéniles, Sa = subadultes, Ad = adultes, Âg = âgés.

VII.6. Structure de la population de la Gerbille champêtre

Il est intéressant, surtout dans le but d'établir une comparaison avec *Meriones grandis*, de considérer l'évolution de cette espèce dont l'écologie est assez semblable, bien que son importance dans le régime alimentaire de ce couple de grands-ducs soit moindre (6,3 % contre 74,3 % de la biomasse totale).

La présence des quatre classes d'âge dans les proies fluctue avec les saisons (**Figure 23**), mais selon un patron très différent de celui de la mérione ! Les adultes sont toujours présents à plus de 50%, alors que les juvéniles n'apparaissent qu'à certaines périodes, variables d'une année à l'autre. Ceci est le signe d'une reproduction irrégulière.

En 1984 la reproduction commence en avril. Les juvéniles sont abondants en juillet (a, 14 %), puis deviennent les sub-adultes de juillet-août (b, 29 %). Ils deviendront adultes et âgés en novembre-décembre (c, 58 % et d, 21 %).

En 1985, la nouvelle cohorte de juvéniles, apparue dans les derniers mois de 1984, arrive à son maximum en février (a', 11 %). C'est une reproduction tardive (ou précoce pour 1985 !), sans doute liée à une opportunité climatique, qui alimente le stock de sub-adultes de janvier-février (b', 20 et 19 %), puis d'adultes en mai (c', 66 %) et d'âgés en avril (28 %). Profitant de la période estivale normalement favorable, la reproduction reprend, marquée par la succession des classes d'âge : juvéniles en août (1, 17 %), sub-adultes en octobre (2, 32 %), adultes en janvier/février (3, 94 %),

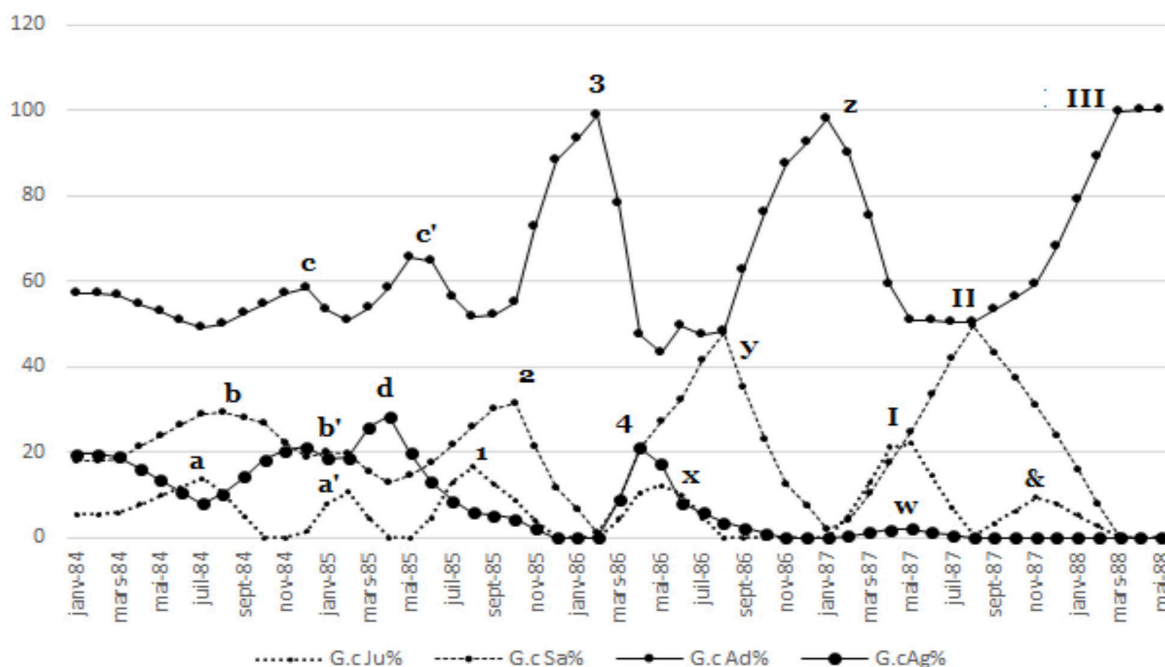


Figure 23.

Pourcentages en nombre d'individus (%n) des quatre classes d'âge de Gerbille champêtre (G.c) dans les proies capturées par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi : Ju = juvéniles, Sa = subadultes, Ad = adultes, Âg = âgés.

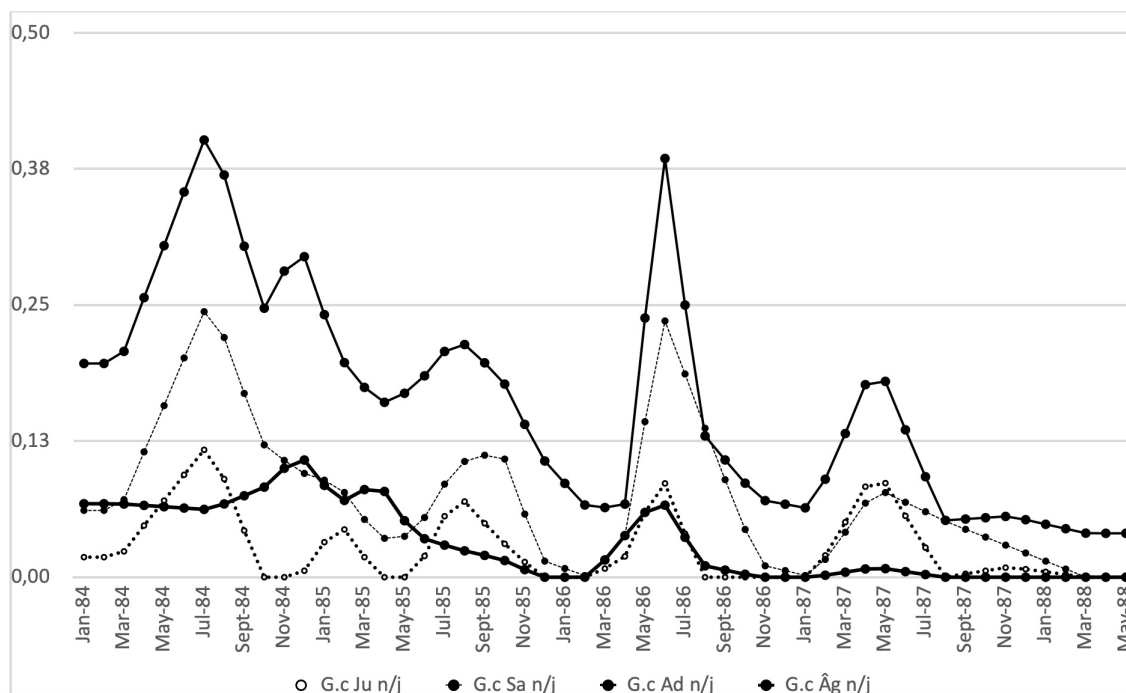


Figure 24.

Nombre de gerbilles champêtres (G.c) capturées par jour (n/j) par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi : Ju = juvéniles, Sa = subadultes, Ad = adultes, Âg = âgés.

qui deviendront âgés en avril (4, 21 %). Mais au changement d'année la population est presque entièrement constituée d'adultes !

L'année 1986 ressemble à la précédente : les adultes et les âgés se sont reproduits pour donner les juvéniles d'avril à mai (x, 11 et 12 %), qui deviendront subadultes en août (y, 48 %) et une population hivernale presque exclusivement composée d'adultes (z, > 95 % en décembre). La tendance déjà esquissée en 1985 est amplifiée, les fluctuations des subadultes et des adultes prennent de l'ampleur. De longues périodes présentent des taux de subadultes et d'âgés très bas, l'absence de juvéniles en période hivernale ne semble pas anormale.

L'année 1987 connaît le même patron avec (I) 22 % de juvéniles en avril - mai, (II) 49 % de subadultes en août, (III) 79 % d'adultes en fin d'année. Mais, un peu comme

en 1984, un épisode de reproduction supplémentaire à lieu à l'automne (&, 9 % de juvéniles en novembre). Les fluctuations sont comparables à celles de l'année antérieure : au milieu de l'été la population n'est constituée que de subadultes et adultes en proportions équivalentes.

En 1988 la dernière récolte de pelotes, le 17 mai, n'apportant que 5 adultes ne permet pas de se prononcer sur la reproduction.

En nombre de proies par jour, sans reprendre comme pour la mérione les années une par une, le nombre de proies commence à baisser drastiquement à partir d'octobre 1985 (**Figure 24**). Puis l'hiver 1986 est marqué par un nombre de gerbilles très faible, quel que soit leur âge. Celui-ci ne redevient comparable à celui des années « normales » que de mai à septembre 1986. La corrélation avec les pourcentages

de classes d'âge est frappante : janvier 1986 est le premier mois depuis février 1984 marqué par une population presque exclusivement composée d'adultes ; une situation comparable se reproduit en 1987. De mai à septembre 1986 la population redevient équilibrée en classes d'âge.

Ainsi la population de gerbilles passe par un minimum hivernal avec une reproduction de février à mai, comme précédemment observé au sud de Marrakech (ZAIME & GAUTIER 1988) ou plus au nord dans le Gharb et en Tunisie, où la période de reproduction s'étend jusqu'à juillet (BERNARD 1969 ; ZYADI 1989 ; ZYADI & BENAZZOU 1992). En Algérie, KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA (1991) rapportent une reproduction d'avril à novembre dans le nord, en février-mars dans le sud, alors qu'en Égypte elle est inversée de novembre à avril (OSBORN & HELMY 1980). De fait, la reproduction, et donc la production de juvéniles, est variable selon les régions et les années (avec un éventuel second pic de naissances observé en 1985 et 1987 à Guemassa), en relation étroite avec les précipitations qui déclenchent la reprise du développement de la végétation.

VII.7. Comparaison Mérieone / Gerbille

À partir des proies de Grand-duc ascalaphe les patrons de reproduction des deux Gerbillidés apparaissent différents. La Grande Mérieone présente une population avec des classes d'âge assez équilibrées et une reproduction étalée dans l'année, que traduit une proportion de juvéniles toujours non nulle. La Gerbille champêtre présente toujours une proportion d'adultes élevée et une reproduction ciblée sur certaines

périodes. Elle semble plus sensible aux épisodes de sécheresses et de pluies, avec une reproduction parfois estivale (juillet 1984), hivernale (janvier 1985) ou automnale (novembre 1987). Durant les hivers 1985 et 1986 l'équilibre entre les différentes classes d'âge n'est plus maintenu, les fluctuations s'amplifient, la population est composée essentiellement d'adultes, alors que cette classe d'âge ne dépasse pas 80 % pour la mérieone.

Le nombre d'individus capturés par jour varie de manière synchrone pour les deux espèces, sauf de janvier à mai 1985 lorsque le nombre des mérieones augmente alors que celui des gerbilles diminue en raison d'un faible apport de juvéniles contrairement à la première espèce. Cet asynchronisme renvoie à la différence de périodicité de la reproduction entre les deux espèces, régulière pour la Grande Mérieone, irrégulière pour la Gerbille champêtre. Comme la reproduction est liée à la disponibilité des ressources nutritives et que les deux espèces partagent un même espace, la différence est à rechercher dans le régime alimentaire (part d'herbivorie vs granivorie), voire dans le comportement alimentaire, la mérieone étant connue pour stocker des réserves dans son terrier. Étonnamment, la biologie et l'écologie de ces deux espèces qui sont depuis longtemps connues pour affecter les rendements agricoles (PERRET 1961 ; HALTEBOURG 1968 ; BERNARD 1977 ; JAZOUANE 1980), sont fort peu étudiées.

VII.8. Autres espèces

Les scorpions jaunes, *Buthus occitanus*, sont présents régulièrement dans un très grand nombre de pelotes et représentent

en moyenne de 20 % des proies ; ils sont sans doute capturés au hasard des déplacements. Au total il y a plus de scorpions jaunes que de grandes mériones (1636/1400), avec un record de 338 en juin 1987. Parfois en grand nombre dans une pelote (51 !) ils semblent compenser le manque des autres proies pendant certaines périodes, comme en mars 1987 avec 21 scorpions jaunes pour un total de 53 proies et une pelote en contenant 17. Les proportions en nombre dans la récolte (% n) et en nombre de capture par jour (n/j) varient dans le même sens (Figure 25). Il est possible que cette espèce, qui contribue très peu à l'apport énergétique, soit importante pour l'approvisionnement en eau et en protéines.

Les proportions de Hérisson d'Algérie, galéodes et alouettes varient dans le même sens que ce soit en nombre dans la récolte ou en nombre de captures par jour. L'intensité de la prédation pour ces trois espèces semble proportionnelle à la densité de cette espèce et à l'abondance dans le régime alimentaire.

VIII. Conclusion

En prenant comme référence l'année 1985, qui a vu le succès de la reproduction avec un jeune à l'envol, nous pouvons esquisser des raisons ayant amené à l'échec des deux années suivantes. Dès juin 1986, sur le terrain nous n'avons plus contacté le jeune de l'année alors que le nombre et la biomasse des proies chutent rapidement. Les *Meriones grandis* sont capturées en moins grande quantité

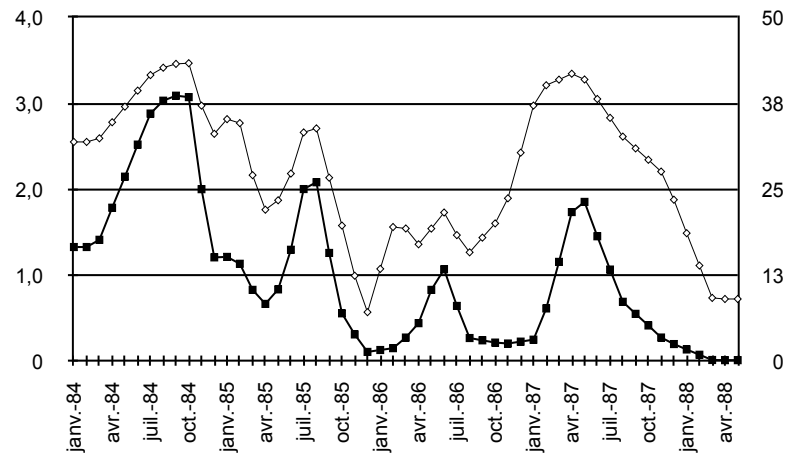


Figure 25. Nombre de *Buthus occitanus* (B.o) capturées par jour (n/j) par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

(nombre par jour divisé par 2) avec une proportion de subadultes-juvéniles plus importante que celle des adultes, ce qui était moins marqué en 1985. Est-ce une première manifestation de la fragilité de la population de mérione en cette année plus sèche ? Les gerbilles champêtres sont alors capturées en plus grand nombre et ne montrent pas de changement aussi significatif pour les classes d'âge, mais il est vrai qu'elles sont mieux adaptées aux milieux arides. Il est difficile de donner une cause précise à la disparition du jeune, le manque de proies est la plus probable mais un dérangement ne peut être exclu.

En 1987, la sécheresse s'accroît et les variations déjà observées s'amplifient pour la Grande Mérione : nombre de captures en baisse, adultes plus nombreux que les sub-adultes-juvéniles. Chez la gerbille c'est surtout le nombre d'individus capturés qui baisse car la structure de population est peu différente, moitié juvéniles/adultes en été. Il est loisible de penser que la densité de proies, mérione comme gerbille, devient trop faible pour assurer

la couverture des besoins alimentaires du couple qui est bien moins contacté sur le site et a dû élargir son territoire de chasse dispersant ainsi les pelotes que nous n'avons pas récoltées.

En 1988 la dispersion des adultes devient plus systématique et le nombre de pelotes, donc de proies est trop faible pour être représentatif.

Le statut du Grand-duc ascalaphe est précaire dans ce milieu aride. Des individus (jeunes en recherche de territoire ?) ont pu coloniser cet espace à partir des contreforts de l'Atlas à la faveur

d'une période favorable plus humide. Le couple que nous avons suivi s'y est installé quelques années, puis, au retour de la sécheresse, est-il retourné dans les vallées proches plus accueillantes ?

Ces données, référence pour cette région, seront utiles comme repère pour comprendre les évolutions de la faune face au réchauffement climatique et aux menaces liées à la pollution qui modifient et dégradent les habitats même dans ces régions isolées qui peuvent sembler épargnées.

Bibliographie

ABI-SAID M.R., AL ZEIN M., BAKER M.A.A. & AMR Z.S. 2020. Diet of the Desert eagle owl, *Bubo ascalaphus*, in Eastern Saudi Arabia. *Pakistan Journal of Zoology*, 52(3), 1169.

AROUDJ M. & OUARAB S. 2021. PREMIÈRES données sur la biologie de la reproduction d'un couple hibou grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809) dans la région de Relizane (El Hmadna), Algérie. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 146(4), 163-166.

AULAGNIER S. & THÉVENOT M. 1986. Catalogue des Mammifères sauvages du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat, Série Zoologie*, 41, 1-164.

AULAGNIER S., BARREAU D. & ROCHER A.

1993. *Dipodillus maghrebi* Schlitter et Setzer, 1972 et *Gerbillus campestris* Levaillant, 1857 (Rodentia, Gerbillidae) dans le nord du Maroc : morphologie et biométrie crâniennes, éléments de répartition. *Mammalia* 57(1), 35-42.

AULAGNIER S., CUZIN F & THÉVENOT M. 2017. Mammifères sauvages du Maroc. Peuplement, répartition, écologie. S.F.E.P.M., Paris, 340p.

BARBAULT R. 1981. Écologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200p.

BARREAU D., ROCHER A. & AULAGNIER S. 1991. Éléments d'identification des crânes des Rongeurs du Maroc. S.F.E.P.M., Paris, 8p + 9 pl.

BAZIZ B. 2002. Bioécologie et régime alimentaire de quelques rapaces dans

différentes localités en Algérie. Cas de Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* Linné, 1758, de la Chouette effraie *Tyto alba* (Scopoli, 1759), de la Chouette hulotte *Strix aluco* Linné, 1758, de la Chouette chevêche *Athene noctua* (Scopoli, 1769), du Hibou moyen-duc *Asio otus* (Linné, 1758) et du Hibou grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* Savigny, 1809. Thèse de Doctorat d'États Sciences Agronomiques, Institut National Agronomique, El Harrach, 499p.

BEDDIAF R. 2008. Étude du régime alimentaire du Hibou ascalaphe *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809) et la Chouette chevêche *Athene noctua* (Scopoli, 1769) dans la région de Djanet (Illizi Sahara central). Mémoire de Magister en Sciences Agronomique, Université Kasdi Merbah, Ouargla, 163p.

BEN ALAYA H. & NOUIRA S. 2006. Le régime alimentaire de trois espèces de rapaces nocturnes en Tunisie : la Chouette Chevêche, la Chouette effraie et le Hibou grand-duc. *Ostrich* 78(2), 377-379.

BERGIER P. & THÉVENOT M. 2008. Notes naturalistes au Sahara Atlantique marocain, février-mars 2008. *Go South Bulletin* 5, 78-97.

BERGIER P., THÉVENOT M. & QNINBA A. 2014. Notes naturalistes au Sahara Atlantique marocain - 6. *Go-South Bulletin* 11, 113-211.

BERGIER P., THÉVENOT M. & QNINBA A. 2016. Notes naturalistes au Sahara Atlantique marocain - 7. *Go-South Bulletin* 13, 93-187.

BERNARD J. 1969. Les Mammifères de Tunisie et des régions voisines. *Bulletin de la Faculté d'Agronomie* 24-25, 37-172.

BERNARD J. 1977. Damage caused by the rodents Gerbillidae to agriculture in North Africa and countries of the Middle East. *E.P.P.O. Bulletin* 7(2), 283-296.

BICHE M., SELAMI M., LIBOIS R. & YAHIAOUI N. 2001. Régime alimentaire du

Grand-duc du désert *Bubo ascalaphus* dans la réserve naturelle de Mergueb (M'Sila, Algérie). *Alauda* 69(4), 554-557.

BOUABDALLAOUI E. 1985. Approche de la relation animal-végétation à travers un modèle Rongeur : le régime alimentaire de la Mérione de Shaw (*Meriones shawi* Duvernoy, 1842, Rodentia Gerbillidae) dans la région de Marrakech (Moulay Brahim). Mémoire d'Ingénieur en Phytologie, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Agadir, 110p.

BOUKHAMZA M., HAMDINE W. & THÉVENOT M. 1994. Données sur le régime alimentaire du Grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* en milieu steppique (Aïn Ouessera, Algérie). *Alauda* 62(2), 150-152.

BOUNACEUR F., BISSAAD F.Z., MARNICHE F., BOUTHELDJA H., ABAITER N., KHELLIL K. & SAAD A. 2016. Écologie trophique du Hibou grand-duc du désert *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809) dans la région de l'Ahaggar, sud algérien. *Revue ivoirienne de Science et Technologie* 27, 175-189.

CORBET G., OVENDEN D. & SAINT GIRONS M.C. 1984. Le multiguide des Mammifères d'Europe. Bordas, Paris, 240p.

CUNNINGHAM P.L. & ASPINALL S. 2001. The diet of Little owl *Athene noctua* in the UAE, with notes on Barn owl *Tyto alba* & Desert eagle owl *Bubo (b.) ascalaphus*. *Tribulus* 11(2), 13-17.

DELANNOY H. 1971. Aspects du climat de Marrakech et de sa région. *Revue de Géographie du Maroc* 20, 69-106.

DJILALI K. 2009. Etude du régime alimentaire de deux rapaces nocturnes dans la région de Ghardaïa. Cas du Hibou ascalaphe *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809) et du Hibou des marais *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763). Mémoire d'Ingénieur, Département d'Agronomie, Université Kasdi Merbah Ouargla, 144p.

- DJILALI K., SEKOUR M., BEDDIAF R., SOUTTOU K., GUEZOUL O. & ABABSA L. 2011.** Étude du régime alimentaire du Hibou ascalaphe *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809) dans la région de Sebseb (Ghardaïa). In : Actes du Séminaire international sur la Biodiversité faunistique en Zones arides et semi-arides, Université Kasdi Merbahn Ouargla, 252-257.
- DRAGESCO-JOFFÉ A. 1993.** Le Grand-Duc ascalaphe. In : La vie sauvage au Sahara, Delachaux et Niestlé, Paris, 177-184.
- ETCHECOPAR R.D. & HÜE F. 1964.** Les Oiseaux du nord de l'Afrique, Boubée & Cie, Paris, 606p.
- GÉROUDET P. 2013.** Les rapaces d'Europe : diurnes et nocturnes. Delachaux & Niestlé, Paris, 446p.
- GOODMAN S.M. 1990.** The food habits of the Eagle owl (*Bubo bubo ascalaphus*) in Kharga oasis, Egyptian western desert. *Journal of arid Environments* 18(2), 217-220.
- HALTEBOURG M. 1968.** Les Rongeurs nuisibles dans la région de Marrakech. *Compte Rendus de la Société de Sciences naturelles et physiques du Maroc* 34, 31-34.
- HEIM DE BALSAC H. & MAYAUD N. 1962,** Les Oiseaux du nord-ouest de l'Afrique. Lechevalier, Paris, 486p.
- JAZOUANE B. 1980.** La lutte contre les Rongeurs au Maroc. In : Journées nationales sur les Rongeurs nuisibles, Rabat 1-3 décembre 1980. Ministère de l'Agriculture et de la Réforme agraire, Rabat, 8p.
- KAYSER Y. 2012.** Régime alimentaire du Grand-duc d'Afrique du Nord *Bubo ascalaphus* au Cap Tafarit, Parc National du Banc d'Arguin, Mauritanie. *Go-South Bulletin* 9, 131-132.
- KÖNIG C. & WEICK F. 2008.** Owls of the world. Christopher Helm, London, 527p.
- KOWALSKI K. & RZEBIK-KOWALSKA B. 1991.** Mammals of Algeria. Ossolineum, Wroclaw, 370p.
- LAUDET F. & HAMDINE W. 2001.** Differential representation of gerbilids in European eagle owl (*Bubo ascalaphus*) pellets from Southwestern Algeria. In : C. Denys, L. Granjon & A. Poulet (eds) : African small mammals = Petits mammifères africains. IRD Edition, Paris, 469-480.
- LESNE L. & THÉVENOT M. 1981.** Contribution à l'étude du régime alimentaire du Hibou grand-duc *Bubo ascalaphus* au Maroc. *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat* 5, 167-177.
- MEHDA B. 2008.** Variations saisonnières du régime alimentaire du Hibou grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* dans la région d'Ouargla (Sahara septentrional). Mémoire d'Ingénieur Agronome, Université Hasdi Merbah, Ouargla, 97p.
- MICHARD A. 1976,** Éléments de géologie marocaine. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 252, 195-198.
- MIKKOLA H., 2014.** Chouettes et hiboux du monde. Delachaux et Niestlé, Paris, 527p.
- MOHEDANO I., ABU BAKER A. M., HUNTER B., BUCHAN J., MICHAELS C. J. & YAMAGUCHI N. 2014.** On the diet of the Pharaoh eagle owl, *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809), in Qatar, with an overview of its feeding habits. *Zoology in the Middle East* 60(2), 111-119.
- MOLDOVÁN I. & SÁNDOR A.D. 2009.** Breeding and food habits of a pair of urban Desert eagle owls (*Bubo ascalaphus*) in Hurghada, Red Sea coast, Egypt. *Sandgrouse* 31, 73-78.
- NEGRE R. 1961,** Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Tome I. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 413p.
- NEGRE R. 1962,** Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Tome II. Centre

National de la Recherche Scientifique, Paris, 566p.

OSBORN D.J. & HELMY I. 1980. The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). *Fieldiana Zoology New Series* 5, xix + 579p.

OUZAOUIT A. 2000. La situation des Rongeurs au Maroc. In : Séminaire national sur la surveillance et la lutte contre les rongeurs. Marrakech, 07 et 08 juin 2000. Service de la Lutte antivectorielle - Centre national des Rongeurs, Marrakech, 24-31.

PERRET M. 1961. Les vertébrés nuisibles en Afrique du Nord. *Défense des Végétaux* 88, 41-46.

PETTER F. & SAINT GIRONS M.C. 1965. Les Rongeurs du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien, Série Zoologie* 31, 1-58.

PETTER F. 1956. Évolution du dessin de la surface d'usure des molaires de *Gerbillus*, *Pachyuromys* et *Sekeetamys*. *Mammalia* 20(4), 419-426.

PETTER F. 1959. Évolution du dessin de la surface d'usure des molaires ; Gerbillidés. *Mammalia*, 23(3), 304-315.

RIFAI L.B., AL-MELHIM W.N., GHRAIBEH B.M. & AMR Z.S. 2000. The diet of the Desert eagle owl, *Bubo bubo ascalaphus*, in the Eastern Desert of Jordan. *Journal of arid Environments* 44(3), 369-372.

RÖDEL R. 1982, Untersuchungen zur populations dynamik von *Meriones shawi grandis* Cabrera, 1907 (Rodentia, Cricetidae) in Marokko. Dissertation Doktor der Landwirtschaft, Universität zu Bonn, 128p.

ROHNER C. 1996. The numerical response of great horned owls to the snowshoe hare cycle: consequences of non-territorial "floaters" on demography. *Journal of Animal Ecology* 65(3), 359-370.

SAINT-GIRONS M. C., THÉVENOT M. & THOUY P. 1974. Le régime alimentaire

de la chouette effraie (*Tyto alba*) et du grand-duc ascalaphe (*Bubo ascalaphus*) dans quelques localités marocaines. In : Étude de certains milieux du Maroc et de leur évolution récente. II. Centre National de la Recherche Scientifique, Travaux de la R.C.P. 249, Paris, 257-265.

SALAMOLARD M., BUTET A., LEROUX A. & BRETAGNOLLE V. 2000. Responses of an avian predator to variations in prey density at a temperate latitude. *Ecology* 81(9), 2428-2441.

SÁNDOR A.D. & MOLDOVÁN I. 2010. Heading to the city. Diet selection of urban breeding Desert eagle owls (*Bubo ascalaphus*) in Hurghada, Egypt. *Journal of arid Environments* 74(10), 1146-1148.

SÁNDOR A.D. & ORBÁN Z. 2008. Food of the Desert eagle owl, *Bubo ascalaphus*, in Siwa Oasis, Western Desert, Egypt. *Zoology in the Middle East* 44(1), 107-110.

SCHLITZER D.A. & SETZER H.W. 1972. A new species of short-tailed gerbil (*Dipodillus*) from Morocco (Mammalia, Cricetidae, Gerbillinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 84(45), 385-392.

SCHMIDT J.H., MCINTYRE CL., ROLAND, C.A., MACCLUSKIE M.C. & FLAMME M.J. 2018. Bottom up processes drive reproductive success in an apex predator. *Ecology and Evolution* 8(3), 1833-1841.

SEKOUR M., BAZIZ B., DENYS C., DOUMANDJI S., SOUTTOU K. & GUEZOUL O. 2010A. Régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua*, de l'Effraie des clochers *Tyto alba*, du Hibou moyen-duc *Asio otus* et du Grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* : Réserve naturelle de Mergueb (Algérie). *Alauda* 78(2), 103-117.

SEKOUR M., SOUTTOU K., DENYS C., DOUMANDJI S., ABABSA L. & GUEZOUL O. 2010B. Place des ravageurs des cultures dans le régime alimentaire des rapaces nocturnes dans une région steppique à

Ain El-Hadjel. *Lebanese Science Journal* 11(1), 3-12.

SELLAMI M. & BELKACEMI H. 1989. Le régime alimentaire du Hibou grand-duc *Bubo bubo* dans une réserve naturelle d'Algérie : le Mergueb. *L'Oiseau et la Revue française d'Ornithologie* 59(4), 329-332.

SHEHAB A.H. & CIACH M. 2008. Diet Composition of the Pharaoh eagle owl, *Bubo ascalaphus*, in Azraq Nature Reserve, Jordan. *Turkish Journal of Zoology* 32(1), 65-69.

THÉVENOT M., 2006. Aperçu du régime alimentaire du Grand-duc d'Afrique du Nord *Bubo ascalaphus* à Tata, Moyen Draa. *Go-South Bulletin* 3, 28-30.

THÉVENOT M., BEAUBRUN P.C. & SCHOUTEN J.R. 1988. Breeding birds of the Khnifiss - La'youne region and its recent developments. In : M. Dakki & W. de Ligny (eds) : The Khnifiss Lagoon and its surrounding environment (province of La'youne, Morocco). *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat, Hors Série*, 141-160.

TURCHIN P. 2003. Complex population dynamics: a theoretical / empirical synthesis. Princeton University Press, Princeton, 450p.

VEIN D. & THÉVENOT M. 1978. Étude sur le Hibou Grand-duc *Bubo ascalaphus* dans le Moyen-Atlas marocain. *Nos Oiseaux* 34(8), 347-351.

YAHIAOUI N. 1998. Impact de la prédation par le Hibou grand-duc (*Bubo bubo* L.) sur le peuplement zoologique dans la réserve de Mergueb (M'Sila, Algérie). Mémoire d'Ingénieur agronomique, Institut national agronomique, El Harrach, 50p.

ZAIME A. & GAUTIER J.Y. 1987. Variations of density and spatial occupation in three rodent species in a semi-arid area of Morocco. *Mammalia* 51(3), 478

ZAIME A. & GAUTIER J.Y. 1988. Analyse des fluctuations densitaires et de

l'occupation de l'espace chez la Mérione de Shaw (*Meriones shawi*) en milieu semi-aride, au Maroc. *Sciences et Techniques des Animaux de Laboratoire* 13(1), 59-64.

ZAIME A. & GAUTIER J.Y. 1989. Comparaison des régimes alimentaires de trois espèces sympatriques de Gerbillidae en milieu saharien, au Maroc. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 44(2), 153-163.

ZAIME A. & PASCAL M. 1988. Recherche d'un indice crâniométrique discriminant deux espèces de mériones (*Meriones shawi* et *M. libycus*) vivant en sympatrie sur le site de Guelmime (Maroc). *Mammalia* 52(4), 575-582.

ZYADI F. 1989. Etude de la dynamique d'une population de *Gerbillus campestris* (Rodentia, Gerbillidae) de la plaine du Rharb. Thèse 3ème Cycle, Ecologie et Génétique des Populations, Université Mohamed V, Rabat, 150p.

ZYADI F. & BENAZZOU T. 1992. Dynamique de population de *Gerbillus campestris* dans la plaine du Gharb, Maroc. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 47(3), 245-258.

Pour citer cet article :

ROCHER A., BARREAU D., AULAGNIER S. 2023

Variations temporelles du régime alimentaire d'un couple de Grand-duc ascalaphe (*Bubo ascalaphus* Savigny, 1809) à Guemassa, région de Marrakech (Maroc) *Plume de Naturalistes* 7 : 155-194.

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes: www.plume-de-naturalistes.fr

ISSN 2607-0510

