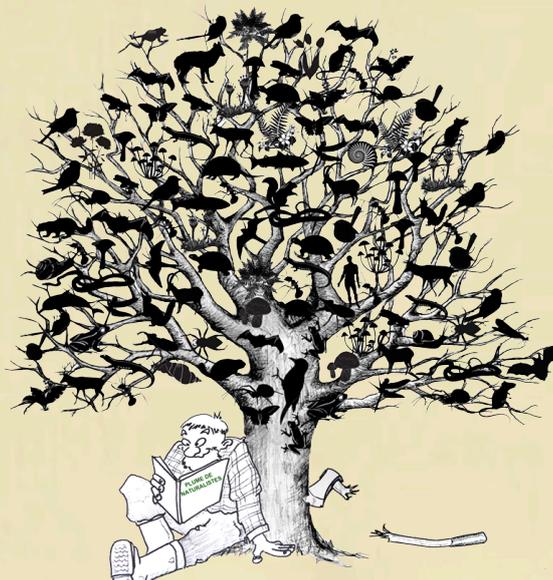


numéro 7
déc. 2023

Plume de



Revue pour la libre expression des connaissances en sciences naturelles



Jean Roché, un drôle d'oiseau musicien

La revue Plume de naturalistes aime rendre hommage aux grands naturalistes qui nous inspirent, ont habillé de rêves fous, parfois inatteignables, nos pulsions de découvertes de la nature.

Jean Roché est de ceux-là.

Il est vertigineux de réaliser que durant sa jeunesse, il courait la campagne pour débusquer les amphibiens dont Jean Rostand avait besoin pour ses études. Après avoir été marqué à vie par la lecture de l'oeuvre de Jean-Henri Fabre, «Souvenirs entomologiques», il s'oriente rapidement vers l'image puis le son, en produisant les premiers vynils 33 tours sur les chants d'oiseaux, ses chers oiseaux qui lui feront parcourir le monde.

Je dois beaucoup à Jean. Reconnaissance et humilité devant un père dont j'ai le bonheur d'être devenu un pair...

Je devais avoir 12 ans lorsqu'un de mes premiers achats autonomes fut la cassette audio éditée par « L'oiseau musicien » des « Oiseaux de forêts et de montagne », avec un Grand tétras en couverture, qui se terminait par un concert grandiose avec la Chouette hulotte en soliste sur un chœur de brame de cerfs. Cette cassette, je l'ai usée à force de l'écouter ; je la conserve telle une relique. Jean C. Roché n'était alors qu'un nom imprimé sur une jaquette ; j'étais loin de me douter que je rencontrerais le bonhomme un jour...

En 1987, Jean m'a mis le pied à l'étrier en facilitant l'acquisition d'un détecteur d'ultrasons « Jean-Luc Hérelle », de fabrication artisanale, qu'il diffusait aux éditions Sittelle fraîchement créées. Une sorte de contrat moral, amical, est alors né, sans signature, sans promesse ; de ceux des plus solides sans doute... Et quelques années

plus tard, en septembre 1995, je passais une semaine chez lui, au Verdier à Mens, pour enregistrer « Ballades dans l'inaudible ». Souvenirs d'accueil naturel dans sa vie de famille, Jean regardant ses enfants dans son jardin et me disant « les enfants c'est la vie d'une maison » ; heures diurnes et nocturnes dans le studio de l'étage, à manipuler avec délice les magnétophones Nagra, couper et assembler les bandes...

Puis ce furent des rencontres amicales régulières, la découverte de ce pivot commun dans nos parcours d'hommes, qu'est Jean-Henri Fabre et son oeuvre scientifique qui est aussi littéraire, poétique, philosophique.

Jean offre, transmet avec une générosité non calculée, ayant compris que chaque découverte est plus grande que soi-même. Au prix de quelques déceptions humaines qui ne l'ont jamais découragé, cette façon d'être explique son succès, justifie sa légende. Il possède par ailleurs un instinct (il revendique ce mot) remarquable ; ses prises de risques sont déclenchées avec une fougue adolescente ivre de liberté, et gérées avec une tranquillité de sage. Et toujours, en toile de fond, une séduction irrésistible.

Jean pourrait être mon père, mais il est plus jeune que moi. Comme chacun, ses racines plongent dans le terreau du passé, mais il ne se nourrit que d'un présent tourné vers l'avenir.

Mais voilà que vient le temps, mon cher Jean, où avec les demandes d'hommages tu dois tourner ta tête blanche vers ce passé dont la richesse et le parfum pionnier frisent le merveilleux. Même si ton corps te trahit ta pensée reste rayonnante ; tu pars en voyage immobile en nous tourbillonnant dans tes chants, ceux qui te portent depuis toujours, et dont les oiseaux ont été les interprètes idéaux.

Chapeau l'artiste.

Michel Barataud, novembre 2023

A consulter : <https://www.jeanroche.fr/>

Plume de Naturalistes est une revue francophone libre, participative et gratuite, ouverte à tous les thèmes des sciences de la Vie et de la Terre, et toutes les formes d'expression (article, essai, expression artistique...).

L'objectif de la revue est d'aller à la rencontre des personnes et structures produisant des études naturalistes restant souvent à l'état de rapport interne, pour proposer une diffusion sur le support de leur choix (une liste des revues existantes est proposée sur le site plume-de-naturalistes.fr) ; le but de Plume de Naturalistes n'est pas son propre succès mais l'incitation à la diffusion des connaissances.

Habitée du principe que la diffusion de la connaissance appartient à ceux qui la produisent, l'équipe éditoriale est accessible à tous les auteurs motivés par la gestion de la revue. Les auteurs de manuscrits sont libres du choix de leurs relecteurs, ces derniers s'engageant à être des conseillers respectueux et non des censeurs arrogants.

Le choix final de la publication d'un manuscrit appartient à son auteur, puisque la revue ne défend pas sa propre réputation selon une norme imposée, mais se veut le reflet de la disparité du monde naturaliste, chaque auteur assumant la responsabilité de ses écrits et chaque lecteur étant invité à exercer ses capacités de libre arbitre.

Equipe éditoriale

**Michel BARATAUD, Frédéric CHICHE,
Jean-François CORNUET, Jean-François
DESMET, Philippe GRIMONPREZ,
Roland JAMAULT, Véronique JORLAND,
Marie LE ROUX, Lucas ROGER.**

SOMMAIRE

Michel BARATAUD

Comment définir la nature au XXI^e siècle ?
p. 1

Patrick TRIPLET

La reproduction de l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), faits biologiques et comportements
Synthèse bibliographique.
p. 21

Vincent NICOLAS

Liste actualisée des papillons de jour (Lepidoptera, Papilionoidea) de Mayotte.
p. 73

Guillaume MARCHAIS

Suivi acoustique des chiroptères à l'observatoire de l'Etang du Ravoir (Loiret) en 2022.
p. 83

Gilles POTTIER

Les plaques à reptiles : une méthode à côté de la plaque ?
p. 99

Jean-Marc CUGNASSE

La communication sur les espèces allochtones de France : quelques propositions.
p. 123

Orianne TOURNAYRE

L'ADN environnemental peut-il remplacer les suivis acoustiques pour étudier la phénologie de reproduction des amphibiens ? Le cas de la Rainette faux-grillon dans l'Est du Canada.
p. 131





© Michel BARATAUD

Jean-Marc CUGNASSE

Communiquer sur les espèces avec des termes faisant communauté. **p. 143**

Rocher A., Barreau D., Aulagnier S.

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

Patrick TRIPLET & Seydina Issa SYLLA

Sénégal : le Parc National des Oiseaux du Djoudj, un réservoir de biodiversité conservé en intégrant les besoins des populations locales. **p. 195**

Pierre-Olivier COCHARD

Sur un comportement adaptatif inédit du Lézard des murailles *Podarcis muralis*

(Laurenti, 1768) (Squamata : Lacertidae) dans un jardin Toulousain en conditions météorologiques extrêmes lors de l'été 2022. **p. 211**

Julien BARATAUD

Réintroduction d'une sauterelle en déclin : le Dectique verrucivore *Decticus verrucivorus* L., 1758 (Orthoptera, Tettigoniidae) Premier test et perspectives. **p. 225**

Christophe SAVON

Vers un continuum méditerranéoatlantique dans la répartition du fulgore *Dictyophara multireticulata* Mulsant & Rey, 1855 (Hemiptera – Dictyopharidae) dans le sud-ouest de la France. **p. 235**

En supplément, nos rubriques :

numéro 7
déc. 2023

Moments nature p. 245

Plume de poète p. 257

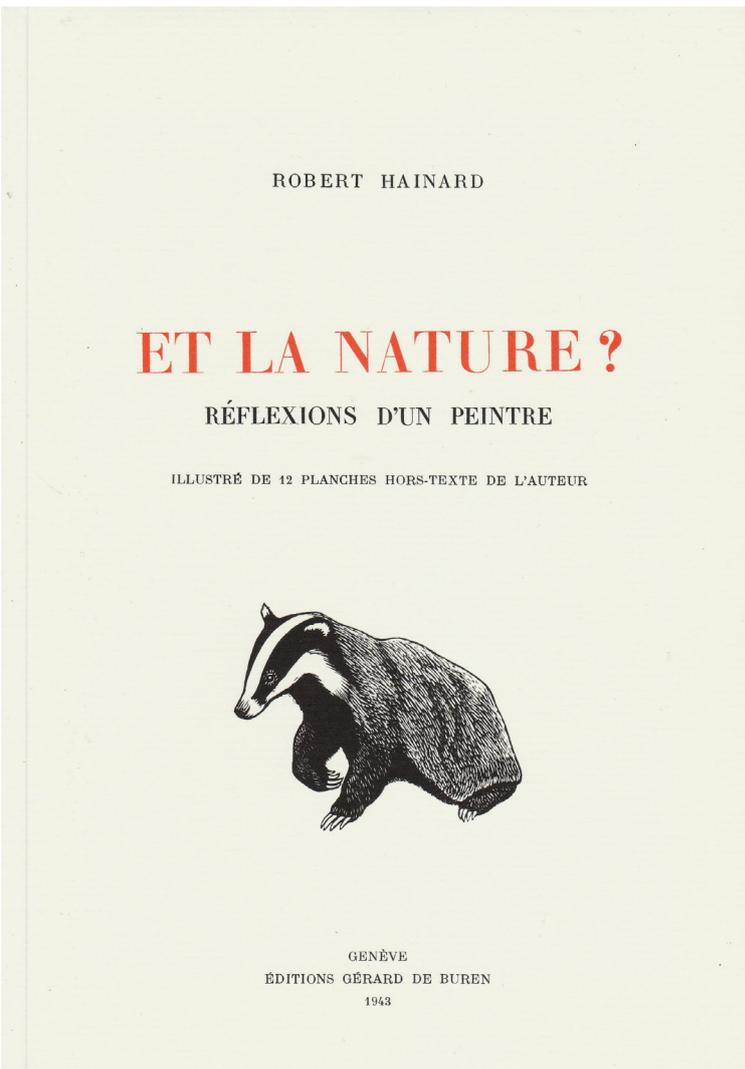
La nature en littérature p. 279

La nature en musique p. 283



Comment définir la nature au XXI^e siècle ?

Par **Michel BARATAUD**
(michel.barataud1@orange.fr)



Aux beaux esprits qui, depuis des siècles et plus encore aujourd'hui, tournent autour de l'idée de nature, Robert Hainard rappelle – et l'artiste est bien placé pour en témoigner – que le naturel n'est que le bi-pôle de l'artificiel, du culturel, de l'historique, « tout simplement », et qu'il importe que les deux notions soient bien distinguées, pour garder valeur propre et complémentarité.

Car le concept de nature est sans doute l'un des plus ambigus qui soient dans le vocabulaire occidental. Ceux qui en ont usé n'ont eu de cesse consciemment ou non, de glisser d'un sens à l'autre pour récuser cette identité (LEBRETON, 1991).

La nature : une définition historique ?

Consultez les philosophes anciens ou récents, interrogez votre entourage à propos d'une définition du mot nature : vous serez confrontés à une diversité étourdissante de réponses.

Chacun déclinera le concept de nature en fonction de sa propre culture, ce qui introduira déjà le lien entre ses deux notions (SAHLINS, 2009), qui semble varier entre civilisations principalement selon leur degré d'évolution technologique (DESCOLA, 2005). La proximité phonétique entre « naturiste » et « naturaliste » amènera forcément une plaisanterie qui nous est familière (je vous invite alors à reprendre l'aphorisme subtil de Sylvain TESSON (2014) : « *le naturiste n'a rien à cacher, le naturaliste a tout à découvrir* ») ; le mot « naturaliste », désignant depuis plusieurs siècles un observateur passionné et un veilleur de la nature (ROSTAND, 1963 ; MANCERON, 2022), désigne aussi le style littéraire d'Emile Zola ; il est actuellement, de manière agaçante, dévoyé par une interprétation ethnographique le désignant comme l'incarnation du dualisme entre nature et culture (DESCOLA, 2005 ; MORIZOT, 2020). Le verbe « naturaliser » ne sera pas mieux cernable : il désigne à la fois empailler un animal (les taxidermistes étaient auparavant appelés naturalistes), donner une nouvelle nationalité à un résident d'origine étrangère, acclimater une espèce animale ou végétale à un nouvel environnement, et restaurer la naturalité d'un endroit.

C'est dire si l'entreprise qui consiste à passer en revue les sens multiples du mot « nature » et ses déclinaisons (MARIS, 2018), pratiqués par hommes et femmes de toutes les époques, de tous les continents et de toutes les origines sociales, est une gageure qui a dû effrayer bon nombre d'auteurs (MUELLER-JOURDAN, 2010).

Mais si les naturalistes sont bien ces « veilleurs de la nature » que décrit si bien Vanessa MANCERON (2022), nous avons également un rôle de veille sur le sens à donner au mot « nature », et ses éventuelles dérives ou substituts. Il peut

donc être utile d'en retenir la description qui nous correspond le mieux, et de juger si notre relation profonde avec ce concept tel que nous le définissons, relève d'une particularité parmi nos semblables.

Nature du monde, nature des choses

De la Sibérie à l'Amérique du Sud, en passant par l'Amérique du Nord, les tribus humaines témoignant de notre passé paléolithique se pensent « *comme de simples composantes d'un ensemble plus vaste au sein duquel aucune discrimination véritable n'est établie entre humains et non humains* » (DESCOLA, 2005, p. 29).

Démocrite et Epicure, aux V^e et IV^e siècles av. J.-C., nous ont livré au contraire une description matérialiste et dualiste de la nature, constituée exclusivement d'atomes et de vide (CRESSON & DHUROUT, 1947). A cette période où la technologie humaine était purement mécanique et dépendante de l'énergie humaine ou animale pour être fonctionnelle, l'opposition entre une nature concrète et un monde artificiel, virtuel, semble moins évidente. Pourtant, Aristote, à la même époque, distingue le naturel (ce qui est produit par soi-même) de l'artificiel (ce qui résulte de l'action de l'homme, de l'animal ou des dieux).

Le mot « nature » apparaît en langue française en 1119. Il vient du latin *natura* au sens déjà multiple, enrichi au I^e siècle av. J.-C de la complexité du mot grec ancien *phusis* (PELLICER, 1966 ; voir MINICONI, 1969). « Nature » désigne alors la naissance, la croissance, l'origine et le cours des choses, leur constitution, leur qualité... Parmi toutes les définitions de la nature on trouve une constante : ce mot est relié à celui d'« essence ». Ce qui est.

Ce qui est essentiel ?...

Le ciel, une montagne, un ours, un lichen, une bactérie... La nature est autant élément physique qu'entité biologique, flux d'énergie, propriétés émergentes... Inscrite dans un processus temporel, elle a une histoire ; cette histoire est tissée de tous les liens entre tous les éléments de la nature, des interactions multiples plus ou moins directes ou lointaines. Nous n'avons plus désormais une simple vision atomiste, matérialiste ; mais holiste, écologique au sens scientifique du terme. Un naturaliste attentif au spectacle de la nature intègre donc une vision scientifique du monde ; car observer la nature accumule et structure des connaissances, c'est donc bien « faire science » (MANCERON, 2022).

Mais, bien que refoulée par les règles de la science, l'interprétation sensible de ce spectacle, sa poésie, distingue l'observateur vivant de la machine qu'il a créée ; car au final l'humain imprègne tout ce que nous faisons, de la conception des idées et des outils à l'interprétation et l'application : la science est une chose humaine. Ainsi, nos efforts pour distinguer raison et sentiments sont plus ou moins affirmés selon la couleur et la texture des fibres qui composent notre tissu culturel intime.

Nature et culture humaines

La pensée occidentale « moderne » est imprégnée d'une vision dualiste (DESCOLA, 2005).

Notre patrimoine inné déterminerait seul notre nature, à l'échelle de l'espèce et de l'individu. L'existence, ce que l'on vit, déterminerait notre culture selon la théorie existentialiste de SARTRE (1946).

Cette distinction entre nature et culture est plus ou moins affirmée selon les disciplines et les pays. Les anthropologues anglais, à la différence des français, considèrent la notion de culture avec méfiance : « Le

tissu des différences relève moins des représentations du monde, idées, valeurs, symboles, que des relations sociales très concrètes, empiriquement observables, car la culture n'est qu'un habit que les hommes se donnent pour donner signification à ce qu'ils sont. » (MANCERON, 2022, p. 215).

Quant à la définition de la culture réduite à l'expression artistique, apportée par André Malraux avec pour symbole la création des « Maisons de la culture » en 1961, elle ne suffit pas à expliquer la totalité du concept, à l'échelle individuelle comme à l'échelle d'un peuple.

Reste qu'au niveau individuel, l'expression est courante : qu'est-ce que « ma nature » ? Cela renvoie généralement à ce que je ne contrôle pas. « *Je n'y peux rien, c'est comme ça, c'est ma nature* ». Je fais le constat de ma part d'inné originelle, indomptable, sauvage. Ainsi, je ne réalise pas vraiment l'influence de l'acquis, qui depuis ma naissance interfère avec ce que je considère uniquement comme des réactions instinctives. Cette nature est donc bien hybridée de ce que j'appelle ma culture, qui applique son rôle de filtre et de colorant ; une somme de connaissances brutes et de ressentis émotionnels que ma nature sélectionne et assemble, mes capacités cognitives permettant de les relier en un réseau cohérent et fonctionnel. C'est dire si nature et culture sont intimement reliées, voire fondues. Deux entités indissociables, féminines par le choix des mots : l'une la matrice, l'autre la tutrice de mon être ; une mère créatrice et une mère éducatrice.

Dans l'expression « je suis curieux de nature », on peut noter avec amusement une ambivalence révélatrice : cela peut signifier « ma nature est d'être curieux » ou « ma curiosité se porte vers la nature ».



© Michel BARATAUD

La nature est parfois facétieuse : ce plasmode de myxomycète, dessine sur un tronc mort une représentation caricaturale d'une relation Homme-nature : ne dirait-on pas un bonhomme tenant un animal par la queue ? (Slovénie, août 2005)

Un mot désuet ? Tentatives de remplacement

Plus de deux millénaires d'utilisation dans les langages courant, philosophique et scientifique, positionnent le mot « nature » comme un élément incontournable de notre vocabulaire, de notre imaginaire, de notre culture.

La richesse et la complexité de ses acceptions, déjà considérées comme un record en langue latine (PELLICER, 1966, p. 242), expliquent en partie ce succès ; la référence à la totalité physique et historique du monde et ses mystères, estompe la frontière entre mythique et réel, art et science : nature est un mot aussi insaisissable qu'irremplaçable.

Irremplaçable ?...

Il semble pourtant que depuis quelques décennies, les tentatives de substitution se répètent à un rythme inégalé depuis plus de vingt siècles. Notre époque de communication rapide à l'échelle planétaire, accentue et accélère un concept sans doute ancien : pour mieux vendre une chose déjà connue il faut rafraîchir sa façade, lui donner peau neuve. Changer son nom.

Nature versus environnement, paysage, écologie, biodiversité, non-humains...

Si le terme « environnement » existe au moins depuis le XIII^e siècle (REY, 2006, p. 1261), son utilisation systématique pour désigner « la nature autour de l'homme » date des années 1960. Ce glissement

sémantique, vite adopté par le monde citadin mais critiqué dès le début par les naturalistes anciens (CARBONNAUX, 2006), n'est pas anodin si l'on sait qu'auparavant, c'est le terme « milieu » qui était utilisé (RECLUS, 1880). La nature est passée d'une position centrale à un pourtour, un décor.

Les termes utilisés en politique, en connexion avec les médias, sont souvent révélateurs de l'esprit de l'époque. Lorsque le Ministère de l'environnement français a été créé en 1971, un de ses principaux services s'intitulait dès 1975 « Direction de la protection de la nature » ; au moins l'expression se voulait sans ambiguïté. En 1992, cette DPN devenait DNP : « Direction de la nature et des paysages ». La notion de paysage, qui plonge dans le rural et intègre l'empreinte de l'action humaine, se substituait à la protection de ce qui est sauvage. Puis en 2002, le Ministère est devenu « de l'écologie et du développement durable » : on fait science avec l'écologie tout en contribuant au dévoiement politique du terme, et on institutionnalise un oxymore qui reconforte nos économistes et nos industriels.

L'expression « non-humains » est apparue en sociologie au début des années 1980, et a été développée en France par Bruno Latour dans le cadre de la théorie de l'acteur-réseau où les non-humains désignent les « objets » (Latour réfute l'idée de nature, voire plus loin).

Depuis quelques années seulement, ce terme est de plus en plus utilisé dans les médias pour désigner les êtres vivants autres que l'Homme. On peut prédire un succès grandissant à ce nouveau choix, cumulant deux avantages : il permet de ne plus prononcer le mot « nature » devenu ringard dans les milieux intellectuels citadins, et – comble du narcissisme – de pouvoir nous citer deux fois pour exprimer la totalité du monde : il y a désormais les

humains et les non-humains. La nature est en train de sortir de notre vocabulaire ; et une fois de plus nous occupons sa place.

Le terme « biodiversité », lui, est apparu en 1986, comme une contraction de « diversité biologique », expression datant de 1968 (<https://fr.wikipedia.org/wiki/Biodiversite>) ; c'est dire si ce terme est récent dans la transcription du concept concerné. Il désigne l'ensemble des éléments constitutifs et taxonomiques du monde vivant, et leurs interrelations : un sous-ensemble de la nature, cette dernière incluant aussi l'abiotique. Pourquoi « biodiversité » a-t-il remplacé « nature » dans la plupart des discours actuels ? D'abord sans doute, pour afficher un positionnement scientifique, qui est la marque de notre époque. Aussi peut-être pour certains, parce que les déviations de sens du mot « nature » à travers notre histoire lui ont fait perdre de sa substance. Peu importe, pourrait-on dire, puisque les acceptions sont proches, et que seul le sens compte. Mais ce remplacement a forcément des implications dans la diversité des personnes en contact direct avec le réel qu'un mot tente d'incarner : un dessinateur qui représente la vie sauvage, ou un promeneur sensible à un paysage, parleront plus volontiers de nature ; un scientifique du sérail universitaire, sensible à l'obligation de sérieux collée à sa discipline, ou un intellectuel soucieux des modes sémantiques, utiliseront les termes de biodiversité, d'écosystème.

La nature devient ainsi réservée à l'art, la poésie, ou l'amateurisme ; la biodiversité est le domaine de la science, et par suite des médias et politiques qui préfèrent se référer à cette catégorie pour gagner en légitimité. Une ségrégation s'opère donc insidieusement, qui relègue la nature au passé ou au futile. La nature est en train de sortir de la science.

Ceux que Vanessa MANCERON (2022) appelle les veilleurs du vivant, les naturalistes, vont-ils rester soucieux de l'héritage de ce mot qui nous rattache à Aristote, Alexander von Humboldt, Charles Darwin, Jean Rostand, Robert Hainard et tant d'autres ?

A chacun sa définition et sa perception ?

Quelle est ma définition de la nature, en tant que naturaliste situé à la charnière des XX^e et XXI^e siècles, influencé doublement par mon vécu en son sein et par mes lectures ? A noter qu'en me définissant comme naturaliste, j'opère une double réduction : je suis en réalité plus que cela, et derrière ce mot se trouve une pluralité de caractères et de parcours ; mais être naturaliste correspond à une vision du monde, à une façon d'être qui semblent former un ensemble cohérent (MANCERON, 2022).

Ce que je conçois comme « ma nature en tant que personne, en tant qu'humain » est, nous l'avons vu, un ensemble d'inné et d'acquis, composite mais formant une cohérence biologique et fonctionnelle.

La projection de ce concept hors de moi et de mon espèce, devient alors vertigineuse par la multiplicité et la diversité des éléments qui m'entourent. Les rassembler tous pêle-mêle dans un même ensemble est à la fois fallacieux et disproportionné, mais le besoin est fort de nommer cette altérité, aussi bien dans ma propre représentation du monde que dans mon besoin de communication sociale intraspécifique. Cet ensemble devient ainsi « la nature ».

La situation est schizophrénique, car je suis un des acteurs (et même un trublion

majeur) de cet altérité. Mais en tant que naturaliste je me positionne avant tout comme un observateur discret, et cette attitude prioritaire me distancie du sujet. Car à notre époque où les humains exercent partout une pression intense, source de distorsion sur le fonctionnement de la nature, je cherche avant tout à observer un animal, une plante, un paysage, les plus libres possible de ces contraintes que nous imposons, qualifiées d'artificielles à cause de leur ampleur. L'observateur humain et la nature deviennent ainsi deux entités séparées. C'est donc l'altérité vraie, cet autre dont nous avons besoin pour savoir qui nous sommes ; car l'autre des philosophes n'est qu'un miroir qui entretient le narcissisme humain.

La nature serait donc ce qui existe sans moi, intrinsèquement sauvage car potentiellement indépendante. Pourtant, chaque espèce vivante est sensée jouer son rôle, faire partie du système. Alors, qu'est-ce qui justifie de tenir ce raisonnement d'altérité, qui nous semble cohérent uniquement pour ce qui nous concerne ?



Cela pourrait résulter d'une double propriété exclusive : notre niveau de conscience et d'analyse du monde qui nous entoure, et notre degré d'influence sur lui, dont les valeurs relatives sont élevées et étendues. Voilà pourquoi, sans doute, les humains insérés dans un fonctionnement paléolithique se considèrent intégrés voire fusionnés avec le reste de leur monde : il leur manque (!) le facteur d'impact dévastateur pour créer une nature-altérité. La notion de nature sauvage est donc certainement une invention récente, un concept des civilisations ayant dépassé un certain seuil de technologie.

Ainsi, désormais, un minimum de sauvagerie est requis pour qualifier un espace de nature : une diversité minimale

de plantes et d'animaux, dont la présence n'est pas directement programmée par les activités humaines. Mais la notion d'échelle spatiale peut être très variable. Le regard d'un naturaliste pris dans la cité s'accroche à la moindre touffe de Paturin annuel *Poa annua* sur le béton d'un trottoir. La souffrance viscérale qu'éprouve un naturaliste en milieu rural, de voir «ses» prairies et «ses» forêts détruites pour une mise en culture de type industriel, peut le pousser à fuir aussi souvent que possible pour se ressourcer dans des grands espaces restés plus sauvages. Mais comment définir la «nature sauvage» ? Concept ou réalité ? Là n'est pas l'étape la plus simple de notre croisière sémantique sur les flots philosophiques, tout en espérant garder les pieds sur terre...



© Michel BARATAUD

Le référentiel de «nature sauvage» peut-t-il encore être utilisé ?

Homo sapiens a 200 000 ans minimum d'existence, et son expansion hors de l'Afrique date d'au moins 50 000 ans (HENRY, 2019). A partir de quel moment dans son histoire a-t-il cessé d'être sauvage ? C'est-à-dire à partir de quand, dans une région donnée du monde, son empreinte est devenue si forte que nous pouvons légitimement nous poser la question d'une dissociation entre Homme et nature ?

Faut-il remonter loin dans notre généalogie phylogénétique, avec la maîtrise du feu qui a permis de modifier l'environnement de manière drastique, d'améliorer notre régime alimentaire, d'augmenter notre puissance de prédation tout en diminuant notre vulnérabilité face à nos prédateurs ? Plus près de nous, la bascule comportementale et démographique de la transition néolithique est sans doute un marqueur évident. Mais force est de constater un continuum à équilibre ponctué (GOULD, 2002), où des premières pierres taillées à la domestication des énergies fossiles, notre historique d'aménagement du territoire forme, au moins en Europe et dans de nombreux systèmes insulaires, un ensemble cohérent dont la montée en puissance du couple infernal «démographie et besoins» (selon un ordre que je considère comme hiérarchique) est le fil conducteur, avec des conséquences sur la nature suffisamment spectaculaires pour avoir laissé des traces dans les archives paléo environnementales (FLANNERY, 2019 ; HARARI, 2015 ; TESTOT, 2017). Sûrement, comme l'ont montré encore récemment certaines populations humaines rescapées

du paléolithique, il fut une époque où les particularités cognitives qui nous caractérisent ne nous empêchaient pas de nous sentir reliés aux autres, en participant à la danse du sauvage (terme alors superflu) dans nos actes comme dans nos représentations mentales (DESCOLA, 2005 ; HAMES, 2007 ; RÉVELARD *et al.*, 2013). Mais cet entremêlement respectueux homme-nature ne tenait sans doute qu'à une impuissance technologique, car la jubilation à dominer est semble t-il une composante systémique : DESCOLA (2005, p. 15) décrit un Achuar de haute Amazonie, parcimonieux lorsqu'il chasse à la sarbacane mais effectuant un massacre de singes lorsqu'il découvre l'usage d'un fusil, «*ébloui par la puissance de son arme*».

Toujours est-il qu'au XXI^e siècle, rêver du sauvage intégral, absolu, relève d'une quête mystique ou d'une course énergivore. Les amoureux de nature sauvage issus des pays industrialisés où cette dernière est devenue rare ou absente, usent de moyens de communication et de transport coûteux pour vivre et faire partager leur passion, non sans éprouver les tourments résultant de ce paradoxe. «Vivre au pays» dans la nature sauvage, c'est donc pour la plupart d'entre nous se contenter d'un composé hybride, à l'échelle de quelques décimètres carrés en ville, ou de quelques hectares en «campagne». Un des plus grands naturalistes européens du XX^e siècle, Robert Hainard, qui a consacré sa vie d'homme et d'artiste à cette quête, exprimait ce renoncement ainsi : «*Comme je considère la nature non plus comme un état primitif à retrouver mais comme un suprême enrichissement de la culture, je me demande si la nature vierge est bien ce que je cherche et si je ne lui préférerais pas un pays à la fois cultivé et conservant la plus grande nature possible. De toute*

façon fuir la civilisation dans la nature serait une désertion, et ne me retrouverais-je pas partout traqué ? C'est en avant de la civilisation que je veux la nature. » (HAINARD, 1943, p. 211). Un des pays d'Europe parmi les plus à l'aise avec cette accoutumance à une nature anthropisée, est l'Angleterre. L'anthropologue Vanessa Manceron lui consacre un livre remarquable par sa qualité d'analyse des rapports homme-nature dans le Somerset : « *Cette incursion dans les lieux permet de prendre la mesure de la référence omniprésente en Angleterre à la notion de campagne qui semble subsumer toutes les autres catégories, et tout particulièrement celle de « vie sauvage» [...]. Egalement déroutante est la difficulté de maniement des oppositions conceptuelles que les gens mobilisent comme celles de ville et campagne, de sauvage et domestique, d'artifice et de naturel, tant les frontières entre celles-ci apparaissent souvent poreuses. Nul espace qui n'échappe à l'emprise humaine ou qui ne soit socialisé, nulle campagne qui ne soit inscrite dans une forme de continuum avec la ville. Bien en peine celui qui rechercherait une opposition tranchée entre ce qui relèverait d'un côté des œuvres humaines et de l'autre de la nature. Il en est sans doute ainsi dans bien des contrées européennes où la distinction entre érème et écoumène se dilue dans les faits concrets d'aménagement du territoire.* » (MANCERON, 2022, p. 53 et 54). Ainsi le sauvage est désormais à dénicher dans les interstices de nos « aménagements de territoire ». Cette manière intriquée, « désensauvagée », de considérer la nature est devenue une évidence pour une majorité d'humains, et un refuge mental pour un naturaliste. Elle permet aux premiers d'intégrer à leurs créations une nature « convenable », et aux seconds de continuer à éprouver ce différentiel qui constitue leur quête d'altérité.

Mais on voit bien la dérive incontournable de ce processus... Même si, à la faveur de courts phénomènes historiques comme la déprise agricole en Europe entre 1850 et 1950, il nous semble que parfois le cours des choses s'inverse, la tendance globale depuis quelques milliers d'années est une accélération de la perte d'espaces et d'espèces sauvages. Chaque génération d'humains, naturalistes compris, découvre un état donné de la nature qui l'entoure, à partir duquel il va forger dès l'enfance son référentiel. Un jeune Creusois habitant le Plateau de Millevaches, va ancrer son esthétique du paysage sur une alternance de prairies semées et de futaies de Douglas ; et même si, plus tard, une culture naturaliste venait à entacher la croyance d'une naturalité de ces milieux, il leur gardera une affection particulière, en tant qu'image de référence de ses premières émotions de découverte. Et au cours du temps, le compteur est ainsi remis à zéro pour chaque génération, qui prend ce qu'il lui reste de nature comme objectif de conservation et de qualité de vie. Ce phénomène a déjà été qualifié de « référence glissante » (MARIS, 2018, p. 140 ; PAULY, 1995). Cette soupape mentale évite la dépression chronique et généralisée des êtres sensibles à la nature, mais neutralise aussi leur réaction pour tenter d'enrayer ce processus d'altération.



Cette cigogne blanche vient se nourrir, comme plusieurs centaines de ses congénères, sur le centre d'enfouissement de déchets ménagers de Villeveyrac (34). Un spectacle aux ressentis contrastés pour les ornithologues...

Nous avons donc à faire face à ce dilemme : soit conserver, telle une mesure étalon intemporelle, un référentiel de nature sauvage qui corresponde à une emprise humaine aussi faible et respectueuse que possible, ceci au prix d'une lutte acharnée et possiblement désespérée ; soit se satisfaire de paysages dénaturés et de lambeaux de nature sauvage, qui offriront toujours – c'est une question de représentation mentale – la possibilité de goûter la joie de vivre en harmonie avec ce qui nous entoure, quitte à ce que la nature continue à perdre de son emprise et de sa diversité.

Le choix d'une définition peut-il influencer le devenir de l'objet nommé ?

Adopter une définition du mot nature partagée par le plus grand nombre, peut-il avoir une utilité dans le devenir de la réalité désignée par ce mot ?

Il peut paraître vain, après de nombreux siècles de polysémie, de tenter d'imposer une définition unique. En vertu de quelles valeurs – forcément subjectives – ce resserrement serait proposé ?

Le sens des mots évolue au cours du temps, influencé par les modes sociales, les récupérations corporatistes et commerciales, la technologie... Le mot « nature », si on l'utilise en sous-entendant l'adjectif « sauvage », devient un concept investi d'une propriété rare : il se démarque des activités et des sentiments humains. Le choix de cette définition nous donne une responsabilité sémantique particulière, notamment « à l'ombre » de l'époque actuelle qui accélère et amplifie

les impacts des activités humaines sur la nature. Il n'est donc pas anodin de donner un sens actualisé à ce mot, au terme d'une réflexion tenant compte du contexte présent et de ce que nous pourrions appeler une légitimité culturelle.

Après plus de deux millénaires de découvertes scientifiques propres à relativiser notre place dans le cosmos, peut-on continuer à donner une définition de la nature sous un angle mythologique, philosophique ou économique anthropocentrés ? Même si de nombreux humains peuvent être qualifiés de transculturels brillants, un philosophe-anthropologue-cosmopolitologue citadin ne risque-t-il pas d'être plus « hors sol » pour décrire le concept de nature, qu'un naturaliste-artiste-penseur de terrain ? Ces deux exemples, tendancieux par leurs visées (voir chapitre suivant) et réducteurs par leurs choix, peuvent être déclinés indéfiniment... L'idée est bien que pour fabriquer un outil – ici de compréhension du monde – l'on s'adresse généralement à des personnes cumulant des compétences complémentaires dans le domaine concerné ; et qu'en matière de nature sauvage, qui est un domaine dont une majorité d'humains s'éloigne physiquement de plus en plus, il semble légitime d'accorder une plus grande confiance à des personnes qui ont gardé ce contact sensoriel, si possible d'une manière la moins distordue possible (à cause d'intérêts particuliers, de distanciation froide de positionnement intellectuel ou d'affect mystique).

Si une majorité d'humains parvenait à intégrer d'une part une définition de la nature réduite à l'expression sauvage de la vie (MARIS, 2018), et d'autre part une altérité forte par rapport à ce que nous sommes devenus (démographie, addiction à nos phénotypes étendus technologiques...),

toute emprise destructrice sur ce référentiel de nature sauvage ne deviendrait-elle pas mieux visible par le plus grand nombre, comme une vilaine tache sur une œuvre universelle ?

L'Homme et la nature au XXI^e siècle : dissociation ou intégration ? De Robert Hainard à Bruno Latour

Tant que nous considérons les êtres humains comme séparés de la nature, que nous nous situons au-dessus ou en dessous, nous fabriquons inévitablement une opposition humains/nature où tout le monde sort perdant. [...] Dans la nature, chaque baleine géante et chaque micro-organisme imperceptible ont leur manière de participer à l'harmonie de l'ensemble. Penser que nous ne le faisons pas frise l'arrogance. (STARHAWK, 2019, p. 51).

La recherche du même dans l'autre, soit la valorisation des ressemblances entre les êtres humains et les autres vivants, n'est en effet pas la voie que filent les naturalistes amateurs. Ils préfèrent multiplier les différences sans faire des capacités mentales inégalement distribuées la matrice de ces différences (MANCERON, p. 22). Ils cultivent en effet une empathie cognitive, laquelle, loin de se fondre en autrui [...], maintient l'altérité d'autrui, tente d'en retenir les traits saillants pour aller plus loin que possible en direction d'une vie qui n'est pas la nôtre. (AFEISSA, 2020, p. 71 in MANCERON, p. 22).

L'idée que l'Homme est partie intégrante de la nature repose sur une vérité première : pendant la majeure partie de leur évolution, les espèces humaines se sont insérées dans leurs écosystèmes selon des règles et des effets qui peuvent être observés chez de nombreuses autres espèces animales. Mais depuis le Néolithique, et plus encore depuis la révolution industrielle, nous nous démarquons par les effets de notre technologie sur les éléments et la vie terrestres.

Compte tenu de notre emprise actuelle sur la nature, résultat d'une démographie trop élevée et d'un niveau de besoins « surnaturels », proposer un retour de notre civilisation surpeuplée et hautement technologique à une conception animiste du monde, où la notion de nature disparaît, est séduisante sur un plan philosophique mais semble concrètement inapplicable.

Persister à considérer *Homo sapiens* au XXI^e siècle comme une espèce animale comme les autres, insérée dans le fonctionnement de la nature (CALLICOTT, 2009 ; LEOPOLD, 2019), ne relève-t-il pas d'une pensée idéalisée (« nous sommes tous frères ») qui résiste mal aux faits ?

Si notre nature reste animale, l'ensemble de nos phénotypes étendus (DAWKINS, 1982 ; SELOSSE, 2017, p. 80) technologiques, générant ce que l'on appelle l'artificiel et le virtuel, ne nous confèrent-t-il pas un statut particulier inédit sur cette planète ? Notre capacité actuelle à agir drastiquement et rapidement sur la nature, mise en regard de nos facultés mentales qui associent connaissances et anticipation, ne nous donnent-elles pas un rôle d'observateur spatio-temporel inédit ?

Si nous convenons qu'il est pertinent de traiter de la place de l'Homme – à côté de la nature ou au sein de celle-ci – en regard de son évolution comportementale au cours du temps, alors la définition de la relation

humain-nature doit être cohérente avec la période actuelle. Or on constate une variation forte de cette définition chez des auteurs récents. Prenons pour exemples une figure de la pensée naturaliste du XX^e siècle, Robert Hainard, et un auteur d'essais prisés par les médias de ce début du XXI^e siècle, Bruno Latour.

La séparation des pouvoirs ; Robert hainard

La nature, c'est la vie hors de nous, le monde agissant par lui-même (HAINARD, 1946, p. 113).

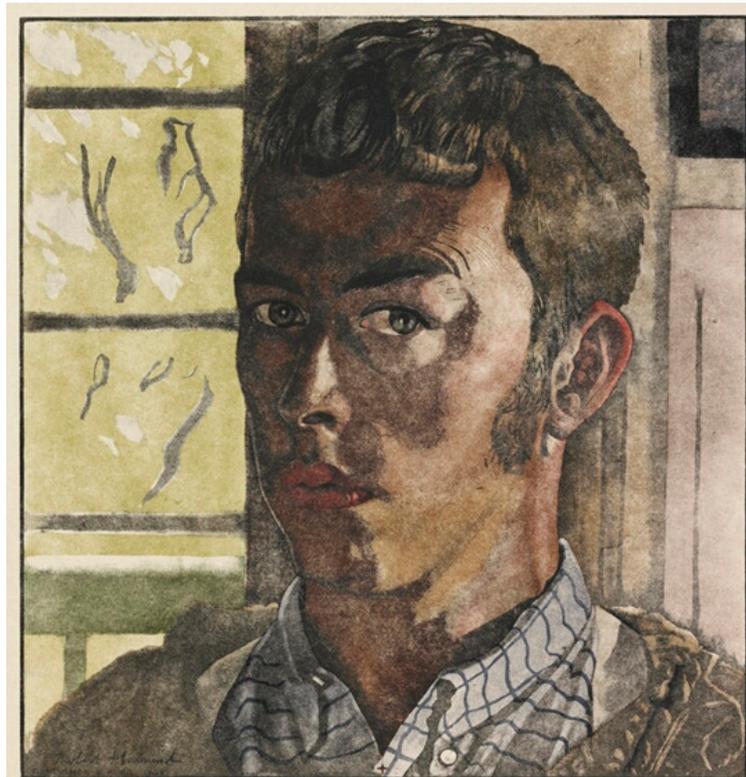
Je suis persuadé que le rapport de l'homme et de la nature ne peut être compris et réglé que dans la perspective d'une philosophie de la complémentarité : tu n'es que par rapport à ce qui n'est pas toi ; et tu « es » d'autant plus intensément que tu « aimes » et connais mieux autrui et que tu respectes mieux sa nature propre (HAINARD, 1972, p. 18).

Nous avons besoin d'aimer, d'admirer, de chercher à comprendre autre chose que nous-mêmes et ce que nous avons fait. La fable antique a profondément raison : le narcissisme est stérile, mortel. La nature seule nous sauve de la contemplation de nous-mêmes, de l'autophagie, non pas parce qu'elle est meilleure que nous, mais parce qu'elle est autre (HAINARD, 1986, p. 142).

Robert Hainard (1906-1999) incarne une forme de quintessence de l'idéal naturaliste. Dessinateur de la forme et du mouvement, sculpteur et graveur sur bois surdoué, penseur puissant en avance sur son temps, observateur de terrain acharné se fondant avec discrétion dans la nature qu'il considérait comme le véritable complément vital... La force de sa parole tient à sa pratique assidue du concret. Avec ses milliers d'heures

passées sur le terrain, ses engagements militants pour sauver des zones naturelles et des espèces, ses 1000 sculptures, 1000 gravures, 2000 aquarelles, 30000 croquis, sa vingtaine de livres, il était un arpenteur acharné des deux versants de la réalité, artistique et scientifique. Ceux qui l'ont connu ou simplement croisé étaient frappés de cette virtuosité de la main et de l'esprit, cette sincérité brute doublée d'une générosité discrète. Ainsi, le crédit apporté à son point de vue peut reposer sur une œuvre multiple et diverse, et un ancrage direct, approfondi, sincère sur la réalité de la nature perçue par un homme, fut-il exceptionnel.

Nous avons tous ressenti par l'observation cette altérité de la plante ou de l'animal : perception par d'autres sens, différences vertigineuses de vitesse et de processus de développement, codes comportementaux déroutants... Nous ne retenons qu'avec difficulté la tentation de projeter nos propres codes sur ces êtres étranges, mais ressentons par l'esprit et le corps l'impossibilité de cette transcription.



Robert Hainard. Autoportrait. 1937. Gravure sur bois n° 76. 22 x 21 cm. © Fondation Hainard.

Le choix de Robert Hainard, d'observer sans interférer autant par l'émotion que par la raison – l'art et la science – représente un idéal possible, qui implique de considérer cette réalité comme suffisamment différente pour rester en retrait, et totalement indispensable à notre équilibre pour se frotter à elle aussi souvent que possible. Toute atteinte à l'intégrité de cette réalité est ressentie comme une mutilation de ce qui est hors de nous mais néanmoins vital : « *J'ai l'infini à ma portée, je le vois, je le sens, je le touche, je m'en nourris et je sais que je ne pourrai jamais l'épuiser. Et je comprends mon irrépressible révolte lorsque je vois supprimer la nature : on me tue mon infini.* » (HAINARD, 1943, p. 41).

Robert Hainard est un témoin digne de confiance des rapports homme-nature actualisés à l'aune de son temps ; cela lui donne une forme de réalisme acéré sur l'incapacité de l'Homme technologique actuel à revenir à des concepts qui prévalaient sans doute majoritairement au temps des clans paléolithiques. Il sait de quoi il parle en tant qu'humain doublement imprégné de nature et de civilisation technologique : perdre la première lui est inconcevable, et se départir de la seconde est illusoire. C'est sans doute cela qui explique cette identification de plusieurs générations de naturalistes à son œuvre et à sa pensée : la confiance va de soi ; tout homme hors normes qu'il était, il est un compagnon de route, un égal par la similitude des ressentis. Cela donne un crédit colossal et durable à sa vision d'une nature différenciée mais indispensable.

Le collectif ; Bruno Latour

Les cultures non occidentales ne se sont jamais intéressées à la nature ; elles ne l'ont jamais utilisée comme catégorie ; elles n'en ont jamais trouvé l'usage. Ce sont les

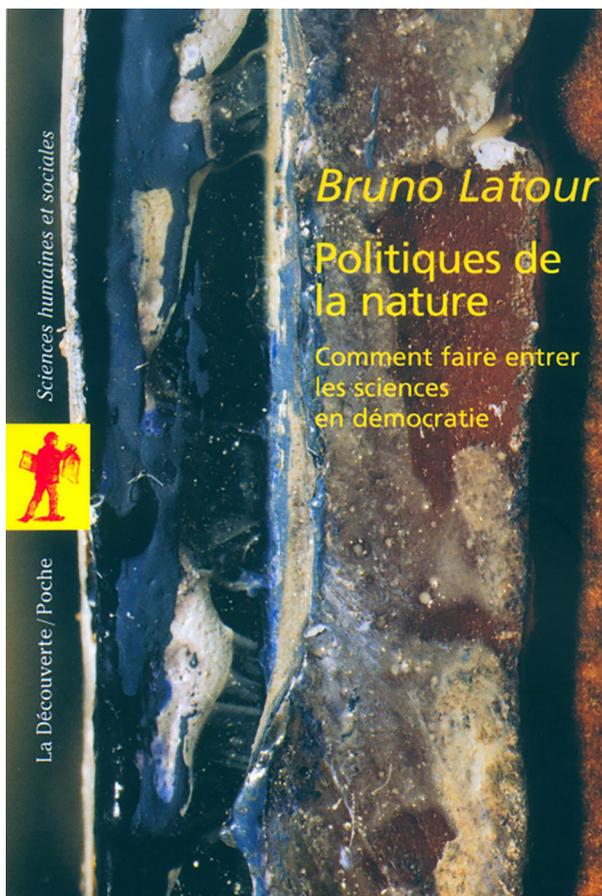
Occidentaux, au contraire, qui ont tourné la nature en une grande affaire, en une immense scénographie politique, en une formidable gigantomachie morale, et qui ont constamment engagé la nature dans la définition de leur ordre social. [...] Nous voulons seulement dire que les autres cultures, parce qu'elles n'ont justement jamais vécu dans la nature, ont conservé pour nous les institutions conceptuelles, les réflexes, les routines, dont nous avons besoin, nous les Occidentaux, pour nous désintoxiquer de l'idée de nature. Si l'on suit les données de l'anthropologie comparée, ces cultures (pour utiliser encore ce mot si mal conçu) nous offrent des alternatives indispensables à l'opposition nature/politique en nous proposant des manières de collecter les associations d'humains et de non-humains qui utilisent un seul collectif, clairement identifié comme politique. (LATOUR, 1999, p. 66)

Nous comprenons maintenant pourquoi l'écologie politique ne saurait conserver la nature : si l'on appelle nature le terme qui permet de récapituler en une seule série ordonnée la hiérarchie des êtres, l'écologie politique se manifeste toujours, en pratique, par la destruction de l'idée de nature. Un escargot peut interrompre un barrage ; le Gulf Stream peut soudainement faire défaut ; un terrier peut devenir réserve biologique ; un ver de terre transformer la terre d'Amazonie en béton. Rien ne peut plus ranger les êtres par ordre d'importance. Lorsque les écologistes les plus frénétiques s'écrient en tremblant : « La nature va mourir », ils ne savent pas à quel point ils ont raison. Dieu merci, la nature va mourir. Oui le grand Pan est mort ! Après la mort de Dieu et celle de l'homme, il fallait que la nature, elle aussi, finisse par céder. Il était temps : on allait bientôt ne plus pouvoir faire de politique du tout. (LATOUR, 1999, p. 44)

Bruno Latour (1947 – 2022), sociologue, anthropologue, théologien, philosophe des sciences... incarne ce qu'il est convenu d'appeler un intellectuel brillant. Sa conception de la nature rejoint celle de DESCOLA (2005) en ce qu'elle est influencée par l'entremêlement des humains et non-humains observé chez les Jivaro Achuar du haut bassin amazonien. La nature est un mythe occidental qui s'oppose à la culture (sous-entendue humaine ! Mais en tant que naturaliste nous reconnaissons aux autres espèces leur propre culture), et il convient de transposer une vision intégrée paléolithique des humains et non-humains au monde occidental actuel. L'idée en elle-même est séduisante, intéressante.

Reste la manière dont elle est développée, qui peut s'avérer déconcertante.

Lorsqu'un naturaliste lit « Politiques de la nature », il erre dans un monde où sa conception du réel n'est plus reconnaissable. Les mots qui nous sont familiers et précieux, car constitutifs de notre pensée et de nos activités, sont redéfinis : liberté du philosophe, soit.



Notre conception de la réalité extérieure est rebaptisée « *Plurivers* », et le mot nature devient le « *processus injustifié d'unification de la vie publique et de répartition des capacités de parole et de représentation, de façon à rendre impossibles l'assemblée politique et la convocation du collectif en une République* » ; l'écologie un dialogue social à réinventer ; la science une discipline sublimée par le laboratoire...

Les propositions sont noyées dans un vocabulaire aux définitions revisitées, sous une forme construite de manière alambiquée qui peut parfois faire perdre de vue la position de l'auteur entre ce qu'il critique et ce qu'il défend.

Le rapt de « notre » définition du mot « nature », riche de sens pour les humains qui y sont viscéralement attaché, biaise notre lecture objective. La frustration ressentie est réelle, car on sent bien que cet homme, notamment à travers ces ouvrages ultérieurs, défend des idées intéressantes, qu'il est riche d'un parcours original et multiple ; il est juste sans doute trop décalé vers l'interprétation politique pour inviter dans son monde le simple observateur de la nature sauvage, accroché à sa propre expérience émotionnelle du réel. « *En requalifiant la nature comme une multitude de quasi-objets, Latour charge la nature d'un tel poids politique qu'il n'y a plus d'autre solution, une fois lestée à outrance, que de la jeter par-dessus bord... [...] Il faut être bien peu curieux du monde des non-humains pour croire que l'écologie n'est qu'une politique qui avance masquée.* » (MARIS, 2005). Lorsque Latour prétend que « *la nature, les objets, le réel ne se manifestent jamais en tant que tels mais sont toujours-déjà représentés* » (CAILLÉ, 2001), en écrivant notamment que « *Les blouses blanches ont inventé des appareils de phonation qui permettent aux non-humains de participer aux discussions des humains* »

(LATOUR, 1999, p. 104), il méconnaît la science discrète de l'observation la plus neutre possible réalisée quotidiennement par les naturalistes. Certes les informations passent par nos sens, donc sont toujours subjectivées. Mais ceux qui suivent la démarche de Robert Hainard par exemple, ne se voient pas comme des représentants, mais comme des capteurs sensoriels qui tentent de se couler sous la peau du sujet observé.

Ainsi, de tout temps sans doute, les visions de la nature et de ses liens avec les humains, ont été influencées par les angles de vue culturels. Les naturalistes ne sont pas propriétaires du mot « nature » ni porte-parole de ce qu'il incarne, et encore moins détenteurs d'une vérité qui devrait s'imposer. Mais laisser à d'autres registres culturels (historiens, philosophes, sociologues, politiciens, économistes, industriels, etc.) l'exclusivité de définir le mot et son concept, sous prétexte que « nous le comprenons et cela nous suffit », relève d'une démission peut être coupable. Or, jusqu'à ces dernières années, rares sont les essais sur ce thème qui émanent de naturalistes de terrain. Considérons-nous que cette question est superflue ?

Une question fertile ? Une question utile ?

L'esprit humain apprécie les réponses simples, unilatérales ; elles nous rassurent sans doute. D'où une tendance à poser un problème sous forme d'une question unique ; tant pis pour la simplification qu'elle induit, dont l'effet pervers est la réduction d'un ensemble de phénomènes très complexes et interconnectés à une alternative. Le processus suivi, comme la réponse apportée, sont le plus souvent sous influence majeure d'un parti pris culturel...

Nous parlons ici d'un mot unique, « nature », qui incarne un long chaos historique et un innombrable fourre-tout biologique, mis en mouvement par des lois physicochimiques générales, des règles écologiques parfois transgressées, des propriétés émergentes illimitées, et un trublion : le hasard, par définition imprédictible. Cette réduction sémantique est à elle seule une gageure. Mais si elle existe depuis longtemps et dans de nombreuses langues, c'est bien qu'elle correspond à un ensemble qui forme, dans l'esprit collectif, un concept cohérent.

Le meilleur moyen de vérifier la pertinence d'un ensemble délimité (par un mot), est de le mettre en opposition à autre ensemble qui serait, sinon son contraire, suffisamment différent pour justifier la dichotomie.

L'opposition classique entre « naturel » et « artificiel » ne trouve aucune légitimité fondamentale.

La technologie humaine n'est qu'une façon – bien que très élaborée – communément pratiquée par de nombreuses espèces d'utiliser les énergies et les matériaux de base existants. Une amplitude forte des effets produits à l'échelle planétaire par



des processus naturels n'est pas non plus une première dans l'histoire de la Terre (la formation du sol et de l'atmosphère par les plantes et leurs symbiontes, la chute d'un astéroïde il y a 66 millions d'années, etc.). C'est donc bien parce que nous sommes à la fois les observateurs, les descripteurs, les commentateurs puis les destinataires de ces informations sur le monde perceptible par nos sens et notre technique, que nous sommes tentés d'introduire une différence entre notre propre production et celle du reste de la nature. S'il est une différence, c'est moins pour des raisons de nature fondamentale, de degré et de vitesse d'impact, que pour une raison de positionnement autocentré. En ce sens, nous faisons bien partie de la nature.

Notre propension à exploiter toute matière et espace disponibles quelles qu'en soient les conséquences, est représentative de ce que montrent toutes les espèces. Notre évolution technologique n'est qu'une illustration supplémentaire des propriétés émergentes et des phénotypes étendus dont nous ne cessons de découvrir de nouveaux exemples dans la nature. Même si les effets sont spectaculaires, tout est naturel dans l'origine comme dans le processus.

Ceci vaut pour le versant explicatif froid et distancié ; à réserver peut-être à d'éventuels successeurs de nos paléontologues dans quelques millions d'années.

Mais il est un autre versant explicatif, qui trouve sa légitimité à la source même de la propriété qui a permis aux humains d'être de tels acteurs et commentateurs de ce monde, dont nous sommes en train de parler entre nous, et entre nous seulement. Ces capacités cognitives (associées bien sûr à quelques caractéristiques physiques et sociales) qui expliquent un

tel développement, nous permettent aussi de se placer en juge de nos propres effets. A ce sujet, la philosophie a sans doute pris une voie bien corporatiste et assez superflue, en se préoccupant dès le début de qui nous sommes plutôt que de ce que nous faisons.

La branche, le bûcheron et la scie sont tous issus de la nature ; l'acte de scier devrait amener le bûcheron perché sur la branche à sentir la coupure comme sur une partie de lui-même, donc comme un danger vital. Il n'en est rien jusque-là. Quelques millénaires d'Histoire documentée nous permettent d'être sûrs d'une chose : si çà et là quelques tendances individuelles se préoccupent du sort de la nature, la tendance collective est depuis toujours orientée vers une exploitation opportuniste et sans dynamique interne de freinage. Le raisonnement vaut aussi pour la condition humaine, où l'individualisme et le corporatisme s'expriment à toutes les échelles, de la famille aux Etats.

Que nous nous considérions comme partie intégrante de la nature, ou que nous en faisons le véritable Autre, il semble que cela ne soit pas à même de changer le cours des choses. Cette question, sous forme d'alternative, ne s'est donc pas avérée fertile. Mais n'est-elle pas néanmoins encore utile ?



Humain et nature sont deux mots existants ; le premier va de soi dans notre vocabulaire : il est utile de se nommer soi-même... Concernant le second, ne gagne-t-on pas en grandeur d'âme en se sentant petit et humble devant cet ensemble complexe, d'une histoire bien plus longue et d'une richesse bien plus grande que nous-mêmes ? Or, utiliser un terme unique pour nommer cette multitude, permet tant dans nos ressentis que dans nos raisonnements, de placer la comparaison à notre désavantage, d'exprimer une altérité non pas de processus biologique, mais d'histoires, de langages, de comportements... la liste est longue et ne sera jamais écrite en totalité.

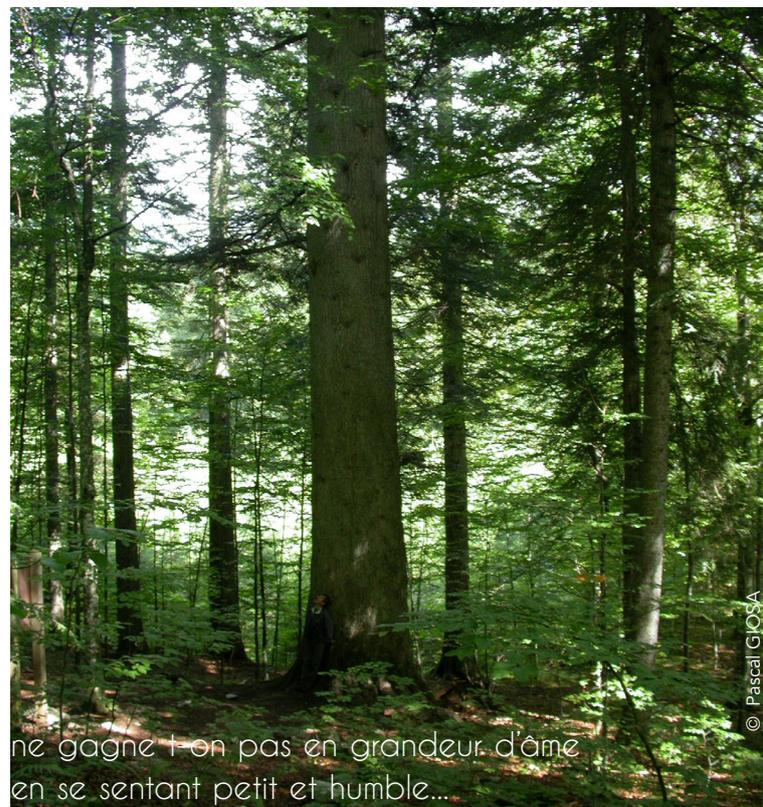
La dissociation de ces deux entités trouve donc, à mon sens, une utilité morale. Cette dernière est potentiellement fonctionnelle : si cette conscience dont nous nous enorgueillons, nous désirons qu'elle nous amène réellement vers un statut particulier dans l'histoire des espèces, alors il nous faut l'utiliser comme un outil de démarcation des codes comportementaux et écologiques qui régissent le développement de toutes les espèces vivantes. C'est-à-dire créer de nous-mêmes (et non sous la contrainte d'un effondrement de civilisation) les conditions d'échappement aux règles d'exploitation opportuniste des ressources (même le mutualisme résulte d'un accord fragile entre deux tensions individualistes, harmonieux uniquement dans les apparences ; SELOSSE, 2017).

Et pour cela, l'indicateur le plus efficace est bel est bien la quantité et la qualité de nature que nous laissons à son expression la plus libre possible.

Le désir de nature sauvage pour elle-même (pas pour sa consommation) est le plus grand défi de mutation culturelle qui nous attend, loin devant les défis martelés dans

les discours actuels sur le réchauffement climatique, la transition énergétique, etc. Bien sûr, la responsabilité des instances politiques est grande dans ce domaine, et nous devons peser collectivement sur elles notamment grâce aux associations de protection de la nature, pour réclamer plus de nature sauvage que d'éoliennes et arrêter de taire l'influence de la démographie.

Mais il nous faut aussi échapper au syndrome de dilution de responsabilité tout au long de la hiérarchie sociale (WELZER, 2009), et opérer individuellement ce changement de paradigme. Même pour ceux qui n'ont plus d'espoir, il s'agit de ne pas perdre la foi. Si à tout moment, chaque individu au sein de quelque collectif que ce soit, met en avant cette question cruciale pour quelque décision que ce soit (combien d'enfants ? Pertinence de consommation de biens, d'énergies, de constructions, d'aménagements ?...), en se représentant la quantité de nature que chacun de nos actes dévore, il devient possible que cet Homme mutant dont Gary rêvait dans « Les racines du ciel », soit en route. HAINARD (1943, p. 211) a donc bien raison quand il écrit « *C'est en avant de la civilisation que je veux la nature.* ».



Note de l'auteur

Toute ressemblance avec un livre existant est purement fortuite. Cette adaptation d'une formule familière n'est ici pas superflue ; et cela mérite une courte explication sur le processus d'écriture de cet essai.

Il n'y a, dans les éléments exposés ici, aucune prétention à transmettre un savoir et des idées qui feraient référence. Conscient de mon absence de légitimité dans les sciences sociales et philosophiques, il me faut une bouffée d'audace pour formuler ces ressentis personnels. Ces derniers sont plus ou moins longuement maturés, sans aucune préméditation de les confier un jour à une lecture élargie. Aussi, lorsque je commence à écrire un texte, même si ma pensée est forcément enrichie de nombreuses lectures anciennes, je ne transcris que mes interprétations personnelles, en tentant de leur donner une structure et une cohérence. Lorsque cela semble être à peu près le cas, c'est ensuite que je recherche des références bibliographiques pour étayer et enrichir le propos, sans prétendre même effleurer l'exhaustivité.

Ce qui est donc devenu un essai, était déjà terminé lorsque j'ai eu l'occasion de lire l'ouvrage de Virginie Maris *La part sauvage du monde. Penser la nature dans l'Anthropocène*, publié quatre ans plus tôt ; j'ai alors découvert, troublé, plusieurs concordances de sujets et d'opinions avec ce que je résume dans ce texte. Cette référence s'est donc imposée à plusieurs endroits de mon développement, *in extremis* (le pire aurait été de la méconnaître...). Je peux ainsi assurer le lecteur que ce qu'il vient de lire n'est pas un plagia, et l'invite avec ferveur à lire le livre de Virginie Maris qui est un véritable essai complet, pour y trouver des approfondissements et d'autres idées.

Finalement, c'est bien souvent dans nos vies que l'on pense faire preuve d'originalité, pour s'apercevoir que d'autres – parfois bien longtemps avant, et en mieux – ont déjà fait naître les mêmes idées. Un bel exemple d'humilité face à ses semblables, et face à l'histoire.

Remerciements

Alexis Nouailhat nous manque... C'est avec l'envie de lui rendre hommage, et empreint d'une gratitude émue que j'ai eu recours à son talent pour illustrer ce texte. La Fondation Hainard reste la compagne des naturalistes : merci à Marie Pflug Hainard d'autoriser la

reproduction des gravures de Robert. Merci à Sylvie Giosa pour sa relecture du manuscrit. Enfin et toujours, merci à Philippe Grimonprez, passeur magnifique de connaissances toujours renouvelées.

- AFEISSA, H-S. 2020.** *Manifeste pour une écologie de la différence*. Dehors, Bellevaux.
- CAILLÉ, A. 2001.** Une politique de la nature sans politique. À propos de Politiques de la nature de Bruno Latour. *Revue du MAUSS semestrielle*, 17 (1) : 94-116.
- CALICOTT, J.B. 2009.** *Genèse. La Bible et l'écologie*. Wildproject, Paris. 120 p.
- CARBONNAUX, S. 2006.** *Robert Hainard. Chasseur au crayon*. Hesse, St-Claude-de-Diray et Fondation Hainard, Bernex. 323 p.
- CRESSON, A. & E. DHUROUT. 1947.** *Epicure. Savie, son oeuvre, sa philosophie*. Presses Universitaires de France, Paris. 110 p.
- DAWKINS, R. 1982.** *The extended phenotype*. W.H. Freeman, Oxford.
- DESCOLA, P. 2005.** *Par-delà nature et culture*. Gallimard, Paris. 640 p.
- FLANNERY, T. 2019.** *Le supercontinent. Une histoire naturelle de l'Europe*. Flammarion, Paris. 416 p.
- GARY, R. 1956.** *Les racines du ciel*. Gallimard, Paris, 443 p.
- HAINARD, R. 1943.** *Et la nature ?* Gérard de Buren, Genève. 226 p.
- HAINARD, R. 1946.** *Nature et mécanisme*. Griffon, Neuchâtel.
- HAINARD, R. 1972.** *Expansion et nature*. Le courrier du livre, Paris. 185 p.
- HAINARD, R. 1986.** *Le guetteur de lune*. Hermé, Tribune éditions, Genève. 214 p.
- HAMES, R. 2007.** The ecologically noble savage debate. *Annual Review of Anthropology*, 36:177-90.
- HARARI, Y.N. 2015.** *Sapiens. Une brève histoire de l'humanité*. Albin Michel, Paris. 497 p.
- HENRY, J-P. 2019.** Génétique et origine d'Homo sapiens. *Médecine/sciences* 35 : 39-45.
- GOULD, S.J. 2006.** *La structure de la théorie de l'évolution*. Gallimard, Paris. 2033 p.
- LATOURE, B. 1999.** *Politiques de la nature. Comment faire entrer les sciences en démocratie*. La Découverte, Paris. 382 p.
- Lebreton, P. 1991.** Hommage à Robert Hainard. In : *Témoignages autour de Robert et Germaine Hainard*. Melchior, Genève. 106 p.
- LEOPOLD, A. 2019.** *L'Éthique de la terre. Suivi de Penser comme une montagne*. Payot, Paris. 144 p.
- MANCERON, V. 2022.** *Les veilleurs du vivant. Avec les naturalistes amateurs. Les empêcheurs de penser en rond ; La Découverte*, Paris. 298 p.
- MARIS, V. 2018.** *La part sauvage du monde. Penser la nature dans l'Anthropocène*. Seuil, Paris. 256 p.
- MINICONI, P. 1969.** Pellicer (André). *Natura, Étude sémantique et historique du mot latin. Revue belge de philologie et d'histoire*, 47(3) : 978-982. https://www.persee.fr/doc/AsPDF/rbph_0035-0818_1969_num_47_3_2794_t1_0978_0000_1.pdf
- MORIZOT, B. 2020.** *Raviver les braises du vivant*. Actes Sud. Domaine du possible, Arles. 208 p.
- MUELLER-JOURDAN, P. 2010.** La nature : un nom aux acceptions multiples. *Physique et*

éthique dans la pensée d'Aristote. *Revue d'éthique et de théologie morale*. HS n° 261 : 71-98. <https://www.cairn.info/revue-d-ethique-et-de-theologie-morale-2010-HS-page-71.html>

PAULY, D. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (10) : 430.

PELLICER, A. 1966. *Natura, étude sémantique et historique du mot latin*. PUF, Paris. 524 p.

RECLUS, E. 1880. *Histoire d'une montagne*. J. Hetzel et Cie, Paris. 306 p.

RÉVELARD, A., G. NAMES & M. CHASSÉ. 2013. Valeur de l'environnement chez les populations indigènes et concept du « bon sauvage » : le cas du peuple Kanak en Nouvelle-Calédonie. Atelier CERES-ERTI : Les valeurs de l'environnement : entre éthique et économie. 13 p. http://www.environnement.ens.fr/IMG/pdf/Valeur_de_l_environnement_chez_les_populations_indigenes-2.pdf

REY, A. 2006. *Dictionnaire historique de la langue française*, vol. 1. Le Robert, Paris. 1381 p.

ROSTAND, J. 1963. *Le droit d'être naturaliste*. Stock, Paris. 213 pp.

SAHLINS, M. 2009. *La nature humaine, une illusion occidentale*. Ed. de l'Eclat. Terra cognita. Paris. 112 p.

SARTRE, J-P. 1946. *L'existentialisme est un humanisme*. Nagel, Paris. 144 p.

SELOSSE, M-A. 2017. *Jamais seul. Ces animaux qui construisent les plantes, les animaux et les civilisations*. Actes Sud (Babel), Arles. 360 p.

STARHAWK. 2019. *Quel monde voulons-nous ?* Cambourakis, Paris. 196 p.



TESSON, S. 2014. *Géographie de l'instant*. Pocket, Paris. 416 p.

TESTOT, L. 2017. *Cataclysmes : Une histoire environnementale de l'humanité*. Payot, Paris. 496 p.

WELZER, H. 2009. *Les guerres du climat. Pourquoi on tue au XXI^e siècle*. Gallimard, Paris. 365 p.

Pour citer cet article :

BARATAUD, M. 2023. Comment définir la nature au XXI^e siècle ?
Plume de Naturalistes 7 : 1-10.

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

ISSN 2607-0510

La reproduction de l'Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), faits biologiques et comportements Synthèse bibliographique

Par **Patrick TRIPLET**

Contact : patrick.triplet1@orange.fr



Plan

1. Données introductives
 2. Les différents milieu de reproduction
 3. À la conquête de nouveaux territoires
 4. L'acquisition d'un territoire
 5. La défense d'un territoire
 6. La hiérarchie des territoires
 7. La fidélité au territoire
 8. La taille des territoires
 9. La densité des couples nicheurs
 10. Les accouplements
 11. Le nid
 12. La saison de reproduction
 13. Les œufs
 14. La taille des pontes
 15. L'incubation
 16. Les éclosions
 17. Les poussins
 18. Le régime alimentaire des jeunes
 19. La hiérarchie des jeunes
 20. L'adoption de poussins
 21. Les causes de mortalité des jeunes
 22. Le succès à l'envol
 23. Divorcer pour mieux assurer sa descendance
 24. Monogamie, polygamie
 25. Ne pas se reproduire chaque année
 26. Que conclure ?
- Références bibliographiques
Annexes : les différents tableaux

1. Données introductives

À l'origine espèce côtière (HEPPLESTON, 1972), l'Huîtrier pie niche tout aussi bien sur les littoraux qu'à l'intérieur des terres, parfois à plusieurs centaines de km de la mer. Cette plasticité, alliée à son opportunisme en période hivernale quand il peut tirer profit de nombreuses ressources, lui a permis de s'adapter à l'évolution des paysages agricoles et à en bénéficier pour, pendant une époque, augmenter son aire de répartition et ses effectifs, avant que d'autres pressions (réduction des ressources trophiques en zones intertidales, mécanisation de l'agriculture, prédation) réduisent ses effectifs. Cette capacité d'adaptation est certainement la meilleure réponse que l'espèce pouvait apporter à la faible productivité des couples reproducteurs.

Ce texte traite des aspects biologiques et comportementaux des oiseaux en période de reproduction. Ces deux éléments sont tellement imbriqués, et le comportement des reproducteurs et des non-reproducteurs situés à proximité des zones de reproduction a fait l'objet d'analyses tellement approfondies notamment aux Pays-Bas, qu'il est nécessaire d'en présenter une synthèse la plus complète possible pour mieux comprendre la complexité des relations sociales entre les oiseaux, relations qui déterminent en partie le succès de la reproduction. L'Huîtrier pie se révèle ainsi être un bon modèle pour présenter les nombreux cas de figure de la reproduction des limicoles et un exemple à suivre, même si de nombreux aspects semblent lui être spécifiques.



© Jean-François CORNUET

2. Les différents milieux de reproduction

La sélection des milieux de reproduction a été décrite en détail pour les zones nordiques de reproduction (HARRIS, 1967 ; SWENNEN & DE BRUIJN, 1980 ; SAFRIEL, 1985 ; STOCK et al., 1987a ; ENS et al., 1992). L'Huîtrier pie se reproduit sur des habitats côtiers, comme les estrans rocheux, les dunes, les zones de galets, les îlots de sable ou les marais salants et, en zones intérieures, le long des berges des lacs et des fleuves, dans les prairies, les champs labourés voire les parcs urbains (HEPPLESTON, 1972 ; SMITH, 1983 ; BRIGGS, 1981, 1982, 1984 ; ENS et al., 1992 ; HULSCHER et al., 1996 ; LEOPOLD et al., 1996 ; OPERMANIS, 1997 ; RUSTICALI et al., 1999 ; ENS & UNDERHILL, 2014).

GLUTZ et al. (1984), VAN DIJK & BAKKER (1980), DE ROOS (1981) et OPERMANIS (1997) indiquent qu'il établit son nid dans les communautés végétales des plages et des dunes primaires ainsi que dans les prés salés. Ceux-ci sont plus productifs en ressources alimentaires que les terres agricoles et les dunes (GÖTMARK et al., 1995 ; OLFF et al., 1997 ; BOCKELMANN et al., 2002), ce qui peut y expliquer l'installation préférentielle des oiseaux (DIJKSEN, 1980 ; HEG, 1999 ; HULSCHER & VERHULST, 2003). Sur le littoral letton, les sites de reproduction sont les habitats de sable et de graviers sans végétation et sans arbre à moins de 100 m (OPERMANIS, 1997). Le substrat privilégié est la rive rocheuse dans les îles Orkney où les rives vaseuses sont, a contrario, le substrat le moins apprécié (SUMMERS et al., 2002). Sur le Banc d'Arguin (Gironde), la majorité des nids se situent dans les zones couvertes par la végétation dunaire inaccessibles aux visiteurs, au niveau des zones les plus anciennes des bancs de sable (THARAN, 1996).

Pour la zone méditerranéenne, les connaissances sont plus fragmentaires. En Italie, dans le delta du Pô, les oiseaux se reproduisent sur les dunes ou les plages (SCARTON et al., 1993a et b ; VALLE et SCARTON, 1996 ; SCARTON et al., 1994). Les nids se situent dans des zones ouvertes où la végétation est absente dans 75 % des cas. Les végétaux autour du nid sont *Eryngium maritimum*, *Calystegia soldanella* et *Cakile maritima*. La comparaison entre l'environnement immédiat du nid et des sites pris au hasard montre que les Huîtriers pie sélectionnent activement les zones sableuses, avec une faible couverture végétale et une végétation basse qui leur permet de surveiller les alentours (VALLE & SCARTON, 1996). Les mêmes types de milieux sont également notés en Grèce (GOUTNER, 1986 ; GOUTNER & GOUTNER, 1987).

Dans le delta de l'Èbre, en Espagne, les couples nicheurs occupent les zones les plus tranquilles, composées de petites dunes et parsemées de végétation halophile où la présence d'eau est notable, en particulier sous forme de mares stagnantes qui sont utilisées par les adultes et les poussins pour le bain et pour l'alimentation. La distribution des nids est également conditionnée par le risque d'inondation (MARTINEZ et al., 1983).

3. À la conquête de nouveaux territoires

Les milieux agricoles

La reproduction à l'intérieur des terres est connue en Écosse depuis des temps immémoriaux (BUXTON, 1961), en Angleterre depuis les années 1700 (HULSCHER, 1997) ainsi que dans l'est de la Russie depuis les années 1840 (HOLLOWAY, 1996 ; DARE, 1966), et depuis la seconde moitié du XX^e siècle aux Pays-Bas (HULSCHER, 1970). La proportion d'oiseaux se reproduisant à l'intérieur des terres, dans le nord-ouest de l'Angleterre augmente à partir de 1968 (BRIGGS, 1982), en raison du meilleur succès de la reproduction (HEPPLESTON, 1972). La transformation des habitats côtiers, due à la présence humaine croissante (urbanisation et fréquentation), pourrait jouer un rôle dans cette conquête. La dégradation des conditions sur les côtes, incluant l'augmentation des dérangements et une plus grande vulnérabilité des nids et des jeunes à la prédation des goélands, serait également une cause explicative (DARE, 1966 ; SAFRIEL, 1981).

La colonisation des terres s'est faite en deux temps (BUXTON, 1961 ; DARE, 1966 ; BRIGGS, 1984). Les oiseaux ont d'abord investi les berges rocailleuses des cours d'eau pendant environ deux siècles. Puis ils ont profité du défrichement et de la mise en culture ou en pâture des terres pour conquérir de nouveaux territoires. HEPPLESTON (1972) avait constaté que les Huitriers pie installés dans les cultures des Îles Britanniques nichaient plus tôt que sur les côtes. Selon cet auteur, la limite à cette augmentation réside dans les pratiques agricoles, tout comme le succès sur les gravières est limité par leur taille et leur situation géographique (BRIGGS, 1981). Se reproduire dans des habitats plus stables, comme les pâtures et certaines cultures avec une nourriture composée de vers de

terre, ressource plus riche, plus accessible et/ou abondante que les ressources marines, permet une croissance plus rapide des jeunes et améliore la productivité exprimée en jeunes à l'envol par couple (HEPPLESTON, 1972). Les éléments importants pour la reproduction sont une grande ouverture des milieux avec une vision minimale à 600 m, des niveaux d'eau permettant le développement et l'accessibilité à la faune endogène, source de nourriture, une végétation de moins de 5 cm de hauteur, des zones de végétaux non coupés avant le 15 juin et une distance d'au minimum 300 m par rapport aux voies de circulation (TEUNISSEN *et al.*, 2012 in WOUDE, 2013, MILSON *et al.*, 2001 ; MADSEN *et al.*, 2019). La reproduction de couples dans des zones de coupes forestières récentes est également signalée (SHAW, 1996), indiquant la capacité de l'espèce à s'implanter dans des habitats terrestres nouveaux.

En Allemagne, dans le Bas-Rhin, les zones préférentielles d'installation des nids sont les champs de maïs et de betteraves à sucre (GLINKA & WOLF, 1994), le développement de ces cultures auraient favorisé l'augmentation des effectifs. La nidification dans des champs de maïs est également relatée dans le nord de la France (départements du Nord et de la Somme), selon ORNITHOMÉDIA (2019) et observations personnelles.

En Lettonie, 61 % des nids sont situés sur des labours non semés, 26 % sur des céréales, 10 % sur des cultures en sillons et 3 % sur des jachères (OPERMANIS, 1997). L'expansion dans ce pays s'est faite en deux phases :

- un déplacement vers les zones continentales en utilisant les lacs côtiers et les rives des fleuves ;
- une utilisation des exploitations agricoles le long des fleuves (OPERMANIS, 1997).

Ce même processus est également décrit pour la Lituanie (L. Raudonikis, comm. pers.).

Les toits

La nidification sur les toits est connue aux Pays-Bas, au Royaume-Uni, en Belgique, en Finlande, en Lettonie, en Allemagne et en Norvège (HAVERSCHMIDT, 1946 ; GOETHE, 1973 ; LEOPOLD *et al.*, 1996). Au Royaume-Uni, MUNRO (1984) décrit l'installation d'un couple sur le toit d'un hôpital. Les jeunes étaient nourris par un des adultes pendant que l'autre les surveillait. BOURNE (1975) relate également la reproduction sur un toit d'un immeuble médical et MILLS (1978) sur un immeuble d'enseignement. TEKKE (1978) rapporte des données annuelles sur des toits des Pays-Bas de 1950 à 1968 et TEIXEIRA (1979) décrit ce phénomène comme une « nouvelle mode » de l'espèce. Le nid est occasionnellement installé sur le toit d'immeubles depuis au moins 1916 à Texel (Pays-Bas), selon cet auteur. DUNCAN *et al.* (2001) estiment la présence de 205 couples en 1993 sur des toits à Aberdeen (Écosse) avec une production de 0,8 jeune à l'envol par couple, calculé sur 89 nichées. Cette valeur élevée s'explique par l'absence de prédateurs sur ces habitats artificiels. La présence sur des toits de cette localité avait déjà été signalée par BOURNE (1975) et FISK (1978).

Les oiseaux peuvent donc nicher à plus de 30 mètres du sol et cette reproduction n'est possible que s'il existe des zones alimentaires à proximité, milieux côtiers ou pelouses sur lesquels les adultes peuvent capturer des vers de terre. Un toit apparaît propice si sa surface fait au minimum 400 m², s'il est recouvert de galets, sa pente est inférieure à 10 degrés et sa hauteur est comprise entre 2 et 40 mètres (<https://www.arcgis.com/apps/MapJournal/index.html?appid=a7e36ec857c243aa8b92548f8843a6d2>) ; ENS *et al.*, 2009).

Le même phénomène a été noté en Floride, dans le New Jersey, en Caroline du Nord et en Caroline du Sud (FISK, 1978 ; DOUGLASS *et al.*, 2001 ; McCONNELL, 2018) chez l'Huîtrier pie américain *H. palliatus*. McCONNELL (2018) a calculé un succès à l'envol de 0,8 jeune par couple, alors que chez cette espèce, le succès à l'envol est généralement de 0,67 au maximum (NOL *et al.*, 2012). Cet auteur attribue ce meilleur succès au fait que, sur les toits, les nids ne sont soumis ni à l'inondation ni à la prédation par des prédateurs terrestres. La reproduction sur les toits peut être une réponse à l'augmentation des dérangements sur les zones habituelles de reproduction des oiseaux et serait également une réponse à la saturation des sites généralement utilisés par les oiseaux pour y établir leur nid (DOUGLASS *et al.*, 2001). Pour cet auteur, une autre adaptation à la reproduction en zone urbaine est l'augmentation de l'activité nocturne pour s'alimenter sur la zone intertidale trop dérangée pendant la période diurne. Les avantages à nicher sur les toits découlent du taux de succès très élevé car les deux causes principales d'échec des nids au sol sont leur submersion lors des fortes marées et la prédation, par des mammifères, mais également par les goélands (NOL *et al.*, 2012 ; VIRZI *et al.*, 2016).

Les pelouses des aéroports

Des Huîtriers pie s'installent sur les pelouses des aéroports qui leur offrent un environnement plus favorable au succès de la reproduction que les sites naturels car l'activité de l'aéroport tient les prédateurs éloignés des couples reproducteurs (LLOYD-PARKER, 2018). Pour cela, les oiseaux se sont adaptés aux dérangements et au bruit. L'auteur s'interroge sur le statut de l'espèce : Incroyablement intelligente ou complètement stupide (Incredibly smart

or utterly stupid ?) mais pour confirmer ensuite qu'avec l'expérience acquise au cours de leur longue vie, les Huîtriers pie deviennent de plus en plus conscients de ce qui constitue une menace pour leur succès de reproduction et il semblerait que cela devienne un aspect important de leur préférence. Cet auteur continue en expliquant qu'au fil des années, les Huîtriers pie choisissent de nicher dans des endroits qui paraissent inappropriés, mais qui en fait, s'avèrent permettre de réduire les menaces naturelles qui pèsent sur leurs œufs et leur progéniture. Cela peut les conduire à s'installer auprès de sentiers fréquentés ou sur les zones proches des routes et des autoroutes où le risque de prédation est faible et où les oiseaux estiment que pratiquement aucun humain ne cherchera à détruire leur nid.

4. L'acquisition d'un territoire

Chaque membre d'un couple vit séparément de l'autre après la période de reproduction. Les couples déjà formés se retrouvent, selon les lieux et leur âge, au cours de l'hiver, parfois dès le mois de décembre ou en toute fin d'hiver. S'ils hivernent à proximité de leur zone de reproduction, ils se séparent progressivement de l'effectif avec lequel ils passaient l'hiver. La formation des nouveaux couples s'effectue donc avant d'arriver sur les sites de reproduction. Les couples déjà formés tendent à reprendre chaque année le même territoire mais les mâles semblent plus fidèles au territoire que les femelles. Sur le Banc d'Arguin (France), les oiseaux sont présents tout au long de l'hiver et les couples se forment à partir de la deuxième quinzaine de février et délimitent des territoires ensuite (THARAN,

1996). Entre 76 et 97 % des couples se reforment d'une année à l'autre (HARRIS, 1967). La fidélité annuelle des oiseaux à un territoire et donc à un partenaire suggère que les oiseaux s'apparient à nouveau sur leur territoire et non sur le site d'hivernage (JUNGFER, 1954 ; HARRIS, 1967 ; DARE & MERCER, 1974). Les nouveaux couples peuvent se former quand un oiseau se positionne sur un territoire ou après des parades sur un reposoir commun proche les zones de reproduction. La parade avec cérémonie vocale est une première expression de l'agressivité territoriale, à la fois pour les oiseaux en reproduction et ceux s'alimentant en hiver (HEPPLESTON, 1970 ; DARE et MERCER, 1974).

Quand les oiseaux tentent de s'implanter pour la première fois, l'agressivité envers les autres vient des deux partenaires. La territorialité dans les semaines qui précèdent la ponte est importante et semble nécessaire pour sécuriser les ressources alimentaires pour les jeunes mais cela limite la taille des populations reproductrices (HARRIS, 1970). Les couples connaissent leur territoire mais également leurs voisins et semblent ainsi s'accepter, au point de chasser ensemble les intrus qui ne font pas partie du collectif local (HEPPLESTON, 1970).

La préparation de la reproduction n'est pas neutre sur le comportement et le fonctionnement physiologique des oiseaux. MERCER (1968) indique que, le mois précédant la ponte et jusqu'au démarrage de celle-ci, les femelles perdent 16 % de leur poids, probablement en résultat de la demande pour la défense du territoire et pour la formation des œufs puis ils perdent 6,5 à 7,5 % de leur poids pendant la première moitié de la période d'incubation. Se reproduire tôt est peut-être limité par la difficulté à trouver suffisamment de nourriture pour compenser ces pertes.

C'est ainsi qu'HARRIS (1970) considère que les Huîtriers pie synchronisent leur reproduction avec des changements dans la taille des proies plutôt qu'avec la densité de celles-ci afin d'être les plus performants possibles dans leur nourrissage des jeunes.

5. La défense du territoire

En raison de leur promiscuité, les oiseaux sont territoriaux et agressifs envers les intrus se posant à proximité des nids situés dans les zones à fortes densités de couples sur le littoral (ENS *et al.*, 2011). Les oiseaux se reproduisant à une densité élevée sont ainsi plus agressifs envers les intrus à la périphérie des territoires que sur les zones à faible densité. Dans les zones les plus peuplées, les territoires sont plus petits, le plus souvent contigus à d'autres territoires, l'installation est plus synchrone et la fréquence d'intrusion par des oiseaux apparemment non territoriaux est plus élevée, ce qui conduit le couple occupant le territoire à des réactions agressives envers les intrus (VINES, 1979). L'agressivité n'est généralement pas de longue durée et après un tel comportement, les oiseaux peuvent se mettre la tête sous l'aile, ce qui caractérise un comportement non agressif (TINBERGEN, 1975).

Pour un individu, décider quand s'installer (à quel âge) ne peut pas être séparé de la décision du lieu d'installation (quel habitat). ENS *et al.* (1995) ont traité ces deux interrogations en considérant qu'il s'agit d'une décision qui engage un chemin de vie avec des conséquences à long terme en raison des effets sur le statut social. Les couples sont en compétition pour les territoires et une proportion croissante est exclue ou se reproduit dans des habitats

de qualité moindre. Selon ENS *et al.* (2014a), les territoires de reproduction sont défendus par le couple dans lequel chacun se montre autant agressif envers les intrus. Ils se partagent également l'incubation et l'élevage des jeunes (MAKKING, 1942 ; CRAMP *et SIMMONS*, 1983).

Le nombre d'oiseaux à l'envol par couple diminue quand le nombre total de territoires occupés augmente, probablement à cause d'une réduction de la survie des poussins (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996). HARRIS (1970) a ainsi montré que le nombre de couples sur l'île de Skokholm était relativement stable sur plusieurs années, alors que de nombreux oiseaux apparemment matures au plan sexuel sont disponibles pour la reproduction. L'enlèvement d'adultes parmi les couples reproducteurs est rapidement compensé par l'arrivée d'oiseaux en attente qui remplacent les oiseaux manquants. Il ne se forme pas plus de couples et l'auteur en conclut que les couples ont besoin d'un territoire approprié pour élever leurs jeunes et qu'en l'absence de territoires favorables, ils ne s'installent pas.

6 La hiérarchie des territoires

Les densités de couples reproducteurs sont moindres en zones terrestres qu'en zones littorales ; de ce fait, les comportements sont complexes sur le littoral où les oiseaux doivent sans cesse veiller à leurs congénères et à leurs territoires. Tous les oiseaux ne peuvent avoir un territoire contigu au rivage, ce qui conduit à des différences entre ceux qui en possèdent un et ceux qui possèdent un territoire en retrait.

Sur l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas, les territoires de nidification établis à proximité immédiate des zones intertidales

utilisées pour la recherche alimentaire sont dits occupés par des résidents. Les couples qui occupent les territoires situés à 200 à 500 mètres, voire plus, des zones alimentaires, doivent survoler les territoires des premiers pour gagner les zones alimentaires, ce qui augmente le temps et l'énergie nécessaire pour élever leur progéniture. Les ornithologues rédigeant les résultats de leurs recherches en langue anglaise les appellent les leapfrogs, c'est-à-dire, en français, les saute-moutons (ENS et al., 1992 ; VAN DE POL et al., 2006a). Cette traduction n'est pas la meilleure car elle désigne également les oiseaux d'une espèce qui se livrent à une migration au-dessus de zones déjà occupées par leurs congénères. Les résidents et les leapfrogs sont distingués par leurs caractéristiques sociales et par les chances limitées que les oiseaux changent de statut entre les saisons de reproduction. Il n'existe cependant pas de différence génétique entre les individus des deux catégories (VAN TREUREN et al., 1999). Faute d'une meilleure traduction, l'appellation de résidents et de leapfrogs est conservée ici.

La supériorité des occupants de territoires de haute qualité leur permet d'éloigner

les oiseaux moins favorisés. Le fait de se reproduire, même sur des territoires peu riches, n'améliore pas la probabilité de s'établir ensuite sur un territoire de qualité. Il y a donc une file d'attente pour un territoire spécifique, ce qui réduit la possibilité pour un individu de s'établir ailleurs, et implique d'attendre et de différer la maturité sexuelle jusqu'à parvenir à acquérir le territoire souhaité (ENS, 1992 ; VAN DE POL et al., 2007 ; ENS et al., 1995, 2014b ; BRUINZEEL et al., 2006).

Les couples résidents fournissent plus de jeunes en raison d'une plus forte mortalité des poussins leapfrogs qui manquent de ressources alimentaires (ENS et al., 1995). En effet, leurs proies ne sont accessibles qu'à marée basse et les poussins ne suivent pas les adultes sur les vasières, mais attendent sur le territoire de nidification pour être nourris (HEG, 1999). Les adultes ne transportent qu'une proie à la fois, ce qui limite fortement les apports en comparaison des couples résidents accompagnés par leurs jeunes sur les zones alimentaires. ENS et al. (1995) ont calculé que les résidents produisaient 0,67 jeune par couple à l'envol alors que les leapfrogs n'en produisent que 0,19.



© Gilles et Thérèse DEGRYSE

Aux Pays-Bas, il a été avancé la théorie dite de la cuillère en argent pour un futur doré -*Silver spoon for a golden future*- (ENS et al., 1992 ; VAN DE POL et al., 2006b) qui énonce que les jeunes nés sur des territoires riches en ressources alimentaires ont un taux de survie 1,3 fois plus élevé au stade juvénile et 1,6 fois plus élevé au stade d'adulte pré-reproducteur (entre 3 et 11 ans). De plus la probabilité que des oiseaux nés dans des milieux riches se reproduisent également dans des milieux de haute qualité est de 44 % alors qu'elle n'est que de 6 % pour les oiseaux nés dans des milieux de moindre qualité, le succès de la reproduction chez les oiseaux de la première catégorie étant 2,2 fois plus élevé que ceux qui sont nés dans des milieux de moindre qualité.

De plus, les jeunes élevés dans des habitats de haute qualité sont en moyenne 10 % plus lourds que les jeunes élevés dans les zones de moindre qualité (ENS et al., 1992, Bruinzeel, 2004) et les œufs sont de plus grande taille dans les premiers types d'habitat que dans les seconds (HEG et VAN DER VELDE, 2001).

Quand un oiseau établi est enlevé de manière expérimentale, il est rapidement remplacé par un oiseau généralement non reproducteur (BRUINZEEL & VAN DE POL, 2004 ; HARRIS, 1970 ; HEG et al., 2000a ; ENS et al., 2014b). Des oiseaux non reproducteurs sont en effet toujours présents à proximité des territoires de reproduction et tentent régulièrement des intrusions sur ceux-ci, tout en s'alimentant sur des zones non défendues, se regroupant dans ce que Bruno Ens appelle des clubs, autrement dit des petits groupes positionnés sur une zone régulière où les oiseaux se reposent, font leur toilette et s'engagent dans des comportements sexuels. Ces non reproducteurs sont donc en position d'attente et leur attente est dépendante de la quantité d'oiseaux qui espèrent une

opportunité de s'accoupler (ENS et al., 1995).

Quand ils sont élevés dans des conditions similaires, les poussins originaires d'œufs pondus dans des zones de faible qualité survivent aussi bien que ceux issus d'habitats de haute qualité. Les poussins élevés dans des zones de haute qualité survivent deux fois mieux, indépendamment de l'habitat où ils ont été produits, ce qui suggère que les variations sont causées par la qualité de l'environnement et/ou des parents lors de l'élevage. HEG et al. (2000b) ont par ailleurs noté que les *leapfrogs* qui disposent de territoires adjacents à ceux de résidents ont de grandes chances de disposer d'un territoire de résidents dans le futur.

L'usage de GPS installés sur des oiseaux a conduit à revoir ce qui était considéré comme une règle largement appliquée et il a été montré que les oiseaux exploitaient différents sites et non pas une seule zone alimentaire (SCHWEMMER & GARTHE, 2011). SCHWEMMER et al. (2017) ont examiné le temps de vol et la distance parcourue par les oiseaux équipés de GPS miniaturisés. Leurs résultats confirment ceux de ENS et al., (1992) que les distances parcourues pour l'alimentation, mais non la durée de la période d'alimentation conditionnée par le rythme d'ingestion, augmentent avec la distance séparant le nid de la zone alimentaire. Ces auteurs montrent que les territoires alimentaires se chevauchent largement dans les zones où les ressources alimentaires sont abondantes et que les territoires de chaque couple ne sont pas statiques mais peuvent varier en fonction des ressources. Par contre, ces auteurs confirment que les *leap-frogs* éloignés ne disposent pas de territoires de qualité et ont prouvé que la distance maximale qu'un *leap-frog* doit effectuer entre son site de nidification et la zone alimentaire est de 6 km.

7. La fidélité au territoire

Les oiseaux semblent très fidèles à leur territoire de reproduction (MARTINEZ *et al.*, 1983) sur lequel ils reviennent chaque année avec le ou la même conjoint(e) jusqu'à six années successives (DARE, 1970). Cet auteur cite AMSTRONG (1947) qui a noté que le même oiseau avait utilisé la même cuvette 18 années successives. La fidélité des oiseaux à leur territoire peut les conduire à des formations de couples au sein de la même fratrie (RITTINGHAUS in GLUTZ *et al.*, 1984). SCARTON *et al.* (1994) ont indiqué que 19 des 32 couples qu'ils suivaient étaient trouvés sur le même site l'année suivante, ce qui est proche des 50 % mentionnés par MARTINEZ *et al.* (1983) en Espagne.

8. La tailles des territoires

Sur l'île de Mellum en Allemagne, les résidents ont des territoires compris entre $2\,967 \pm 1\,774 \text{ m}^2$ et $4\,266 \pm 1\,889 \text{ m}^2$ contre $457 \pm 116 \text{ m}^2$ à $1\,369 \pm 309 \text{ m}^2$ pour les leap-frogs. Ces valeurs sont très inférieures à celles notées sur les îles Féroé où elles sont comprises entre $4\,400 \text{ m}^2$ et $10\,000 \text{ m}^2$ (DANIELSEN, 2001). VINES (1979) indique des territoires de $7\,815 \pm 2\,737 \text{ m}^2$ dans les zones herbeuses et les dunes, $75\,650 \pm 19\,937 \text{ m}^2$ dans les zones insulaires et $31\,875 \pm 4\,419 \text{ m}^2$ dans des champs près d'un estuaire au Royaume-Uni.

Sur l'île de Béniguet, en France, les nids les plus proches sont situés à 15 – 16 m les uns des autres. Près d'un tiers sont situés entre 21 et 40 m l'un de l'autre (moyenne 29,4 ; $n = 21$; YÉSOU *et al.*, 1995).

En Italie, sur les zones les plus favorables, les

distances entre les nids varient de 96 à 300 m (moyenne $147,6 \pm 86,7$; $n = 5$; VALLE *et al.*, 1994) mais également entre 198 et 468 m (moyenne $338,4 \pm 89,53$ m) et la plus petite distance entre deux nids est 0,9 m (SCARTON *et al.*, 1993a).

9. La densité des couples nicheurs

Les densités sont exprimées en nombre de couples par km^2 ou par km linéaire (Tableau 1 en annexe). De grandes variations existent en fonction des sites, avec des densités élevées mais généralement sur de petites surfaces, ce qui peut conduire à des valeurs élevées lorsque ces données sont exprimées par km^2 .

10. Les accouplements

Le comportement sexuel des Huîtriers pie est facile à observer, d'autant que les oiseaux peuvent s'accoupler 700 fois avant que le premier œuf soit pondu (HEG *et al.*, 1993). Les premières copulations se produisent sur les territoires jusqu'au moment de la ponte (SELOUS, 1901 ; HUXLEY & MONTAGUE, 1925 ; DIRCKSON, 1932 ; PERRY, 1938 ; ARMSTRONG, 1947 ; MAKKINK, 1942). Les copulations précoces sont une partie du mécanisme comportemental dans lequel les couples s'établissent et se sécurisent (MAKING, 1942).

11. Le nid

Les Huîtriers pie nichent principalement dans des zones ouvertes où la visibilité est bonne (HEPPLESTON, 1971 ; BRUINZEEL, 2004),

généralement à proximité d'un repère sur le terrain (détritiques, touffe de végétation) qui servira aux adultes à repérer l'emplacement exact. Les couples tendent à utiliser le même type de repère et la même cuvette, ou une cuvette proche, que l'année précédente (HEPPLESTON, 1972 ; CAMPREDON, 1978). Ils sont installés par les deux membres du couple avant la ponte mais ensuite les adultes peuvent continuer à apporter des matériaux. Le nid se situe normalement sur un sol sableux peu végétalisé ou sur des galets (BUCKLEY et BUCKLEY, 1980 ; DUNCAN et al., 2001) ou sur du sable coquillier (VALLE & SCARTON, 1996), ainsi que dans les zones sablonneuses situées plus haut sur l'estran et avec un couvert végétal intermédiaire, ou sur un substrat en herbe, sans creuser de cuvette (HEPPLESTON, 1972). Le sable reste le substrat privilégié (RUSTICALI et al., 1999 ; VALLE & SCARTON, 1996). L'Huîtrier pie niche aussi sur le varech, ou sur de la spartine (*Spartina* sp.). Les nids sont garnis de ce que les oiseaux peuvent trouver autour (DIRCKSEN, 1932). Sur les hauts de plage, ils sont tapissés de coquilles et d'autres particules dures (GOUTNER & GOUTNER, 1987). Sur l'île de Béniguet, en Bretagne (**Tableau 2** en annexe), l'Huîtrier pie ne sélectionne pas un type de matériau mais intègre dans la cuvette tout ce qu'il peut trouver aux abords de son site de nidification (YÉSOU et al., 1995). Dans le delta de l'Evros, un nid a même été trouvé dans un pneu de voiture à demi enfoncé dans le sable (GOUTNER & GOUTNER, 1987).

BAILEY (2016) et BAILEY et al. (2019) ont noté que les Huîtriers pie installent leurs nids plus haut que la hauteur moyenne de leur territoire par rapport à la mer (5,7 cm) mais en dessous du maximum de hauteur du territoire (59,4 cm). Sur l'île de Skokholm (pays de Galles), les nids sont dans la végétation de bruyère ou de fougères, de 6 à plus de 30 m du niveau des vives eaux (BUXTON, 1939). Sur l'île de Béniguet (Bretagne, France), les nids sont situés sur l'estran, parfois à moins de 10 m du trait de

côte (moyenne, 3,5 m) et à des distances très variables à l'intérieur de l'île (moyenne 46 m et jusqu'à 110-120 m ; YÉSOU et al., 1995). Dans le delta du Pô, la distance moyenne par rapport à la mer est de 48 ± 27 m et aucun nid n'est trouvé à moins de 10 m de celle-ci. Leur localisation est significativement influencée par la disponibilité en sites de hauteur moyenne, supérieure à 25 cm par rapport au niveau de la mer (RUSTICALI et al., 1999 ; VALLE & SCARTON, 1996, 1999). Dans le delta de l'Evros, la plupart des nids relevés par ces auteurs se situaient à moins de 20 mètres de l'eau (GOUTNER & GOUTNER, 1987). D'après VALLE & SCARTON (1996), 50 %, 31 %, 13 % et 6 % des nids ont été trouvés sur des îlots respectivement inférieurs à 25 cm, 25 à 50 cm, 50 à 100 cm et plus de 100 cm au-dessus du niveau de l'eau, afin d'éviter leur inondation par les marées de vives eaux (MARTINEZ et al., 1983 ; HAUSMANN & HAUSMANN, 1972), ce qui est également noté chez l'Huîtrier de Moquin *Haematopus moquini* (HALL, 1959 ; RANKIN, 1979).

Les Huîtriers pie utilisent des substrats meubles pour établir leurs nids pour trois raisons (HEPPLESTON (1971, 1972) :

- Les œufs peuvent y être plus efficacement camouflés ;
- Il est plus facile d'y gratter une dépression ;
- Cela permet d'éviter les perturbations par le bétail et les moutons qui sont plus fréquents dans les prairies et évitent les substrats où ils peuvent s'enfoncer.

Le peu de données disponibles sur les dimensions des nids semble indiquer qu'elles sont relativement semblables. Le diamètre moyen de 26 nids dans l'estuaire du Pô est de $20,47 \pm 2,55$ cm, pour une profondeur de $4,11 \pm 0,94$ cm (SCARTON et al., 1994). Celui de 11 nids dans le delta de l'Èbre en Espagne est de $21,68 \pm 0,88$ cm et la profondeur est de $3,86 \pm 0,92$ cm (MARTINEZ et al., 1983).

L'élément le plus important semble être la

possibilité d'installer le nid dans des endroits où ils seront peu visibles. Les oiseaux évitent les prairies pâturées car dans un suivi sur ce type d'habitats, 61 % ont été détruits par le piétinement du bétail et 34 % ont été abandonnés après un contact non léthal avec un bovin (HEPPLESTON, 1971).

12. La saison de reproduction

La saison de reproduction varie en fonction de la latitude et des conditions locales. Elle est plus précoce autour de la Baltique et en Islande, plus tardive sur la côte de la mer de Barents. La différence entre ces deux grandes régions est de deux semaines. La période principale de ponte, de 30 à 40 jours, est identique dans le Nord de la Scandinavie et dans les Îles britanniques mais, du sud au nord, elle s'échelonne entre le 12 mai et le début du mois de juin (VÄISÄNEN, 1977).

Il existe une corrélation négative entre les dates d'arrivée et les températures moyennes du mois dans le Nord de la Norvège. Les premières arrivées se situent le 16 mars, avec le premier oiseau vu le 3 mars, mais la plupart des oiseaux n'arrivent en moyenne que le 25 mars, voire jusqu'au début du mois d'avril (ANDERSON & MINTON, 1978 ; BARRETT, 2002).

La période de reproduction peut varier de six semaines (VÄISÄNEN, 1977 ; ENS *et al.*, 1996 ; HEG, 1999 ; YÉSOU *et al.*, 2001). Les pontes seraient légèrement plus précoces chez les populations méditerranéennes que chez les autres populations mais la durée de reproduction serait similaire (**Tableau 3** en annexe).

La date de ponte est associée à la durée d'existence des couples et à l'expérience de reproduction des mâles (VAN DE POL *et al.*, 2006c, BRUINZEEL & VAN DE POL, 2004, BRUINZEEL

et al., 2006). Les couples les plus âgés pondent plus tôt que les nouveaux couples. Cependant, des couples formés depuis plus de 10 ans pondent très tardivement.

S'il existe des différences dans les dates d'arrivées sur les sites en fonction de la latitude, pour le moment, il n'y a pas clairement d'avancée de l'arrivée avec le changement climatique. C'est ainsi qu'en Norvège, l'Huîtrier pie arrive, dans le Nord, 1,7 jour plus tôt entre 1978 et 2000, mais cette différence n'est pas significative (BARRETT, 2002). L'Huîtrier pie figurerait, selon BEINTEMA *et al.* (1985), parmi les espèces de limicoles qui se reproduisent désormais une à deux semaines plus tôt qu'au début du XX^e siècle, même si les effets de ce changement, au niveau populationnel, ne sont pas encore appréhendés correctement. Cette affirmation n'est pas reprise par HULSCHER & VERHULST (2003) qui précisent que les Huîtriers pie n'ont pas changé leur calendrier de reproduction entre 1930 et 2000, alors que la période de fauche a avancé de 18 jours pendant cette période. L'augmentation du chevauchement entre la période de fauche et la reproduction serait, selon ces auteurs, en partie responsable du déclin observé dans la production de jeunes. En Norvège, l'Huîtrier pie arrive, dans le Nord, 1 à 7 jours plus tôt entre 1978 et 2000, bien que pour le moment cette tendance pour une arrivée plus précoce ne soit pas significative (BARRETT, 2002).

Aux Pays-Bas, tout comme en Écosse et en Angleterre, les oiseaux se reproduisent une à deux semaines plus tôt en zones terrestres chez les insulaires, trois à quatre semaines plus tôt chez les continentaux, que les oiseaux se reproduisant sur le littoral (HULSCHER & VERHULST, 2003 ; HEPPLESTON, 1972 ; BRIGGS, 1984). Les oiseaux des zones terrestres nichent plus tôt que les populations littorales à cause des disponibilités en ressources plus précoces pour les femelles (HEPPLESTON, 1972 ; GREENHALGH 1973 ; VÄISÄNEN, 1977 ; WILSON, 1978 ; BRIGGS, 1984 ; BEINTEMA *et al.*, 1985 ;

GOUTNER, 1986). Les reproducteurs terrestres ont une période de ponte plus courte que les autres car leur succès est plus élevé. Ils sont parfaitement adaptés à la recherche de nourriture car, historiquement, les Huîtres pie peuvent consommer des proies terrestres, notamment des vers de terre dans les champs côtiers (DARE, 1966).

Des pontes précoces conduisent à un succès de la reproduction plus élevé (HEG, 1999), tandis que la production de gros œufs serait essentiellement liée à la qualité des territoires (VAN DE POL *et al.*, 2006a).

HEG & HULSCHER (1999) et HEG (1999) ont mis en évidence que des femelles qui pondent tôt produisent de grandes pontes et plus de jeunes alors que celles qui pondent tardivement élèvent peu de jeunes. Les femelles tirent un avantage à pondre précocement car cela leur permet de produire, si nécessaire, une ponte de remplacement (jusqu'à trois pontes de remplacement). La date de première ponte avance de 0,53-0,74 jour par an au fur et à mesure de l'âge des femelles (HEG & HULSCHER, 1999 ; HEG, 1999 ; VAN DE POL & VERHULST, 2006).

13. Les œufs

Les œufs sont décrits comme fauve grisâtre ou jaunâtre, chamois ocre, décorés de filaments brun noir. Un œuf est pondu par jour. Il existe peu de différences dans les mesures que ce soit la longueur, la largeur ou le poids (**Tableau 4** en annexe).

VÄISÄNEN (1977) a synthétisé les valeurs relatives au volume des œufs sur 13 sites d'Europe de l'ouest (figure 52). On constate une variation de 11 % environ dans le volume qui augmente du sud vers

le nord et de la Baltique à l'Islande. Selon cet auteur, ces variations tendraient à prouver que les oiseaux de la Mer baltique diffèrent des populations de mers plus salées.

La variation dans la taille des œufs est très importante (JAGER *et al.*, 2008). Le ratio entre l'œuf le plus grand et l'œuf le plus petit est de 1,5 pour chacune des cinq années de l'étude de ce chercheur (1986 à 1990). 61 % de la variance est expliquée par les différences entre les femelles.

En Lettonie, le volume des œufs dans les zones agricoles est plus élevé que dans les zones côtières ou fluviales, mais la différence n'est pas significative (OPERMANIS, 1997). Une ponte de trois œufs pèse environ 120 g, ce qui correspond à 20 % du poids de la femelle (MERCER, 1968). Les femelles pondent des œufs similaires d'une année à l'autre, cependant leur volume diminue de 0,2 cm³ par an au fur et à mesure de l'âge des femelles. Les grands œufs contiennent plus de matière sèche maigre et de lipides que les petits œufs, mais leur proportion diminue avec la taille des œufs. Le contenu énergétique des œufs n'augmente pas dans les mêmes proportions que la taille des œufs. Le pourcentage d'éclosion est de 87 % et n'est pas corrélé avec le volume des œufs. Le poids des poussins à la naissance augmente avec la taille des œufs et représente environ 65 % du poids frais des œufs. La survie des poussins jusqu'à l'envol n'est pas liée au volume des œufs. Que les œufs soient grands ou petits, leur qualité est la même (JAGER *et al.*, 2008).

14. La taille des pontes

Théoriquement, les couples pourraient déposer 4 œufs, le maximum qui peut être couvé de manière appropriée (HEG & VAN TREUREN, 1998). Cependant, les parents ne peuvent pas nourrir quatre jeunes et la rivalité entre les poussins est largement décrite (GROVES, 1984 ; HEG & VAN DER VELDE, 2001 ; SAFRIEL, 1981). Les pontes de 3 œufs sont une garantie qu'il restera des jeunes à élever malgré la forte prédation sur les nids et les poussins (HEG & VAN DER VELDE, 2001). C'est ainsi, par exemple, que GLINKA & WOLF (1994) attribuent à la prédation la perte de 66,7 % des couvées. ENS *et al.* (1992) et KERSTEN (1996) considèrent que les adultes sont incapables ou peu disposés à investir leur propre énergie dans l'élevage de deux ou trois jeunes, ce qui sacrifierait leur longévité et leur succès reproducteur impliquant donc l'existence d'une réduction active de la taille des couvées (O'CONNOR, 1984).

La taille moyenne des pontes oscille donc autour de 3 œufs (**Tableau 5** en annexe), mais des nids peuvent contenir jusqu'à 4 œufs (voir GLUTZ *et al.*, 1984). En mer du Nord, les pontes de 3 œufs représentent 53,6 % des cas, celles de 2 œufs 22,6 % et celles de 1 œuf 23,8 % (DIRCKSEN, 1932). Un seul œuf dans un nid correspond généralement à une ponte non achevée ou réduite par la prédation sur un ou plusieurs œufs. OPERMANIS (1997) a montré que la taille moyenne des couvées est significativement plus faible dans les zones agricoles que sur le littoral ou le long des fleuves.

Le **Tableau 6** (en annexe) fournit différents paramètres de la reproduction et montre que peu d'œufs parviennent à fournir des poussins à l'envol.

Le nombre de nids à 4 œufs semble diminuer du Nord-Est au Sud-Ouest de l'Europe (GLUTZ *et al.* (1984). La taille de la ponte diminue également graduellement au cours de la saison. Elle est à son maximum entre le 20 et le 31 mai dans les Îles britanniques (HARRIS, 1969). Elle n'est pas dépendante, par contre, de l'âge des oiseaux et des couples se reproduisant pour la première fois peuvent également produire 4 œufs. CAMPREDON (1978) note une ponte de 5 œufs, mais il est possible qu'une telle ponte soit l'œuvre de deux femelles.

La moyenne de 3,2 œufs dans les deux dernières périodes de 5 jours d'avril tombe à 2,2 œufs lors de la dernière pentade de mai (HARRIS, 1967 ; RANKIN, 1979). Les pontes de remplacement sont plus petites que les premières ou que les premières pontes déposées à la même période. Elles se produisent 8 à 15 jours après l'échec de la première ponte. Quand ils ont perdu le premier œuf, les Huîtriers pie adoptent une nouvelle cuvette où ils pondent le reste de la couvée (HARRIS, 1967). Si la destruction est complète tôt en début de saison, ils peuvent changer de cuvette et pondre une couvée de remplacement (ENS *et al.*, 1996).

La taille de la ponte ne dépend pas du milieu (zones littorales ou zones terrestres, HEPPLESTON, 1972) ou de l'importance des dérangements (RUSTICALI *et al.*, 1999), ce qui veut dire que le type de milieu importe peu dans le nombre d'œufs pondus par femelle. Les couples peuvent pondre en moyenne entre 1,1 et 1,5 ponte par an, en raison des pontes de remplacement (**Tableau 6** en annexe).

15. L'incubation

Les œufs sont pondus au minimum toutes les 24 h mais le plus souvent l'intervalle est de 36 à 48h (KEIGHLEY & BUXTON, 1948). La couvaie commence après le dernier œuf (KEIGHLEY & BUXTON, 1948), ou plus vraisemblablement après le deuxième œuf (SAFRIEL, 1967). Les œufs sont couvés entre 24 et 28 jours (moyenne 26,5 jours) par les deux parents (NORTON-GRIFFITHS, 1969). Mâles et femelles couvent sensiblement la même quantité de temps. Quand celui qui ne couve pas ne se nourrit pas, il reste à côté du nid en vigilance ou en sommeil. De ce fait, les Huîtriers pie sont contingentés par le temps car ils ne peuvent consacrer que la moitié du temps disponible pour s'alimenter (VAN DE POL *et al.*, 2006b). En cas de conditions météorologiques difficiles, l'incubation peut durer jusqu'à 35 jours (HEINROTH, 1928 ; DIRCKSEN, 1932 ; KEIGHLEY & BUXTON, 1948 ; BIANKI, 1967 ; VISSER & BEINTEMA, 1991). De même, quand les oiseaux sont fréquemment dérangés, la période d'incubation peut dépasser 27 jours (KEIGHLEY & BUXTON, 1948 ; THARAN, 2016).

16. Les éclosions

Les jeunes naissent dans un intervalle de $1,59 \pm 0,42$ à $4,4 \pm 0,5$ jours (moyenne = 2,9). Ils quittent le nid dans les douze heures qui suivent leur naissance, quand ils sont entièrement secs (KEIGHLEY et BUXTON, 1948). La probabilité qu'un nid aille à l'éclosion varie entre 5 % et 95 % (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1996). Le succès à l'envol est variable, de 23 % à 79 %, avec la plupart des valeurs comprises entre 28 % et 54 %.

Sur l'île de Skokholm, les jeunes éclosent lorsque la biomasse de *Tipula paludosa* est la plus élevée. Par contre, HEPPLESTON (1972) a montré que les oiseaux continentaux en Écosse

se reproduisaient plus tôt mais n'avaient pas synchronisé les éclosions avec le maximum de ressources alimentaires (SAFRIEL, 1967).

17. Les poussins

Comme chez toutes les espèces d'oiseaux, les poussins doivent casser la coquille pour sortir de l'œuf au moment de la naissance. Une pointe dure, appelée la dent du bec, aide à casser la coquille et tombe entre 5 et 13 jours après l'éclosion (DEWAR, 1920 ; RANKIN, 1979), ce qui est proche des 7 à 12 jours attribués au poussin de l'Huîtrier noir *Haematopus bachmani* (WEBSTER, 1941 ; 1943). Si les ressources le permettent, les jeunes restent jusqu'à l'envol dans les 100 m autour de la zone de naissance (RANKIN, 1979). Le développement des soins parentaux commence avec les interactions auditives et tactiles entre les parents en incubation et les œufs à l'éclosion. Les poussins apprennent à répondre aux cris des adultes alors qu'ils sont encore dans les œufs (NORTON-GRIFFITHS, 1969).

Les Huîtriers pie figurent parmi les rares espèces de limicoles qui nourrissent leurs jeunes dans les premiers stades de leur vie (DEWAR, 1913, 1920 ; DIRCKSEN, 1932 ; BUXTON, 1939 ; TINBERGEN & NORTON-GRIFFITHS, 1964 ; LIND, 1965 ; NORTON-GRIFFITHS, 1969), comme la Bécassine des marais (*Gallinago gallinago*), l'Oedicnème criard (*Burhinus oedicanus*), la Glaréole à collier (*Glareola pratincola*) et leur dépendance se prolonge après l'envol, voire même alors que les oiseaux ont entamé leur migration automnale. Pendant la phase d'élevage, la recherche de nourriture par les adultes pour leurs jeunes est l'activité dominante (31 %) devant les 24 % de temps d'alimentation pour eux-mêmes (DANIELSEN, 2001). Pour cela, la surface du territoire est

un compromis entre la zone nécessaire pour collecter les proies et la surface que les adultes sont capables de défendre. L'avantage d'un grand territoire est qu'il permet d'avoir des proies disponibles en abondance suffisante, mais le coût de sa défense est également plus grand que pour un petit territoire. Les jeunes qui ne peuvent pas suivre leurs parents lors de leur recherche alimentaire jusqu'à l'étranger se développent moins vite et présentent une probabilité moindre d'aller jusqu'à l'envol que les oiseaux nourris exclusivement de proies terrestres (SAFRIEL, 1967 ; HARRIS, 1970 ; DIRCKSEN, 1932).

La première proie est apportée aux jeunes avant la fin de leur premier jour (DEWAR, 1920). Les jeunes attendent que les parents leur apportent de la nourriture ou les accompagnent et récupèrent les proies au fur et à mesure qu'elles leur sont présentées par l'un des deux parents. Ceux-ci les appellent par des cris spécifiques et attendent que la proie soit consommée avant d'en chercher une nouvelle (NORTON-GRIFFITHS, 1969). Une fois que la nourriture a été présentée, le comportement des parents dépend de la vitesse avec laquelle les jeunes prennent et avalent la proie. S'ils la prennent rapidement, les parents vont immédiatement en chercher une nouvelle et continuent aussi longtemps que les jeunes les ingèrent. Après une ou deux heures d'activité, les jeunes ne quémandent plus et les adultes cessent de rapporter des proies. Les poussins ne commencent pas à rechercher des proies avant 4 ou 5 jours (LIND, 1965 ; NORTON-GRIFFITHS, 1969 ; RANKIN, 1979).

À l'âge de 15 jours, ils peuvent être laissés à eux-mêmes pendant un moment. Quand les jeunes grandissent, les parents effectuent moins d'apports de proies et ils commencent à les laisser ouvrir les coquillages et en enlever la chair. Ce

changement de contrôle au profit des jeunes peut conduire à l'arrêt du nourrissage par les parents quand les jeunes apprennent à se nourrir d'eux-mêmes. Là où les jeunes ont à apprendre comment capturer des vers, les apports parentaux s'arrêtent à 6 ou 7 semaines et la diminution de la présentation des proies commence à l'âge de 21 jours (NORTON-GRIFFITHS, 1969). La fin du nourrissage dépend à la fois de la diminution des apports par les parents, voire de leur agressivité pour éloigner les jeunes, et de l'aptitude de ces derniers à capturer d'eux-mêmes les proies qui leur sont nécessaires. Le fait de nourrir des jeunes permet aux oiseaux de s'installer là où ils trouveront des proies qui sont inaccessibles aux jeunes. De plus, en cas de disette, cela leur permet de nourrir un des jeunes et de le mener à l'envol, ce qui n'est pas possible pour les autres espèces de limicoles (NORTON-GRIFFITHS, 1969). Les oiseaux apprennent de leurs parents la méthode pour consommer un type de proies particulier. À l'origine, seules les côtes offraient cet avantage avec des invertébrés intertidaux disponibles.

Dans les zones où les jeunes doivent apprendre à consommer des mollusques et des crustacés, les soins parentaux peuvent aller jusqu'à 12 à 20 semaines (KERSTEN & BRENNINKMEIJER, 1995 ; NORTON-GRIFFITHS, 1969), voire jusqu'à 43 semaines pour des jeunes élevés avec des crabes *Carcinus maenas* (NORTON-GRIFFITHS, 1969 ; SAFRIEL et al., 1996). Cette différence vient du fait que les proies sont dures et que le bec du jeune oiseau n'a pas les dimensions ni la solidité de celui des adultes.

Le nombre de jeunes est limité par le taux maximum de captures de proies que les adultes peuvent assurer au cours d'une période de temps déterminée et non par la disponibilité des proies sur leur territoire (NOL, 1984). Leur croissance n'est

pas entièrement dépendante du type de proies que les parents apportent mais est fortement dépendante de la tactique utilisée par les parents quand ils apportent leurs proies. Si les jeunes sont cachés et que les parents doivent leur apporter leurs proies, la croissance sera plus lente que chez les oiseaux qui suivent leurs parents pendant les phases alimentaires (SAFRIEL *et al.*, 1996). Cette même différence concerne les oiseaux élevés sur des habitats de haute qualité par rapport à des oiseaux élevés sur des territoires de basse qualité que les adultes doivent quitter pour aller chercher leurs proies sur d'autres sites (ENS *et al.*, 2014b.) Le succès de la reproduction est donc conditionné par l'abondance des proies à proximité de la zone de présence des poussins afin de compenser l'éventuel déplacement très coûteux en énergie des parents (ENS *et al.*, 1992). HARRIS (1970) avait par ailleurs noté que la taille des territoires, et donc la quantité de nourriture disponible facilement pour les jeunes, limitait la taille de la population sur l'île de Skokholm. La disponibilité en nourriture et la qualité des territoires influencent non seulement la survie des parents mais également celle de leur progéniture avant la période d'envol (TJØRVE & TJØRVE, 2010 ; ENS *et al.*, 1996, TJØRVE *et al.*, 2007).

La croissance est de 10,2 g/j pour les leapfrogs, et de 11,2 g/j pour les résidents (Safriel *et al.*, 1996). Elle peut atteindre 13,9 g/jour (VISSER & BEINTEMA, 1991). Une faible croissance réduit la probabilité des poussins d'aller jusqu'à l'envol mais par contre il n'y a pas d'impact irréversible qui pourrait expliquer une différence de mortalité entre les poussins ayant eu une croissance rapide et ceux ayant eu une croissance lente (KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995). La croissance des poussins a également été étudiée dans le delta de l'Èbre. Les poussins passent de 32 g à

la naissance à 340 g au moment où ils commencent à être prêts pour leur premier vol (MARTINEZ *et al.*, 1982). Les poussins peuvent voler à l'âge de 34 à 37 jours, voire 52 jours (BEINTEMA, 1995).

18. Le régime alimentaire des jeunes

En zones littorales, les proies peuvent être des *Nereis diversicolor*, des *Pygospio* spp., des *Corophium*, mais également des bivalves. La chair des moules est généralement extraite de la coquille mais dans certains cas, les moules sont présentées entières et les adultes doivent les ouvrir devant les jeunes qui ne sont pas capables de le faire eux-mêmes (TINBERGEN & NORTON-GRIFFITHS, 1964).

Sur le Banc d'Arguin (France), les jeunes sont nourris avec des Talictres *Talitrus saltator* (CAMPREDON, 1978). Les adultes doivent parfois effectuer de nombreux déplacements pour alimenter leurs jeunes et NORTON-GRIFFITHS (1969) indique que des oiseaux volent près de 100 km par jour pour nourrir leurs jeunes. Les parents apportent des proies quand eux-mêmes ont satisfait leurs besoins énergétiques. La sélection pour des moules de grande taille nécessiterait de rester plus longtemps loin des jeunes ce qui augmente le risque de prédation. Seuls les oiseaux transportant des moules sur de longues distances sélectionnent des moules légèrement plus grandes s'ils disposent d'une gamme de taille qui le permet et les petites sont consommées par les adultes. Il est en effet coûteux d'apporter des proies trop petites (LIND, 1965).

L'Huïtrier pie nourrit ses jeunes avec des larves de tipulidés dans les zones

terrestres (DEWAR, 1920 ; HEPPELSTON, 1972 ; SAFRIEL, 1967 ; BEINTEMA, 1991, 1995). La consommation des vers de terre pendant la phase d'élevage des jeunes est de $2,54 \pm 1,25$ par minute sur l'île de Skokholm (SAFRIEL *et al.*, 1996) et de $1,94 \pm 0,95$ dans les îles Féroé (DANIELSEN, 2001). Adultes et jeunes picorent les bouses de vache pour en consommer les diptères et les coléoptères coprophages (BRIGGS, 1984). HEPPELSTON (1972) a fourni des informations sur les apports caloriques des proies en fonction de l'âge des jeunes (Tableau 7 en annexe).

Sur l'île de Skokholm, en 1965 et 1966, 28 % des oiseaux nourrissaient leurs jeunes avec des patelles et 72 % avec des arthropodes terrestres et des vers de terre (SAFRIEL, 1967 ; 1985). Les consommateurs de proies terrestres fournissent un succès à l'envol trois fois supérieur à celui des consommateurs de patelles. Quand les parents nourrissent avec des proies terrestres, l'un recherche les proies, tandis que l'autre surveille son territoire, alors que dans le cas des patelles, les parents doivent partir loin et ne voient plus les jeunes, ce qui rejoint les conclusions de HEPPELSTON (1972) puis de BRIGGS (1984). La vigilance des parents est moins élevée chez les oiseaux se nourrissant de patelles et les jeunes sont plus capturés par les goélands. L'augmentation des goélands nichant sur le littoral aurait conduit à un changement comportemental des Huîtriers pie qui auraient colonisé l'intérieur des terres et exploité les ressources terrestres. La sélection agissant pour eux aurait conduit à leur augmentation car le succès de la reproduction est plus élevé que celui des oiseaux littoraux, ce qui aurait conduit à la diminution de ces derniers (SAFRIEL, 1985).

VAN DE POL *et al.* (2010a) ont constaté par modélisation démographique que les variations annuelles de la fécondité des

Huîtriers pie sur l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas, au cours des années 1983-2007, étaient corrélées à l'abondance des nereis, principale source de nourriture des Huîtriers pie pendant la période d'alimentation des poussins (BUNSKOEKE *et al.*, 1966).

19. La hiérarchie des jeunes

Bien que les poussins éclosent dans l'intervalle d'une journée, de légères différences de masse entre eux, consécutives à la masse des œufs, peuvent permettre au poussin le plus lourd de devenir dominant (SAFRIEL, 1981 ; HEG & VAN DER VELDE, 2001). De nombreuses études attestent de la compétition entre les jeunes d'une même couvée pour la nourriture apportée par les parents, qui peut conduire à des retards de croissance et une diminution de la survie chez les jeunes dominés (GROVES, 1984 ; HEG & VAN DER VELDE, 2001 ; SAFRIEL, 1981 ; TJØRVE & UNDERHILL, 2009).

Les différences de masse à la naissance peuvent expliquer la hiérarchie car les reproducteurs produisent de plus petits œufs au fur et à mesure de la ponte. Les différences sont plus prononcées chez les leapfrogs et dans les grandes couvées les années de faible disponibilité en nourriture. Les jeunes nés tardivement ont une probabilité faible d'aller à l'envol et avec des masses corporelles plus basses comparativement aux jeunes nés plus tôt dans toutes les situations. Les leapfrogs produisent de plus petites pontes et les éclosions sont plus asynchrones les années de faible disponibilité en ressources que les années d'abondance ; la même chose est notée chez les résidents se reproduisant à

la fois les bonnes et les mauvaises années. L'ordre d'éclosion affecte également le succès à l'envol chez les résidents. De plus, de grandes couvées permettent une grande survie des poussins les bonnes années, particulièrement chez les résidents. Si les grandes couvées ont des pertes liées à la compétition certaines années, elles produisent cependant plus de jeunes, que ce soit chez les résidents que les leapfrogs. Ceci est lié à la qualité des soins parentaux en lien avec la taille initiale des couvées. Au mieux, les leapfrogs élèvent un jeune par an et la taille des couvées est réduite plus rapidement que chez les résidents. Ceci suggère que les reproducteurs pondent et couvent des œufs en guise d'assurance afin de compenser les pertes imprévisibles dues à une forte prédation à la fois sur les nids (50 %) et sur les poussins (environ 90 %).

Quand les jeunes ne sont pas affectés par la maladie, la hiérarchie sociale, généralement stable, suit la hiérarchie corporelle (SAFRIEL, 1982). De l'éclosion à l'envol, les oiseaux dominants sont plus lourds que les oiseaux dominés. Les différences vont de 1 % le jour de la naissance à 38 % au 5^e jour, mais la différence s'estompe ensuite. SAFRIEL (1981) pense que les Huîtriers pie adultes effectuent une réduction passive des couvées en contrôlant les différences de poids et l'ordre d'éclosion et en acceptant une hiérarchie sociale non agressive. Lorsque les ressources alimentaires sont limitées, la croissance des poussins secondaires est diminuée ; leur grande faim et leur manque de repos les met plus à risque de prédation que les poussins dominants (GROVES, 1984 ; SAFRIEL, 1981 ; Tjørve & Tjørve, 2007). La hiérarchie sociale chez les poussins n'est pas agressive, la simple sortie du poussin dominant de son abri quand les parents arrivent avec de la nourriture est suffisante pour conduire les

oiseaux dominés à attendre leur tour. Une fois que la hiérarchie est établie, les oiseaux de rang inférieur reçoivent moins de nourriture que les poussins dominants et, en cas de ressources limitées, ils peuvent ne pas obtenir la quantité qui leur est nécessaire et accusent une baisse de poids et un ralentissement de leur croissance, allant jusqu'à leur mort.

20. L'adoption de poussins

CAMPREDON (1978) relate le cas d'un jeune adopté par un autre couple dont les poussins avaient une dizaine de jours de plus que lui. L'Huîtrier pie peut par ailleurs élever des jeunes n'appartenant pas à son espèce. TRIPLET (1987) et TRIPLET & SUEUR (1981) relatent le cas d'une jeune Avocette élégante (*Recurvirostra avosetta*) élevée par un couple d'Huîtriers pie, famille reconstituée dans laquelle l'oiseau paraissant le plus faible, le poussin d'Avocette élégante, s'est avéré le plus apte à récupérer les proies apportées par les adultes. Ce poussin a bouleversé la structure sociale de la couvée décrite par SAFRIEL (1981, 1982). Dans le schéma classique, le dominant prend la nourriture donnée par les parents en premier, puis le subdominant peut être nourri et s'il reste suffisamment de proies, le troisième de la couvée peut à son tour être nourri. Dans le cas présent, la jeune Avocette élégante est née d'un œuf qui avait été pondu dans une cuvette où une femelle d'Huîtrier pie a pondu ses trois œufs et a donc couvé l'ensemble. À la naissance, elle s'est montrée plus mobile que les deux poussins d'Huîtriers pie parvenus à l'éclosion pour récupérer des proies et a été nourrie comme un poussin de sa famille

d'adoption. Elle a ainsi, malgré son poids plus faible, pris le rôle de dominant ce qui a conduit rapidement à la disparition du poussin dominé. Le poussin d'Huîtrier pie qui aurait dû être le dominant était donc en compétition avec un poussin d'une autre espèce, pourtant plus petit, et n'avait pas plus de chance que ce dernier de récupérer les proies. Ce poussin disparut à l'âge de 18 jours tandis que le poussin d'Avocette élégante parvenait à l'envol, montrant que la structure hiérarchique était bien à l'avantage de cette dernière, reconnue par les parents adoptifs comme un de leurs poussins (TRIPLET, 1987).

Les Huîtriers pie sont également capables d'adopter des poussins d'autres espèces comme le Grand Gravelot *Charadrius hiaticula* (DICKSON, 2003), de couvrir et d'élever un Vanneau huppé *Vanellus vanellus* (HAMPSHIRE & RUSSELL, 1993 ; DOUGALL, 1998), oiseau qui, contrairement au cas de l'avocette, se nourrissait seul tandis que les jeunes Huîtriers pie étaient nourris par les parents. À une seule reprise le jeune Vanneau huppé a accepté une proie apportée par un de ses parents adoptifs alors que cela était systématique dans le cas de l'Avocette élégante. Sur une des couvées, des trois poussins à l'éclosion, un était encore vivant à l'âge de 12 jours (DOUGALL, 1998). SUTTIES (2001) relate le cas d'un Huîtrier pie qui couvait un œuf de Goéland argenté (*Larus argentatus*) puis qui l'élève comme s'il était un de leurs jeunes et SANDISON et OKILL (2012) relatent le même type d'observation avec un Goéland cendré (*Larus canus*). Enfin, VISSER (1983) décrit l'adoption d'une couvée de Barge à queue noire *Limosa limosa* par un couple d'Huîtriers pie. Des observations concernent également le partage ou l'appropriation de nids de Barge à queue noire *Limosa limosa*, de Chevalier gambette *Tringa totanus*, de Mouette

rieuse *Chroicocephalus ridibundus*, et de Canard colvert *Anas platyrhynchos*, ce qui se produirait notamment quand les couples ont échoué leur nidification, selon JAN HULSCHER in VISSER (1983). LOPEZ & MURUJO (2012) ont également décrit le nourrissage d'un jeune Tadorne de Belon (*Tadorna tadorna*), et une tentative infructueuse l'année suivante.

21. Les causes de la mortalité des jeunes

L'Huîtrier pie est une espèce agressive (GOCHFELD, 1984) et les reproducteurs se rassemblent pour chasser les prédateurs ailés pendant toute la période d'incubation et d'élevage des jeunes. Le succès à l'éclosion peut cependant être impacté par les inondations (BRIGGS, 1984 ; LAURO et BURGER, 1989), mais aussi par la prédation (RANKIN, 1979 ; BRIGGS, 1984, 1985 ; BEINTEMA & MUSKENS, 1987) qui est responsable de la mortalité de 42,5 % des poussins en zone continentale des Îles britanniques (HEPPLESTON, 1972), valeur similaire à celle de 42,1 % de pertes de nids mentionnée par BEINTEMA pour les Pays-Bas (1991). La présence des adultes au nid diminue avec l'augmentation de la densité de reproducteurs. Lorsqu'un adulte s'absente pour se nourrir, une compétition intraspécifique territoriale s'installe et permet aux prédateurs d'avoir accès aux œufs ou aux jeunes (BRIGGS, 1984).

La mortalité quotidienne est plus importante pendant la période de ponte que pendant la couvaison. Elle est de $0,0708 \pm 0,0258$ par jour pendant la ponte et de $0,0225 \pm 0,0052$ pendant l'incubation (VERBOVEN et al., 2001). En Lettonie, le taux d'éclosion est de 19 % sur le littoral, 47,2 % le long des eaux continentales et

6,2 % dans les terres agricoles (OPERMANIS, 1997).

Pour comprendre et quantifier les causes de mortalité, MASLO *et al.* (2016) ont utilisé des nids artificiels suivis par des caméras. Sur 132 nids, 45 ont survécu à la période, 35 ont été submergés par les flots, 32 ont été prédatés, 9 ensevelis par le sable, 7 détruits par les humains, deux ont disparu pour une raison inconnue et 1 a été détruit par un chien. L'exposition topographique est la principale cause de disparition des nids en raison du risque de submersion par la mer. Dans une autre étude expérimentale, le piétinement avait un effet sur la mortalité au stade œufs, mais en même temps, il s'avère nécessaire pour maintenir des zones de végétation rase et la mise en herbe des animaux au printemps est également d'importance économique pour les éleveurs (SABATIER *et al.*, 2015). Les auteurs considèrent qu'un pâturage important à l'automne permet de maintenir une végétation rase au printemps et donc de lever la première contrainte. Ils préconisent d'ajuster le chargement (nombre d'unités de bétail à l'ha) à la situation locale afin de minimiser les risques de piétinement des nids, en utilisant un coefficient de piétinement à définir avant de mettre en place des mesures de gestion. Une végétation courte ne pose pas de problème quand les prédateurs sont peu abondants mais les oiseaux ne peuvent défendre efficacement leur progéniture si la végétation est basse et que le nombre de prédateurs est important. Tous les oiseaux prairiaux, dont l'Huîtrier pie, gardent une distance d'environ 300 m entre leur nid et un perchoir d'un prédateur aérien. Les Huîtriers pie semblent être les plus tolérants, malgré le risque qu'un prédateur utilise ce haut perchoir pour repérer le nid ou les jeunes (VAN DER VLIET *et al.*, 2008).

GOSS-CUSTARD *et al.* (1995) ont analysé 13 publications qui mettent en évidence que la prédation par les laridés est la plus importante sur les zones littorales, celle des corvidés étant la cause majeure de la perte d'œufs dans les zones intérieures. Plusieurs études présentent la prédation comme la cause principale de mortalité (RANKIN, 1979 ; BRIGGS, 1984, 1985 ; BEINTEMA & MUSKENS, 1987). Les œufs sont noyés dans 5 études, le piétinement par le bétail et les machines agricoles dans 5 autres. Les œufs sont abandonnés ou perdus pour des raisons inconnues dans respectivement 3 et 6 études. Les causes de mortalité des poussins sont dominées par la prédation et, comme le signalent SAFRIEL (1985) et ENS *et al.* (1992), les poussins sont d'autant plus vulnérables qu'ils sont en manque de nourriture (SAFRIEL, 1985 ; ENS *et al.*, 1992). La mortalité par famine est une cause directe de mortalité sur les territoires de mauvaise qualité (ENS *et al.*, 1992) et quelques oiseaux meurent également de maladies (SAFRIEL, 1981, 1982). Dans le bassin d'Arcachon, le pourcentage de nids disparus avec une cause indéterminée est de 24 %. Cependant, 46 % des nids d'Huîtrier pie ont au moins eu un œuf éclos, 22 % ont subi une prédation, 2 % ont disparu à cause de conditions météorologiques défavorables et 5 % ont été abandonnés par le couple. On considère un nid comme éclos si au moins un des œufs donne un poussin vivant (THARAN, 2016).

Le piétinement par le bétail ou les activités agricoles peuvent être à l'origine d'un échec de la reproduction comme cela a également été montré chez l'Huîtrier de Finsch *Haematopus finschi* (SAGAR *et al.*, 2000). Les adultes peuvent parvenir à dissuader le bétail d'écraser le nid. Le piétinement par les chevaux est rare. Sur 20 échecs de nids d'Huîtrier américain

documentés par SABINE *et al.* (2006), un seul avait été écrasé par un cheval. Les pertes par piétinement sont comprises entre 33,5 % (BEINTEMA, 1991) et 61 % (HEPPLESTON, 1971, 1972). Outre le piétinement, les animaux peuvent écraser les œufs avec leur museau et en consommer l'intérieur (SAGAR *et al.*, 2000). Aux Pays-Bas, les engins agricoles sont responsables de 8,9 % des pertes, les abandons de nid de 9,1 % et enfin la cause d'échec n'est pas connue dans 6,5 % des cas (BEINTEMA, 1991). Au Royaume-Uni, 34 % des nids sont désertés en conséquence d'interactions non fatales, et donc seuls 5 % des œufs vont à l'éclosion (HEPPLESTON, 1971, 1972). Le pourcentage de nids détruits par le bétail est élevé jusqu'à ce que des dispositifs de protection des nids diminuent les écrasements à 7,5 % (HEPPLESTON, 1971, 1972).

La survie des nids n'était cependant pas reliée à la densité de bétail ou à la hauteur de la végétation autour des nids (OTTVAL, 2005). La productivité est la plus élevée dans les zones pâturées par les moutons en hiver car des engrais sont épandus en avril assurant la récolte de foin. La croissance de la végétation cache les nids et permet d'éviter la prédation. À l'inverse, la végétation a un rôle important car elle peut permettre aux prédateurs de se dissimuler et WILSON (2005) a montré l'avantage qu'il y avait à supprimer la végétation pour augmenter le nombre de couples nicheurs.

Le succès de la reproduction a décliné en Europe entre 1963 et 2005, en particulier avec une hausse de la prédation de 40 % (ROODBERGEN *et al.*, 2011). Dans 32 études, 56,3 % des nids ont été détruits par un prédateur (McDONALD & BOLTON, 2008). La prédation est accentuée par les dérangements qui facilitent la localisation des couvées par les prédateurs. Sur la

partie danoise de la mer des Wadden, la prédation est comprise entre 39-77 % alors que l'inondation est de 4 % une année et 16 % l'autre (BREGNBALLE *et al.*, 2015). Sur la côte de Vénétie, les causes d'échec sont l'inondation par des marées hautes et la prédation (SCARTON & VALLE, 1998).

Les oiseaux passent plus de temps avec leurs jeunes en zones continentales que sur les zones littorales, ce qui permet une meilleure vigilance contre les prédateurs (HEPPLESTON, 1972). Les nids sont cependant pillés par les corvidés, les mustélidés, les laridés, (BRIGGS, 1984). La prédation est d'autant plus forte que les parents s'alimentent loin de leurs jeunes et le choix de la zone d'alimentation, plutôt que de l'habitat de reproduction, affecte indirectement le succès de la reproduction (SAFRIEL, 1967). La prédation est moins forte sur les zones non pâturées que sur les zones pâturées (BEINTEMA, 1991). La présence rapprochée de couples nicheurs est également importante. Les couples isolés à plus de 50 m d'un voisin ont plus de 50 % de chances d'être prédatés pendant la période d'incubation que les couples avec des voisins (0,91 contre 0,62), selon BAILEY (2016).

En Bulgarie, les causes de mortalité sont l'inondation des îles de reproduction sur les fleuves Maritsa et Danube, le dérangement pendant l'incubation et la prédation par des chiens et des chats errants, ainsi que par d'autres prédateurs (GOLEMANSKI, 2011).

La prédation est essentiellement attribuable aux laridés sur les zones littorales (GOSS-CUSTARD *et al.*, 1995) notamment au Goéland cendré *Larus canus* et au Goéland argenté *Larus argentatus* (HARRIS, 1967 ; HEPPLESTON, 1972 ; BRIGGS, 1984 ; BEINTEMA & MÜSKENS, 1987 ; YÉSOU *et al.*, 1995 ; HARRIS & WANLESS, 1997 ; VERBORN *et al.*, 2001 ; FONTENEAU *et al.*, 2018).

Aux Pays-Bas, sur l'île de Schiermonnikoog, en raison de la prédation par le Goéland argenté *Larus argentatus* et le Goéland cendré *Larus canus*, le pourcentage d'œufs à l'éclosion est égal à 69 % (VERBOVEN *et al.*, 2001) et la disparition des œufs est plus forte pendant la période de ponte que pendant celle de la couvaison.

Pour VAN DER WAL & PALMER (2008), la territorialité de l'Huîtrier pie est liée à la prédation sur les œufs par le Goéland cendré et la Mouette rieuse et par la prédation par le grand Labbe *Stercorarius skua* sur les poussins et sur des œufs aux îles Féroé et sur des oiseaux volants en Islande et aux Shetlands (FURNESS, 1979). Sur l'île de Skokholm, le Goéland brun *Larus fuscus* est responsable de la perte d'œufs et de poussins (HARRIS, 1967). Sur le Banc d'Arguin (Gironde), 25,7 % des nids ont été détruits par les goélands dans les zones d'accès interdit contre 11,1 % à l'extérieur (THARAN, 2016), indiquant que la présence humaine les dissuade bien qu'elle induise des dérangements qui peuvent également être préjudiciables.

La prédation, principalement par la Mouette rieuse, est la cause majeure de perte d'œufs sur les îles Féroés (DANIELSEN, 2001). La faible mortalité des œufs y serait due au fait que les nids sont proches les uns des autres (46 couples/km²) ce qui provoque un comportement défensif de la part de plusieurs Huîtriers pie de manière simultanée (DANIELSEN, 2001). Sur l'île de Béniguet (France), Goélands argentés, bruns et marins sont responsables de l'échec de 23,5 % des œufs (YÉSOU *et al.*, 2001), alors que, pendant la période de ponte, les parents passent 78 % de leur temps sur leurs œufs (VERBOVEN *et al.*, 2001). Sur cette île, les poussins disparaissent dans les 8 à 10 jours qui suivent l'éclosion, généralement capturés par les trois espèces de goélands qui s'y reproduisent (YÉSOU *et*

al., 2001). BALLOT (1991) indique que, sur l'île de Balaneg, au large de la Bretagne, l'augmentation des effectifs nicheurs de goélands bruns et argentés n'a pas conduit à une diminution des couples nicheurs d'Huîtriers pie, mais à une redistribution dans les zones peu peuplées de laridés. Par contre il relate le cas d'une autre île proche (Banna) qui, une fois désertée par les humains, a été conquise par les oiseaux.

Sur des îles du delta du Pô, la prédation par les goélands est la cause principale des échecs. Elle est la plus importante sur les couvées tardives. La prédation par les corvidés se fait sur les couples qui se reproduisent parmi les goélands, indiquant que ceux-ci n'ont pas d'effet protecteur (RUSTICALI *et al.*, 1999). L'association de l'Huîtrier pie avec des Goélands leucophées tient au fait que les deux espèces exploitent les mêmes types d'habitats (RUSTICALI *et al.*, 1999). Les goélands peuvent par contre tirer profit de la présence d'œufs et de jeunes (FASOLA & CANOVA, 1991).

Avant le début du contrôle des Goélands argentés et bruns, il y avait une petite population d'Huîtriers pie sur l'île de May dont la croissance était diminuée par la prédation sur les œufs et les poussins. Après le contrôle, le nombre de territoires de reproduction a augmenté mais le succès de la reproduction n'a pas augmenté pour autant, les goélands étant toujours responsables de la prédation sur les œufs et les nids. La diminution des effectifs de goélands rend donc l'île attractive pour des couples venus d'autres sites, mais cela n'augmente pas le succès de la reproduction, ce qui indique que la présence massive de laridés empêche la reproduction, mais qu'il suffit de quelques laridés pour impacter le succès de la reproduction (HARRIS, 1967 ; HARRIS *et* WANLESS, 1997).

TINBERGEN & NORTON-GRIFFITHS (1964) ne relatent pas de prédation des Mouettes rieuses sur les poussins d'Huîtriers pie, mais plutôt des vols de proies par les jeunes mouettes qui chargent les Huîtriers pie adultes quand ceux-ci reviennent avec de la nourriture pour les jeunes. De même, TINBERGEN (1975) indique que bien que le Goéland argenté *Larus argentatus* puisse consommer les œufs lorsque les parents ne sont pas sur les nids, des Huîtriers pie peuvent s'installer au sein de colonies de ce laridé et y élever leurs jeunes, profitant de l'effet dissuasif de la colonie envers des prédateurs. Ainsi, en Norvège, la reproduction à proximité de goélands ne semble pas influencer le succès à l'envol (TJØRVE et TJØRVE, 2016).

Sur le Banc d'Arguin, où la prédation par la Corneille noire et les dérangements sont responsables de l'échec des couvées (SEPANSO, 2011), plusieurs cas de prédation par le Milan noir *Milvus migrans* ont également été constatés (Tharan, 2016).

L'augmentation des effectifs de Renard roux *Vulpes Vulpes* est responsable du déclin de nombre de couples reproducteurs dans les zones terrestres des Pays-Bas (WILLEMS et al., 2005).

Aucune perte causée par des mammifères nocturnes n'a été constatée sur l'île d'Oland où tous les événements de prédation des couvées enregistrés se sont produits pendant la journée (LUTZ, 2008), ce qui veut dire que les goélands ou les rapaces sont les prédateurs les plus probables. Les Huîtriers pie pourraient contrer le risque de prédation diurne en étant présents sur le territoire de reproduction plus longtemps pendant la journée. Cela pourrait être la raison pour laquelle la distance maximale parcourue depuis le nid est significativement plus faible pendant la journée que la nuit. NORDSTRÖM

et al. (2003) notent que supprimer le Vison américain (*Neovison vison*) des petites îles n'est pas le facteur contributif essentiel pour augmenter le nombre de couples d'Huîtriers pie. Le Hérisson d'Europe *Erinaceus europaeus* est responsable de 11 % des échecs de nids de limicoles dans le South Uise (JACKSON et al., 2004) mais il est probablement tenu en échec par l'Huîtrier pie capable de lui résister et les œufs sont peut-être trop gros pour lui. Cependant, les auteurs pensent qu'une vigilance particulière doit être établie. En effet, les chats, les rats et les Hérissons d'Europe sont considérés comme des prédateurs (VAN DER ENDE et al., 2017).

Les oiseaux quittent le nid lorsque le premier œuf est prédaté, le reste de la ponte est déposé dans un nouveau nid sans l'ajout d'un œuf supplémentaire (HARRIS, 1967). Il a montré également que sur l'île de Skokholm (sud du pays de Galles), le pourcentage de jeunes survivant après 30 jours est de 60-70 % pour les couvées précoces mais seulement de 5 à 20 % pour les couvées tardives, du fait de la plus faible taille des couvées tardives. Après l'envol, la survie est la même pour les oiseaux précoces ou tardifs, ce qui peut être lié à l'alimentation sur des moules ou des coques une fois que les oiseaux ont quitté l'île (HARRIS, 1969).

La mortalité liée à l'intervention d'un autre Huîtrier pie est rare. TOMLINSON (1993) relate le cas d'un poussin tué par un adulte, tout comme le font YÉSOU et al. (2001) pour la mise à mort d'un jeune de 15 à 20 jours au cours d'un conflit territorial. À noter qu'une étude sur les causes de réussite et d'échec du Vanneau huppé et de la Barge à queue noire met en évidence la prédation occasionnelle de l'Huîtrier pie sur les œufs de ces deux espèces (AARHUS UNIVERSITY, 2009).

22. Le succès à l'envol

Le succès à l'envol est conditionné par une forte mortalité se situant entre 31 et 80 % dans les 8 premiers jours de vie des poussins, (HEPPLESTON, 1972) et 66 % dans les 11 premiers jours (KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995). Selon HARRIS (1969), seuls 16 % des oiseaux sont vivants un mois après l'éclosion, indépendamment de la date de ponte. Le succès à l'envol augmente fortement avec le taux de croissance, passant de 0 chez les poussins qui ne grossissent que de 6 gr par jour à 85 % chez ceux qui prennent plus de 10 g par jour. Les oiseaux qui prennent leur envol tôt ont eu une croissance plus rapide. Le succès est plus élevé chez les couvées précoces que chez les couvées tardives (HARRIS, 1967 ; RANKIN, 1979). Bien qu'une faible croissance réduise le succès à l'envol, cela ne conduit pas à une probabilité plus élevée de mortalité après l'envol (KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995).

HARRIS (1967) a étudié une population reproductrice d'environ 50 couples sur l'île de Skokholm (sud du Pays de Galles) entre 1963 et 1965. Le succès à l'envol est de 36,7 à 59 % et la mortalité annuelle moyenne entre l'envol et la reproduction est de 40 %.

HEPPLESTON (1972) a montré qu'en Écosse, les Huîtriers pie avaient un succès de la reproduction plus élevé dans des zones nouvellement colonisées, généralement agricoles et à l'intérieur des terres que dans leur environnement littoral ancestral. Ceci tiendrait au fait que la densité de reproducteurs conduirait à des disputes territoriales plus fréquentes, ce qui expose les jeunes à la prédation pendant de plus longues périodes que lorsque la densité de couples est basse.

Le nombre de jeunes à l'envol est de 1,8 par couple sur le littoral arctique, valeur particulièrement élevée et qui n'est peut-être que ponctuelle (BIANKI, 1967). GRISHCHENKO *et al.* (2012) avancent la production de $2,3 \pm 0,2$ oiseaux à l'envol ce qui semble également élevé et peu probable sur plusieurs années. Sur les îles Britanniques, il est de 0,9 à 1,5 (HARRIS, 1967) ou de 1,3 (BRIGGS, 1984). Il est de 0,36 sur le littoral de l'Écosse (HEPPLESTON, 1972), de 0,4 sur les zones littorales, de 0,42 sur les zones fluviales et de 1,03 sur les zones agricoles dans le Lancashire (BRIGGS, 1984), de 0,2 sur l'île de Skokholm (Safriel, 1985) , de 0 à 1,3 aux Pays-Bas (ENS *et al.*, 1992 ; KERSTEN et BRENNINKMEIJER, 1995), et en particulier de 0,1 à 0,45 sur l'île de Schiermonnikoog aux Pays-Bas (HEG & VAN DER VELDE, 1999). Cela n'explique pas si ce faible taux de succès est la cause de la diminution des populations ou la conséquence de ressources alimentaires peu abondantes et d'une forte densité de reproducteurs sur l'île, augmentant la compétition entre les couples pour les ressources (ENS, 1992 ; HEG, 1999). Dans la mer des Wadden, en 2007, le taux d'éclosion de nids est compris entre 15 et 85 % et le nombre de jeunes par couple est de 0 à 0,05, alors qu'en 2008, il est compris entre 41 et 89 % et le nombre de jeunes par couple est compris entre 0 et 0,56 (KLEUNEN *et al.*, 2010).

GOSS-CUSTARD *et al.* (1995) ont établi une prédiction sur la taille des couvées, le succès à l'éclosion et le succès à l'envol sur des sites littoraux et intérieurs, pour les populations atlantique (ensemble des oiseaux des Îles britanniques, de l'Islande et des Féroë) et continentale, en partant des équations les plus pertinentes issues de la synthèse des données existantes (**Tableau 8** en annexe). Globalement, la population atlantique fournit un succès à l'envol supérieur à la

population continentale, quelle que soit la sous-population concernée, littorale ou intérieure.

La production de jeunes à l'envol est de 0,68 à l'intérieur des terres et de 0,36 en zone littorale, la différence se faisant essentiellement au stade des poussins (HEPPLESTON, 1972). CAMPREDON (1978) donnait 1,6 jeune par couple pour le Banc d'Arguin (Gironde). Les couples se reproduisant à l'intérieur de l'île de Béniguet en Bretagne fournissent plus de jeunes à l'envol par couple que les couples se reproduisant sur le littoral de cette île (respectivement 0,58 contre 0,31 à 0,37), selon YÉSOU *et al.* (2001). GLINKA et WOLF (1994) considèrent qu'il n'y a que 0,1 à 0,9 jeune à l'envol par couple en Basse Rhénanie. Sur l'île de May, le succès de la reproduction est de $0,33 \pm 0,04$ jeune, soit à 0,44 - 0,62 sur la zone littorale et à 0,44 en intérieur des terres, mais seulement à 0,16 là où le nombre de goélands était le plus élevé (HARRIS, 1970 ; SAFRIEL, 1985). Les Huîtriers pie de la partie danoise de la mer des Wadden produisent 0,26 jeune par couple en 2010 et 0,01 en 2011. Cette différence est principalement due à une plus grande perte de ponte en 2011 (BREGNBALLE *et al.*, 2015). Sur la côte de Vénétie en Italie, le succès à l'envol est de 0,66 poussin par couple (SCARTON et VALLE, 1998). RITTINGHAUS (1963) indique qu'un couple n'a jamais eu un jeune à l'envol en 13 ans.

HARRIS (1969) calcule que les couples produisent 0,7 à 0,9 jeune par saison, mais les valeurs ne sont pas uniformes selon les sites et les années (**Tableau 9** en annexe). Elles sont de 1,7 jeune en début de saison et de 0,2 jeune en fin de saison. Cette diminution est due à une taille de ponte moyenne plus basse et à un taux d'éclosion également plus faible. SAFRIEL (1967) a montré que le taux de succès plus élevé des jeunes en début de saison

est lié au fait que les jeunes sont nourris avec des proies terrestres comme les chenilles et les tipules dont les densités sont moindres plus tard au printemps. Les patelles, également proies des jeunes, sont de moindre qualité nutritionnelle pour les jeunes.

Une dépendance entre le succès des couvées et la date de ponte a été mise en évidence avec une diminution progressive au fil du printemps (SAFRIEL, 1967 ; HARRIS, 1969). La probabilité d'envol des jeunes est fonction de l'ordre de naissance, de la taille de la couvée, de la qualité des territoires et de la disponibilité en ressources alimentaires (HEG & VAN DER VELDE, 2001).

Si le succès à l'éclosion est le même, le succès à l'envol est plus élevé chez les oiseaux continentaux. Les poussins sur le littoral sont à 52 % de la quantité que les poussins continentaux. De plus, les oiseaux côtiers consacrent moins de temps que les continentaux à protéger les œufs et les poussins.

Sur l'île Mellum, en Mer du Nord, le succès à l'éclosion par couple à l'envol et par an est de 35 à 41 % et 0,36 jeune (PLEINES, 1990). Pour DIRCKSEN qui a travaillé sur cette île (1932), sur 253 œufs, 79,1 % ont éclos. 15,8 % des œufs donnent des jeunes à l'envol.

Sur l'île de May, sur 717 œufs suivis en sept années, 494 (soit 68,9 %) ont été perdus tout comme l'ont été 164 (73,5 %) des poussins qui ont éclos. Les Goélands argentés et bruns sont les principaux prédateurs des œufs et de la plupart des jeunes (HARRIS & WANLESS, 1997). Ces auteurs indiquent toutefois, à la suite de SAFRIEL (1985), que la prédation est plus importante sur des oiseaux affamés que sur des oiseaux repus et il ne peut être exclu que même sans prédation les premiers

n'auraient pas disparu. Dans le delta de l'Èbre, la mortalité des poussins se produit essentiellement quand ils sont presque à l'envol (MARTINEZ *et al.*, 1983) probablement parce qu'ils sont plus repérables à cette période.

Le succès à l'éclosion, en Allemagne, est meilleur avec une pression de pâturage de 0,5 bovin à l'ha plutôt qu'avec 2,2 bovins à l'ha (THYEN, 2005), cependant à 0,5 bovin à l'ha, le taux d'éclosion est réduit de 10 % (THYEN, 2005). Sur le Banc d'Arguin (Gironde, France), pour 2,34 jeunes par couple (RIBEREAU-GAYON, 1979), 70 à 75 % disparaissent avant l'envol.

Le recrutement doit être de 0,4 jeune par couple et par an pour assurer la stabilité d'une population (ENS *et al.*, 2011). Ces auteurs se sont appuyés sur les travaux de KLOK *et al.* (2009) qui définissaient une population en augmentation avec 0,36 jeune par couple à l'envol. Les autres estimations sont de 0,45 jeune par couple avec une survie de 92 % (HULSCHER & VERHULST 2003), mais également 0,4 jeune par couple pour une survie annuelle moyenne adulte de 94 % (OOSTERBEEK *et al.* 2006 ; VAN DE POL, 2006). VAN DE POL *et al.* (2010b) indiquent 0,35 jeune sur la base de nombreuses études menées à Schiermonnikoog. Cependant, ENS & UNDERHILL (2014) indiquent que la globalité des études fournit une estimation de 0,33 jeune, ce qui peut constituer une valeur limite inférieure et montre le risque à terme d'un succès à l'envol insuffisant pour assurer le renouvellement des populations.

23. Divorcer pour mieux assurer sa descendance

Les Huîtriers pie sont très fidèles à leur site de reproduction, et socialement et génétiquement monogames (HEG *et al.*, 1993, 2000a, 2003 ; VAN DE POL *et al.*, 2006b). Les relations sociales et donc les positions sociales sont maintenues au fil des années à la fois sur les zones d'hivernage et de reproduction (ENS & CAYFORD, 1996 ; ENS *et al.*, 1996). Normalement, à la fin de l'hiver, mâles et femelles, qui étaient en dehors de leur territoire, tendent à retrouver leur congénère de l'année précédente sur le même territoire. Ils sont donc considérés comme fidèles au cours de la saison et fidèles d'une saison à l'autre, et Rittinghaus (1963) relate un mariage qui a duré 20 ans mais de nombreuses observations ont conduit à reconsidérer cette stabilité. Le divorce concerne une minorité d'oiseaux et se produit généralement avant le début de la ponte (ENS *et al.*, 1993). Sa fréquence est de 6,3 à 12,1 % par an, pour une moyenne de 8 % (HARRIS *et al.*, 1987 ; HEG *et al.*, 2003).

Le divorce peut être lié à l'incapacité d'un des partenaires à se reproduire (4,4 %), occasionnellement à la délocalisation d'un des membres du couple (0,3 %) et à d'autres causes (1,6 %). Mais ces raisons ne sont pas les seules. Il semble que la fidélité des oiseaux s'accompagne d'une baisse de leur production de jeunes, et donc d'une moindre probabilité à assurer sa descendance. Des couples formés depuis plus de 12 ans produisent moins de jeunes chaque année que de jeunes couples. Par ailleurs, un oiseau qui a une date constante de ponte pendant les 4 années avant un divorce commence à avancer sa date de ponte quand il change de partenaire, indépendamment de son sexe. De plus, la

survie des œufs est basse pour les couples nouvellement formés, plus élevée pour des couples qui sont ensemble depuis 5 à 7 ans et décline ensuite pour les couples qui sont ensemble plus longtemps (VAN DE POL *et al.*, 2006). Le **Tableau 10** (en annexe) fournit le détail d'une population bien étudiée, celle de l'île de Schiermonnikoog. HEG *et al.* (2003) distinguent deux types de divorce. Dans la désertion, un des deux membres quitte l'autre tandis que dans l'usurpation, un nouvel oiseau s'immisce dans le couple. Le taux annuel de désertion est de 3,8 % et le taux annuel d'usurpation est de 4,1 % (HEG *et al.*, 2003) et, à titre de comparaison, le veuvage est de 7 % par an (Bruinzeel, 2004 ; VAN DE POL *et al.*, 2006b). La survie et les possibilités de reproduction sont grandement déterminées par le statut social des oiseaux. Ceux qui prennent l'initiative de quitter leur partenaire augmentent leur capacité adaptative (fitness) par rapport aux oiseaux qui sont obligés de quitter leur partenaire à la suite d'une usurpation, cependant cela ne se produit que chez les oiseaux occupant des territoires de faible qualité, car sur les territoires de haute qualité, les oiseaux qui divorcent n'améliorent pas leur fitness. Le statut des oiseaux qui restent sur le territoire après le divorce n'est pas affecté si leur partenaire a été évincé, mais diminue si leur partenaire a déserté. La survie après un divorce est significativement plus basse chez les oiseaux qui ont été évincés que chez ceux qui ont déserté. Les taux de divorce, et notamment de désertion, sont plus élevés chez les occupants de territoires de faible qualité que chez ceux de territoires de haute qualité. En général, les taux de divorce sont plus élevés après une période de mortalité élevée : Les résidents survivant à un hiver rigoureux sont affaiblis au printemps et les non reproducteurs

peuvent en tirer profit. Sur les territoires de haute qualité, les usurpations augmentent avec l'augmentation de la mortalité des reproducteurs, et cette relation ne se retrouve pas chez les couples occupant des territoires de faible qualité. Les taux de désertion sont similaires selon la mortalité, dans chaque type de territoire. La diminution du succès de la reproduction des déserteurs les années précédentes plaide pour le fait qu'ils divorcent pour quitter une situation improductive qui conduirait à un succès inférieur au succès moyen de la reproduction.

Dans la majorité des cas, les femelles sont les initiatrices des divorces. Généralement, les participants à un divorce se reproduisent dans l'année. Après une reconstitution expérimentale de couples, les couples nouvellement formés ont avancé leur période de reproduction de deux semaines au cours des quatre années suivantes, ce qui a également été observé dans des cas naturels de divorce (HEG *et al.*, 2003).

Il semble donc avantageux pour les oiseaux de divorcer mais les vieux couples ne le font pas (VAN DE POL *et al.*, 2006b). La probabilité de divorce est donc la plus élevée pour les oiseaux âgés de 5 ans, l'âge médian de première reproduction (**Tableau 11** en annexe ; HARRIS *et al.*, 1987). Il est possible que les vieux couples ne divorcent pas plus souvent car le nombre de vacants est limité dans les situations naturelles et un divorce peut signifier devenir un non reproducteur.

HEG *et al.* (2003) ont montré une forte corrélation positive entre le taux de divorce et celui de mortalité. Les usurpations sont une des façons de divorcer à cause d'oiseaux qui sont chassés de leur territoire par un autre couple ou un oiseau plus fort. Les femelles qui changent de partenaire sont

également plus susceptibles de changer de territoire que les mâles (ENS *et al.*, 1993). La compétition pour de bons partenaires ou pour de bons territoires apparaît être une contrainte sur les options de changement pour les mâles et pour les femelles.

Selon HEG *et al.* (2003), enlever un partenaire d'un couple montre que le coût du divorce pour la reproduction dépend du nombre d'années d'existence du couple. De plus, après s'être apparié, le nouveau couple s'améliore, indépendamment de l'âge et de l'expérience de reproduction des couples reconstitués. L'augmentation initiale de la production semble être le résultat d'une avancée dans le moment de la ponte et d'une augmentation de la survie des œufs pendant la durée du couple.

24. Monogamie, polygynie

Des cas de polygynie (deux femelles pour un mâle) peuvent être notés (HEG *et VAN TREUREN*, 1998). La polygynie se présente sous deux formes avec une fréquence sensiblement identique (HEG *et VAN TREUREN*, 1998). Dans la polygynie agressive, les deux femelles sont agressives l'une envers l'autre et défendent leur partie de territoire avec le mâle. Dans ce type de relation, le mâle n'aide que la première femelle qui pond à couvrir et à élever les jeunes, la deuxième femelle étant délaissée et souffrant d'un risque accru de prédation. À Schiermonnikoog, 28 territoires polygynes ont été notés en 14 ans d'observations (HEG *et VAN TREUREN* 1998). HEG *et VAN TREUREN* (1998) considèrent que la polygynie résulte de la saturation des territoires.

Les Huîtriers pie ont également des comportements particuliers avec la

coopération de deux femelles, voire l'adoption d'un même nid (HEG & VAN TREUREN, 1998). Seulement $1,85 \pm 0,52$ % des mâles reproducteurs et $2,70 \pm 0,67$ % des femelles reproductrices sont poly-partenaires. Dans 57 % des trios, les femelles polygynes restent agressives entre elles sur le territoire du mâle et défendent leur moitié de territoire de manière coopérative. Les femelles restent dans une situation de polygynie car cela est une avancée pour l'acquisition d'un territoire.

Dans la polygynie coopérative, les deux femelles ne sont pas agressives l'une envers l'autre et défendent leur territoire en trio avec le mâle. Les deux femelles pondent également dans le même nid, de manière synchrone et les trois parents se partagent le soin de l'incubation et de l'élevage des jeunes. Les deux pontes occupent un volume supérieur aux quatre œufs que les oiseaux sont capables de couvrir et les trios ont des difficultés à réchauffer l'ensemble des pontes. Le coût de cette reproduction, en particulier pour la femelle qui dépose la seconde ponte, inclut une réduction du succès de l'éclosion, qui est due soit à une incubation inefficace, ou à un arrêt précoce de l'incubation. Les femelles polygynes, mais également les mâles qui sont impliqués ont donc un succès de reproduction plus faible que les femelles et les mâles monogames (ENS *et al.*, 2014b ; HEG & VAN TREUREN, 1998), quel que soit le type de polygynie rencontré.

La réduction du succès à l'envol peut aussi résulter de la différence d'âge entre les deux couvées et le fait que les plus grands poussins reçoivent plus de nourriture (SAFRIEL, 1981 ; GROVES, 1984). Les jeunes peuvent cependant bénéficier des soins de trois adultes s'ils sont tous du même âge dont une protection additionnelle quand un ou deux adultes sont partis chercher des proies.

La polyandrie n'a été signalée que par HARRIS *et al.* (1987), alors que la polygynie est assez régulière (BRIGGS, 1984 ; HARRIS, 1967 ; HEG & VAN TREUREN, 1998).

Dans le même temps, sans qu'il y ait divorce, des copulations extra conjugales sont possibles, mais elles ne comptent que pour 5 % des copulations du couple (HEG *et al.*, 1993). Elles sont couronnées de 7 % de succès chez les mâles et de 5,1 % chez les femelles (HEG *et al.*, 1999). De nombreux couples commencent à copuler plus de deux mois avant la ponte du premier œuf et le nombre de copulations hors couple est le plus élevé dans le mois qui précède la ponte. Le nombre de copulations atteint 1 par heure pendant la période de marée basse. Et les mâles tentent de copuler de plus en plus jusqu'à la période de ponte. Dès que celle-ci est déposée, le nombre de copulations est proche de 0. Ce comportement de copulation hors couple est plus important chez les nouveaux couples que chez les anciens. Sur 65 poussins chez lesquels l'empreinte ADN a été relevée, 1 seul avait pour père le mâle du couple voisin. La paternité hors couple ne s'élève qu'à 1,5 % de l'ensemble des poussins. Les copulations extra-couples ne sont pas un moyen pour les oiseaux d'améliorer leur probabilité de descendance.

25. Ne pas se reproduire chaque année

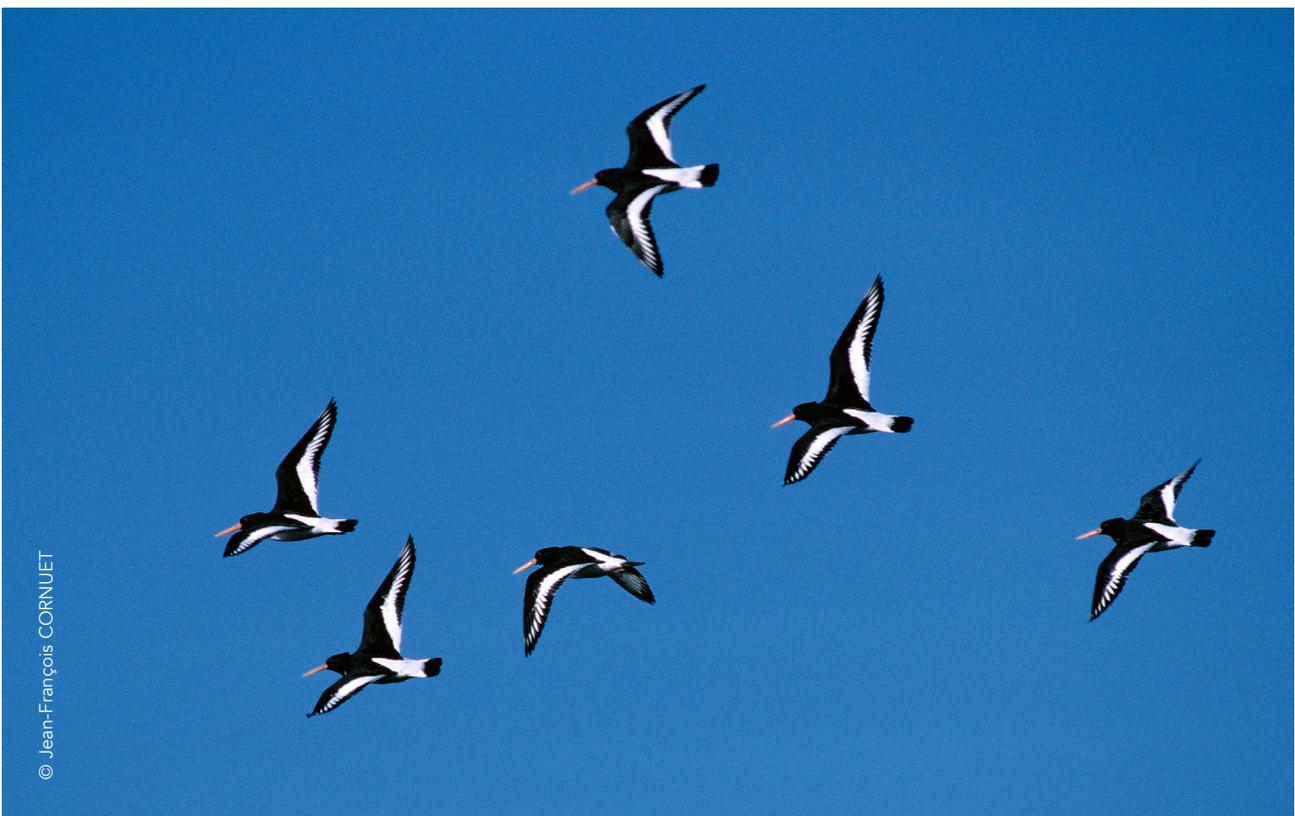
La reproduction intermittente, faisant l'impasse sur une année, peut résulter d'une décision prise par un individu contrebalançant le succès actuel de la reproduction avec le futur succès espéré. Un individu peut aussi être forcé par ses conspécifiques à abandonner un site familial de reproduction et à ne pas se reproduire en raison d'un manque de sites de reproduction alternatifs ou d'un manque de partenaire (BRUINZEEL, 2007). Cet auteur a étudié 86 cas de reproduction intermittente et a montré qu'elle se produisait dans les zones de haute et de basse qualité. Le facteur déclencheur dans les zones de haute qualité est la mort du partenaire et le divorce dans les zones de basse qualité. Dans 93 % des cas, les oiseaux ont été contraints de cesser de se reproduire en raison de la pression de conspécifiques. Il n'y avait pas d'association entre l'élevage intermittent et l'occupation d'un territoire de meilleure qualité. Au lieu de cela, les Huîtriers pie sont retournés dans un habitat de reproduction de qualité similaire et à une distance très proche (distance médiane de 128 m) du lieu de reproduction précédent. Les absences pour la reproduction ont duré en moyenne 2,4 ans, avec un maximum de 9 ans, et la qualité du territoire obtenu après l'absence variait avec la durée de celle-ci. Les oiseaux qui se sont reproduits dans un territoire de haute qualité l'ont acquis en moyenne plus rapidement que ceux qui se sont reproduits dans un territoire de faible qualité, ce qui indique que les oiseaux des sites de haute qualité sont de meilleurs concurrents (BRUINZEEL, 2007).

26. Que conclure ?

La grande connaissance de la biologie de reproduction de l'Huîtrier pie permet d'améliorer celle de nombreuses espèces prairiales et, de ce fait, permet la prise de mesures appropriées pour garantir du mieux possible la reproduction. On a vu à travers ces lignes que la reproduction de l'Huîtrier pie était sous la dépendance de nombreux facteurs qui expliquent, au moins en partie, le faible succès à l'envol.

Pour la majorité des espèces prairiales, une meilleure conservation des habitats de reproduction est nécessaire. Celle-ci peut être apportée par des moyens légaux mais également par une amélioration de la sensibilisation des gestionnaires de l'espace rural. Depuis quelques décennies, en application des politiques agricoles, ou, au sein de l'Union européenne, de l'application des directives européennes Oiseaux et Habitats, faune, flore, la prise en charge financière de mesures agri-environnementales est assurée

pour maintenir ou restaurer des prairies saccagées par une mise en culture. Ces mesures n'ont, pour l'heure, pas montré leur efficacité pour redresser les effectifs nicheurs (VERHULST *et al.*, 2007 ; KAHLERT *et al.*, 2007) ; peut-être ne maîtrise-t-on pas encore l'ensemble des paramètres écologiques déterminants pour l'espèce ? Les études de la reproduction se poursuivent un peu partout en Europe et les suivis à très long terme permettent d'améliorer la connaissance des facteurs limitants, ce qui devrait donc permettre d'expérimenter des mesures afin d'appliquer ensuite celles qui permettent le meilleur succès à l'envol possible. L'Huîtrier pie constitue une parfaite espèce ombrelle pour laquelle des mesures positives seront également favorables à d'autres espèces de limicoles. Que ce soit sur les littoraux ou dans les zones agricoles, la reproduction de cette espèce reste fragile et menacée ; ces mesures devraient permettre de garantir un avenir aussi prospère que possible à l'ensemble des espèces de limicoles.



© Jean-François CORNUET

Bibliographie

AARHUS UNIVERSITY (2009) *Breeding waders in the Baltic region - lessons learned and future challenges*. Seminar Restoration of Meadow Bird Habitats (REHAB), 27-28 April 2009.

ANDERSON K. R. & MINTON C. D. T. (1978) Origins and movements of Oystercatchers on the Wash. *Brit. Birds* 71: 439-447.

ARTS F. A., MEININGER P. L. & ZEKHUIS M. (1997) *Ekologisch profiel van de Skoelster Haematopus ostralegus*. Bureau Waardenburg rapport 97.25 Werkdocument RIKZ OS-97.862X. 85 p

AMSTRONG E.A (1947) *Bird display and behaviour*. Lindsay Drummond, London.

BAILEY L. D. (2016) *Between the devil and the deep blue sea: Consequences of extreme climatic events in the Eurasian Oystercatcher (Haematopus ostralegus)*. Ph. D. Thesis. The Australian National University. 170 p.

BAILEY L. D., ENS B. J., BOTH C., HEG D., OOSTERBEEK K. & VAN DE POL M. (2019) Habitat selection can reduce effects of extreme climatic events in a long-live shorebird. *J. Anim. Ecology* 88: 1474-1485.

BALLOT J.-N. (1991) Evolution d'une population d'Huîtriers pie (*Haematopus ostralegus*) : exemple de l'île de Banneg. *Ar Vran* 2 : 21-32.

BARRETT R. T. (2002) The phenology of spring migration to north Norway. *Bird Study* 49: 270-277.

BEINTEMA A. J. (1991) *Breeding ecology of meadow birds (charadriiformes); implications for conservation and management*. Ph. D Thesis. Rijkuniversiteit Groningen. 137 p.

BEINTEMA A. J. (1995) Fledging success of wader chicks, estimated from ringing data. *Ringling & Migration* 16: 129-139.

BEINTEMA A. J. & MÜSKENS G. J. D. M. (1987) Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *J. Appl. Ecol.* 24: 743-758.

BEINTEMA A. J., BEINTEMA-HIETBRINK R. J. & MÜSKENS G. J. D. M. (1985) A shift in the timing of breeding in meadow birds. *Ardea* 73: 83-89.

BIANKI V. (1977) *Gulls, shorebirds, and alcids of Kandalaksha Bay*. Proceedings of the Kandalaksha State Reserve. 250 p.

BLONDEL J. & ISENMANN P. (1981) *Guide des oiseaux de Camargue*. Delachaux et Niestlé.

BOCKELMANN A. C., BAKKER J. P., NEUHAUS R. & LAGE J. (2002) The relation between vegetation zonation, elevation and inundation frequency in a Wadden Sea salt marsh. *Aquatic Botany* 73: 211-221.

BOEKEMA E. F., GLAS P. & HULSCHER J. B. (1983) *De Vogels van de provincie Groningen*. Wolters – Nordhoff/Bouma's Boekhuis bv, Groningen.

BOEV Z. (1991) Distribution and status of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L., 1758) (Haematopodidae — aves) in Bulgaria. *Historia Naturalis Bulgarica* 3: 75-91.

BOURNE W. R. P. (1975) Oystercatchers on the roof. *Brit. Birds* 68: 302.

- BREGNBALLE T., THORUP O. JENSEN P. E., NIELSEN R. D., PEDERSEN K. T. & LAURSEN K. (2015)** *Breeding success of Oystercatcher, terns and gulls in the Danish Wadden Sea*. Aarhus University, DCE – Danish Centre for Environment and Energy, 84 pp. Technical Report from DCE – Danish Centre for Environment and Energy No. 60. <http://dce2.au.dk/pub/TR60.pdf>.
- BRIGGS K. B. (1981)** Nest-selection in river-side-nesting Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Wader Study Group Bull.* 31: 8.
- BRIGGS K. B. (1982)** The breeding population of Oystercatchers in North-West England. *Naturalist* 107: 61-65.
- BRIGGS K. B. (1984)** The breeding ecology of coastal and inland Oystercatchers in north Lancashire. *Bird Study* 31: 141–147.
- BRUINZEEL L. W. (2004)** *Search, settle, reside & resign*, PhD dissertation, University of Groningen. 123 p.
- BRUINZEEL L. W. (2007)** Intermittent breeding as a cost of site fidelity. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:551–556.
- BRUINZEEL L.W. & VAN DE POL M. (2004)** Site attachment of floaters predicts success in territory acquisition. *Behav. Ecology* 50: 290–296.
- BRUINZEEL L. W., VAN DE POL M. & TRIE-RWEILER C. (2006)** Competitive abilities of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) occupying territories of different quality. *J. Orn.* 147: 457–463.
- BUCKLEY F. G. & BUCKLEY P. A. (1980)** *Habitat selection and marine birds. Behavior of marine animals* (pp. 69-112). Springer, Boston, MA.
- BUNSKOEKE E. J., ENS B. J., HULSCHER J. B. & DE VLAS S. J. (1996)** Why do Oystercatchers *Haematopus ostralegus* switch from feeding on Baltic Tellin *Macoma balthica* to feeding on the Ragworm *Nereis diversicolor* during the breeding season? *Ardea* 84A: 91–104.
- BUXTON E. J. M. (1939)** The breeding of the Oystercatcher. *Brit. Birds* 33: 184–193.
- BUXTON E. J. M. (1961)** The inland breeding of the Oystercatcher in Great Britain, 1958-1959. *Bird Study* 8: 194-209.
- CAMPBELL B. (1947)** Clutch size of Oystercatcher. *Brit. Birds* 40: 126.
- CAMPREDON P. (1978)** Quelques aspects de la reproduction de l’Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* sur la réserve naturelle du Banc d’Arguin (Gironde). *Le Courbageot* 5 : 4-7.
- CRAMP S. & SIMMONS K. E. L. (EDS) (1983)** *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic* Vol. III. Oxford University Press, Oxford, UK.
- DANIELSEN J. (2001)** *Reproductive performance in a population of individually marked Oystercatchers (Haematopus ostralegus) on the Faroe Islands*. Degree thesis in Animal Ecology, University of Lund, 20 p.
- DARE P. J. (1966)** *The Breeding and Wintering Populations of the Oystercatcher (Haematopus ostralegus L.) in the British Isles*. M.A.A.F. Fishery Investigations, London (Series 2) 25(5).
- DARE P. J. & MERCER A. J. (1974)** The white collar of the Oystercatcher. *Bird Study* 21: 180–184.

- DEVOS K. (2008)** Numbers and population trends of waders along the Belgian North Sea coast. pp. 5–11. In **BURTON N. H. K., REHFISCH M. M., STROUD D. A. & SPRAY C. J.** (eds). *The European Non-Estuarine Coastal Waterbird Survey*. International Wader Studies 18. International Wader Study Group, Thetford, UK.
- DE ROOS G. T. (1981)** The impact of tourism upon some breeding wader species on the Isle of Vlieland in the Netherlands' Wadden Sea. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen* 81: 1–131.
- DEWAR J. M. (1913)** Further observations on the feeding habits of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*). *Zoologist*, Ser. 4. 17: 41-56.
- DEWAR J. M. (1920)** The Oystercatcher's progress toward maturity. *British Birds* 13: 207-213.
- DICKSON R. C. (2003)** Eurasian Oystercatcher apparently brooding young of Ringed Plovers. *Scottish Birds* 24: 40-41.
- DIJKSEN L. (1980)** Enige gegevens over broedseizoen en broedsukses bij scholeksters (*Haematopus ostralegus* L.) in de duinen. *Watervogels* 5: 3–7.
- DIRCKSEN R. (1932)** Die Biologie des Austernfischers, des Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Noorderoog. *J. Orn. Lpz.* 80: 427-521.
- DOUGALL T. (1998)** Oystercatcher incubating Lapwing clutch. *Scottish Birds* 19: 180.
- DOUGLASS N. J., GORE J. A. & PAUL R. T. (2001)** American Oystercatcher nest on gravel-covered roofs in Florida. *Florida Field Naturalist* 29: 75-80.
- DUNCAN A., DUNCAN R., RAE E., REBECCA G. W. & STEWART B. J. (2001)** Roof and ground nesting Eurasian Oystercatchers in Aberdeen. *Scott. Birds* 22: 1-8.
- ENS B. J. (1992)** *The Social Prisoner. Causes of Natural Variation in Reproductive Success of the Oystercatcher*. PhD thesis, Universiteit Groningen, Groningen, Netherlands.
- ENS B. J. & UNDERHILL L. G. (2014)** Synthesis of Oystercatcher conservation assessments: general lessons and recommendations. *International Wader Studies* 20: 5-22.
- ENS B. J., KERSTEN M., BENNINKMEIJER A. & HULSCHER J. B. (1992)** Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.* 61: 703–715.
- ENS B. J., SAFRIEL U. N. & HARRIS M. P. (1993)** Divorce in the long-lived and monogamous Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing a better option? *Anim. Behav.* 45: 1199–1217.
- ENS B. J., WEISSING F. J. & DRENT R. H. (1995)** The despotic distribution and deferred maturity: two sides of the same coin. *American Naturalist* 146: 625-650.
- ENS B. J., BRIGGS K. B., SAFRIEL U. N. & SMIT C. J. (1996)** *Life history decisions during the breeding season*. Pages 186-218 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher, from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.
- ENS B. J., AARTS B., OOSTERBEEK K., ROODBERGEN M., SIERDSEMA H, SLATERUS R. & TEUNISSEN W. (2009)** Studies into the causes of the dramatic decline of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in the Netherlands. *Limosa* 89: 83 – 92. (résumé en anglais).

ENS B. J., AARTS B., HALLMANN C., OOSTERBEEK K., SIERDSEMA H., SLATERUS R., TROOST G., VAN TURNHOUT C., WIERSMA P., NIENHUIS J. & VAN WINDEN E. (2011) *Scholeksters in de knel: onderzoek naar de oorzaken van de dramatische achteruitgang van de Scholekster in Nederland*. Report 2011/13. Sovon Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen, The Netherlands.

ENS B. J., BOM R., DOKTER A. M., OOSTERBEEK K., DE JONG J. & BOUTEN W. (2014A) Using the UvA Bird Tracking System (UvA-BiTS) in Oystercatcher *Haematopus ostralegus* research. *Limosa* 87: 117-128. (résumé en anglais).

ENS B. J., VAN DE POL M. & GOSS-CUSTARD J. D. (2014B) The Study of Career Decisions: Oystercatchers as Social Prisoners. In **NAGUIB B. M.** *Advances in the Study of Behavior* pp. 343-420. Academic Press.

FASOLA M. & CANOVA L. (1991) Colony site selection by eight species of gulls and terns breeding in the «Valli di Comacchio» (Italy). *Bollettino di Zoologia* 58: 261-266.

FISK E. J. (1978) The growing use of roofs by nesting birds. *Bird Banding* 49: 134-141.

FOG A. M. (1982) Om fuglelivet på Mågeøerne ved Bogense 1967-1980. *Flora og Fauna* 88: 51-60.

FONTENEAU F., MAILLARD W. & MONTFORT D. (2018) Nidification de l'Huîtrier pie, *Haematopus ostralegus*, en Loire-Atlantique : synthèse des données historiques et récentes. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles de l'Ouest de la France* (N.S.) 40 : 126-132

FURNESS R. W. (1979) Foods of Great Skuas *Catharacta skua* at north atlantic breeding localities. *Ibis* 121: 87-88.

GALBRAITH H & FURNESS R. W. (1983) Breeding waders on agricultural land. *Scott. Birds* 12: 148-193.

GLINKA A. & WOLF C. (1994) Zur Brutbiologie des Austernfischers *Haematopus ostralegus* am Unteren Niederrhein. *Charadrius* 30: 141-151.

GLUTZ VON BLOTZHEIM U. N., BAUER K. M. & BEZZEL E. (EDS.) (1984) *Handbuch der Vögel Mitteleuropas Band 6., Charadriiformes (1. Teil)*. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

GOCHFELD M. (1984) Antipredator behaviour: aggressive and distraction displays of shorebirds. In: *Behaviour of marine animals*, vol. 5. Shorebirds. In **BURGER J. & OLLA B. J.** (Eds.) pp. 289-377. Plenum, New York.

GOETHE F. (1973) Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) brütet auf Hausdächern. [Oystercatcher breeding on the roof tops of houses]. *Vogelkdl. Ber. Niedersachsen* 5: 13-15.

GOLEMANSKI V. et al. (eds) (2011) *Red data Book of the Republic of Bulgaria*. Volume 2. Animals. IBEI - BAS & MOEW, Sofia.

GOSS-CUSTARD J. D., CLARKE R. T., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CALDOW R. W. G., ENS B. J. (1995) Population Consequences of Winter Habitat Loss in a Migratory Shorebird. II. Model Predictions. *J. Appl. Ecol.* 32: 337-351.

GOSS-CUSTARD J. D., DURELL S. E. A. LE V. DIT, CLARKE R. T., BEINTEMA A. J., CALDOW R. W. G., MEININGER P. L. & SMIT C. J. (1996) Population dynamics: predicting the consequences of habitat change at the continental scale. Pages 352-383. in **Goss-Custard J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, New York.

GÖTMARK F., BLOMQUIST D., JOHANSSON O. C. & BERGKVIST J. (1995) Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305-312.

- GOUTNER V. (1986)** Timing of laying of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Evros Delta. *Vogelwelt* 107: 187-188.
- GOUTNER V. & GOUTNER C. (1987)** Nest site selection of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Evros delta. *Riv. ital. Ornitol.* 57: 187-192.
- GREENHALGH M. E. (1969)** The breeding of Oystercatcher in north-west England. *Naturalist, Hull* 43: 7.
- GREENHALGH M. E. (1973)** A comparison of breeding success of the Oystercatcher between inland and coastal in North-west England. *Naturalist* 926: 87-88.
- GRISHCHENKO V. N., GAVRILYUK M. N. & ATAMAS N. S. (2012)** Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in the Middle Dnieper area]. *Berkut* 21(1-2): 82-92. (In Russian with English summary).
- GROVES S. (1984)** Chick growth, sibling rivalry, and chick production in American Black Oystercatchers. *Auk* 101: 525-531.
- HALL K. R. L. (1959)** Observations on the nest-sites and nesting behavior of the Black Oystercatcher *Haematopus moquini* in the Cape Peninsula. *Ostrich* 30: 143-159.
- HAMPSHIRE J. S. & RUSSELL F. (1993)** Oystercatchers rearing Northern Lapwing chick. *British Birds* 86: 17-19.
- HARRIS M. P. (1967)** The biology of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, S. Wales. *Ibis* 109: 180-193.
- HARRIS M. P. (1969)** Effect of laying date on chick production in Oystercatchers and Herring Gulls. *Brit. Birds* 62: 70-75.
- HARRIS M. P. (1970)** Territory limiting the size of the breeding population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) - a removal experiment. *J. Anim. Ecol.* 39: 707-713.
- HARRIS M. P. & WANLESS S. (1997)** The effect of removing large numbers of gull *Larus* spp. on an island population of Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: implications for management. *Biol. Cons.* 82: 167-171.
- HARRIS M. P., SAFRIEL U. N., BROOKK M. DE L. & BRITTON C. K. (1987)** The pair bond and divorce among Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on Skokholm Island, Wales. *Ibis* 129: 45-57.
- HAUSMANN A. & HAUSMANN K. (1972)** Die Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) der Insel Mellum 1971. *Orn. Mitt.* 24: 87-95.
- HAVERSCHMIDT F. (1946)** Notes on the nest-sites of the Oystercatcher and the Long-eared Owl as a hole breeder. *Brit. Birds* 49: 334-340.
- HEG D. (1999)** *Life-history decisions in Oystercatchers*. University of Groningen, Groningen, The Netherlands. 319 p.
- HEG D. & HULSCHER J. B. (1999)** Oystercatchers "queuing" for high quality nesting territories. In **HEG D. (1999)** *Life-history decisions in Oystercatchers*. University of Groningen, Groningen, The Netherlands. Pp 69-84.
- HEG D. & VAN DER VELDE M. (2001)** Effects of territory quality and sibling competition on the fledging success of Oystercatchers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 157-169.
- HEG D., ENS B. J., BURKE T., JENKINS L. & KRUIJT J. P. (1993)** Why does the typically monogamous Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) engage in extra-pair copulations? *Behaviour* 126:247-89.
- HEG D. & VAN TREUREN R. (1998)** Female-female cooperation in polygynous Oystercatchers. *Nature* 391: 687-691.

HEG D., ENS B. J., VAN DER JEUGD H. P. & BRUINZEEL L. W. (2000a) Local dominance and territorial settlement of nonbreeding Oystercatchers. *Behaviour* 137: 473–530.

HEG D., DINGEMANSE D. J., LESSELLS C. M. & MATEMAN A. C. (2000b) Parental correlates of offspring sex ratio in Eurasian Oystercatchers. *Auk* 117: 980–986.

HEG D., BRUINZEEL L. W. & ENS B. J. (2003) Fitness consequences of divorce in the Oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Anim. Behav.* 66: 175–84.

HEPPLESTON P. B. (1970) The function of Oystercatcher piping behaviour. *Brit. Birds* 63: 133–135.

HEPPLESTON P. B. (1971) Nest site selection by Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the Netherlands and Scotland. *Neth. J. Zool.* 21: 208–211.

HEPPLESTON P. B. (1972) The Comparative Breeding Ecology of Oystercatchers (*Haematopus ostralegus* L.) in Inland and Coastal Habitats. *Journal of Animal Ecology* 41: 23–51.

HOLLOWAY S. (1996) *The Historical Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1875–1900*. London: Poyser.

HULSCHER J. B. (1970) De broedstand van Kievit, Grutto, Tureluur en Scholekster in Frieslans in 1966–1969. *De Levende Natuur* 73: 269–274.

HULSCHER J. B. (1997) Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. Pages 246–247 in **HAGEMEIJER W. & BLAIR M. J.** (Eds.) *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their distribution and abundance*. Poyser, London.

HULSCHER J. B. & VERHULST S. (2003) The rise and fall of the breeding population of Oystercatchers in Friesland 1966–2000 (In Dutch with English summary). *Limosa* 76: 11–22.

HULSCHER J. B., EXO K.-M. & CLARK N. A. (1996) Why do Oystercatchers migrate? Pages 155–185 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: from individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.

HUXLEY J. S. & MONTAGU F. A. (1925) Studies on the courtship and sexual life of birds. V. The Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.). *Ibis* 12: 868–897.

JACKSON D. B., FULLER R. J. & CAMPBELL S. T. (2004) Long-term population changes among breeding shorebirds in the Outer Hebrides, Scotland, in relation to introduced Hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). *Biol. Cons.* 117: 151–166.

JUNGFER W. (1954) Über Paartreue, Nistplatztreue und Alter der Austernfischer (*Haematopus ostralegus*) auf Mellum. *Vogelwarte* 17: 6–15.

KAHLERT J., CLAUSEN P., HOUNISEN J. P. & PETERSEN I. K. (2007) Response of breeding waders to agrienvironmental schemes may be obscured by effects of existing hydrology and farming history. *J. Ornith.* 148: 287–293.

KEIGHLEY J. (1949) Oystercatchers. *Skokholm Bird Obs. Rep.* 1948: 6–9.

KEIGHLEY J. & E. BUXTON J. M. (1948) The incubation period of the Oystercatcher. *Brit. Birds* 41: 261–266.

KERSTEN M. (1996) Time and energy budgets of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* occupying territories of different quality. *Ardea* 84A: 291–310.

KERSTEN M. & BRENNINKMEIJER A. (1995) Growth, fledging success and post-fledging survival of juvenile Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 137: 396–404.

- KLEUNEN A. VAN, KOFFIJBERG K., DE BOER P., NIENHUIS J., CAMPHUYSEN C. J., SCHEKKERMAN H., OOSTERBEEK K., DE JONG M., ENS B. & SMIT C. (2010)** Broedsucces van kustbroedvogels in de Waddenzee in 2007 en 2008. SOVON-monitoringrapport 2010/04, IMARES-rapport C169/10. SOVON Vogelonderzoek Nederland, Nijmegen, IMARES, Texel. WOt-werkdocument 227. WOT Natuur & Milieu, Wageningen.
- KLOK C., ROODBERGEN M. & HEMERIK L. (2009)** Diagnosing declining grassland wader populations using simple matrix models. *Animal Biology* 50: 127-144.
- LAMBECK R. H. D. & WESSEL E. G. J. (1991)** Seasonal variation in mortality of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. In HEIP C. H. R. & DE BRUIJN E. S. (Eds) Progress report: Delta institute for hydrobiological Research: 22-24. Amsterdam, Koninklijke Nederlands Akademie van Wetenschappen.
- LAURO B. & BURGER J. (1989)** Nest-site selection of American Oystercatchers *Haematopus palliatus* in salt marshes. *Auk* 106: 185-192.
- LEOPOLD M. F., VAN ELK J. F. & VAN HEEZIK Y. M. (1996)**. Central place foraging in Oystercatchers *Haematopus ostralegus*: can parents that transport mussels *Mytilus edulis* to their young profit from size selection? *Ardea* 84: 311-326.
- LIND H. (1965)** Parental feeding in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Dan. Orn. Foren. Tidssk.* 59: 1-31.
- LLOYD-PARKER M. (2018)** Avian Bird Control. The Oystercatcher. <https://insideecology.com/2018/03/21/aviation-bird-control>. 6 p.
- LÓPEZ F. & MORUJO S. (2012)** Eurasian Oystercatcher feeding Common Shelduck chick. *Dutch Birding* 34: 313-314.
- LUTZ K. (2008)** Brutvogeluntersuchungen auf der Hallig Oland 2008. Untersuchungen im Auftrage des Landesbetriebes für Küstenschutz, Nationalpark und Meeresschutz, Husum. Unpublished Report.
- MADSEN J., MARCUSSEN L. K., KNUDSEN N., BALSBY T. J. S. & CLAUSEN K. K. (2019)** Does intensive goose grazing affect breeding waders? *Ecology and Evolution*. December 2019 : 12 p. DOI: 10.1002/ece3.5923.
- MAKKINK G. F. (1942)** Contribution to the knowledge of the behaviour of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.). *Ardea* 31: 23-74.
- MARTINEZ A., MOTIS A., MATHEU E. & LLIMOSA F. (1983)** Data on the breeding biology of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus* L. in the Ebro Delta. *Ardea* 71: 229-234.
- MASLO B., SCHLACHER T. A., WESTON M. A., HUIJBERS C. M., ANDERSON C., GILBY B. L., OLDS A. D. (2016)** Regional drivers of clutch loss reveal important trade-offs for beach-nesting birds. *PeerJ* 4: e2460; DOI 10.7717/peerj.2460
- MCCONNELL S. (2018)** Roof-Nesting American Oystercatchers on Absecon Island, New Jersey. *Wader Study Group* 125: 60-62.
- MCDONALD M. A. & BOLTON M. (2008)** Predation on wader nests in Europe. *Ibis* 150 (suppl. 1): 54-73.
- MERCER A. J. (1968)** Individual weight change in breeding Oystercatchers. *Bird Study* 15: 93-98.
- MILLS P. R. (1978)** Oystercatchers nesting on roofs. *Brit. Birds* 71: 308.
- MILSOM T. P., LANGTON S. D., PARKIN W. K., PEEL S., BISHOP J. D., HART J. D. & MOORE N. P. (2001)**. Habitat models of bird species' distribution: An aid to the management of coastal grazing marshes. *Journal of Applied Ecology* 37: 706-727.

- MØLLER A. P. (1978)** Yngletidspunkt, Kolonistørrelse, Kuldstørrelse of ungeproduktion hos vade-mage-fugle på Laesø. *Dansk. Orn. Foren. Tidsskrift*. 72: 41-50.
- MUNRO C. A. (1984)** Roof nesting Oystercatchers. *Bird Study* 31: 148.
- NOL E. (1984)** *Reproductive strategies in the Oystercatchers (Aves: Haematopodidae)*. Ph. D. thesis, university of Toronto, 219 p.
- NOL E., MURPHY S. P. & CADMAN M. D. (2012)** A Historical Estimate of Apparent Survival of American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) in Virginia. *Waterbirds* 35: 631-635.
- NORDBERG S. (1950)** Researches on the bird fauna of the marine zone in the Åland Archipelago. *Acta Zool. Fenn.* 63: 1-62.
- NORDSTRÖM M., HÖGMANDER J., LAINE J., NUMMELIN J., LAANETU N. & KORPIMÄKI E. (2003)** Effects of feral mink removal on seabirds, waders and passerines on small islands in the Baltic Sea. *Biol. Cons.* 109: 359-368.
- NORTON-GRIFFITHS M. (1969)** The organization, control and development of parental feeding in the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Behaviour* 34: 55-114.
- NUMERS M. (1995)** Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding on small islands in the Åland Sea, SW Finland. *Acta Zool. Fenn.* 197: 1-127.
- O'CONNOR R. J. (1984)** *The growth and development of birds*. Wiley, Chichester.
- OLFF H. D., LEEUW J. DE BAKKER J. P., PLATERINK R. J. & VAN WIJNEN H. J. (1997)** Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevational gradient. *Journal of Ecology* 85: 799-814.
- OOSTERBEEK K. H., VAN DE POL M., DE JONG M. L., SMIT C. J. & ENS B. J. (2006)** *Scholekster populatie studies. Bijdrage aan de zoektocht naar de oorzaken van de sterke achteruitgang van de Scholekster in het Waddengebied*. Alterra-rapport 1344/ SOVONonderzoeksrapport 2006/05: 1-62.
- OPERMANIS O. (1997)** Distribution and breeding biology of Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in Latvia: differences between habitats. *Acta Zoologica Lituanica, Ornithologia*, vol. 6.
- OTTVALL R. (2005)** Boöverlevnad hos strandängshäckande vadare: den relativa betydelsen av predation och trampsador av betesdjur [Nest survival among waders breeding on coastal meadows: the relative importance of predation and trampling damages by livestock]. *Orn. Svecica* 15: 89-96. (résumé en anglais).
- PERRY R. (1938)** *At the turn of the tide; a book of wild birds*. London, Lindsay Drummond. 206 pp.
- RANKIN G. D. (1979)** *Aspects of the breeding biology of wading birds (charadrii) on a saltmarsh*. Durham theses, Durham University. 374 p. Available at Durham E-Theses Online: <http://etheses.dur.ac.uk/6324/>
- RIBEREAU-GAYON R. (1979)** Reproduction de l'Huîtrier-pie *Haematopus ostralegus* L. sur le Banc d'Arguin (Gironde). SEPANSO, 52.
- RITTINGHAUS H. (1963)** Sonderbare Nistplätze des Austernfischers. *Natur und Museum* 93: 155-164
- ROODBERGEN M., VAN DER WERF B. & HÖTKER H. (2011)** Revealing the contributions of reproduction and survival to the Europe-wide decline in meadow birds: review and meta-analysis. *J. Orn.* 153: 53-74.

RUSTICALI R., SCARTON F. & VALLE R. (1999) Habitat selection and hatching success of Eurasian Oystercatchers in relation to nesting Yellow-legged Gulls and human presence. *Waterbirds* 22: 367-375.

SABATIER R., DURANT D., FERCHICHI S., HARANNE K., LÉGER F. & TICHIT M. (2015) Effect of cattle trampling on ground nesting birds on pastures: an experiment with artificial nests. *European Journal of Ecology* 1: 5-11.

SABINE J. B., SCHWEITZER S. H. & MEYERS J. M. (2006) Nest Fate and Productivity of American Oystercatchers, Cumberland Island National Seashore, Georgia. *Waterbirds* 29: 308-314.

SAFRIEL U.N. (1967) *Population and Food Study of the Oystercatcher*. Ph. D. thesis, Oxford University, Oxford.

SAFRIEL U.N. (1981) Social hierarchy among siblings in broods of the Oystercatcher *Haematopus ostralegus*. *Beh. Ecol. and Socio-Biol.* 9: 59-63.

SAFRIEL U.N. (1982) Effect of disease on social hierarchy of young Oystercatchers. *Brit. Birds* 75: 365-369.

SAFRIEL U.N. (1985) Diet 'dimorphism' within an Oystercatcher *Haematopus ostralegus* population adaptive significance and effects on recent distribution dynamics. *Ibis* 127: 287-305.

SAFRIEL U. N., ENS B. J. & KAISER A. (1996) Rearing to independence. Pages 219-250 in **GOSS-CUSTARD J. D.** (Ed.) *The Oystercatcher: From individuals to populations*. Oxford University Press, Oxford.

SAGAR P. M., GEDDES D., BANKS J. & HOWDEN P. (2000) Breeding of South Island pied Oystercatchers (*Haematopus ostralegus finschi*) on farmland in mid-Canterbury, New Zealand. *Notornis* 47: 71-81.

SANDISON I. & OKILL J. D. (2012) Oystercatchers feeding a Common Gull chick. *Brit. Birds* 105: 101-102.

SCARTON F. & VALLE R. (1998) New settlements of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* along Veneto coastline and assesment of its breeding population at a Mediterranean scale. *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia*. 48: 86-89.

SCARTON F., VALLE R., BORELLA S., VETTOREL M. & UTMAR P. (1993a) Distribuzione e biologia riproduttiva della Beccaccia di mare *Haematopus ostralegus* nel nord Adriatico. *Riv. Ital. Orn.* 63: 17-24.

SCARTON F., VALLE R., BORELLA S., VETTOREL M. & UTMAR P. (1993b) Breeding population and distribution of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in Italy. *Avocetta* 17: 15-17.

SCARTON F., VALLE R. & BORELLA S. (1994) Nesting parameters of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* in the Po Delta (Italy). *Le Gerfaut* 84: 3-6.

SCHEIFFARTH G. & EXO K.-M. (1991) Territorialität des Austernfischers (*Haematopus ostralegus*): dichteabhängige Brutbestandsregulation auf einer Nordseeinsel. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 84: 325-326.

SCHNAKENWINKEL G. (1970) Studien an der population des Austernfischers auf Mellum. *Vogelwarte* 25: 337-355.

SCHWEMMER P. & GARTHE S. (2011) Spatial and temporal patterns of habitat use by Eurasian Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the eastern Wadden Sea revealed using GPS data loggers. *Mar. Biol.* 158: 541-550.

SCHWEMMER P., WEIEL S. & GARTHE S. (2017) A fundamental study revisited: Quantitative evidence for territory quality in Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) using GPS data loggers. *Ecology and Evolution* 7: 285-294.

SELOUS E. (1901) *Bird watching*. London, J. M. Dent. 347 pp

SEPANSO (2011) *Synthèse simplifiée des activités pour l'année 2010*. Réserve Naturelle du Banc d'Arguin, 33 p.

SHAW G. (1996) Oystercatchers nesting in clear cut forestry plantations. *Scottish Birds* 18: 183.

SHIMMINGS P. & ØIEN I. J. (2015) *Population estimates for breeding birds in Norway*. NOF-report 2015-2. 268 pp.

SKARPHÉDINSSON K. H., KATRÍNARDÓTTIR B., GUDMUNDSSON G. A. & AUHAGE S. N. V. (2016) *Mikilvæg Fuglasvæði á Íslandi*. Náttúrufræðistofnun Íslands. 297 p.

SMITH K. W. (1983) The status and distribution of waders breeding on wet lowland grasslands in England and Wales. *Bird Study* 30: 177-192

STOCK M., STROTMANN J., WITTE H. & NEHLS G. (1987a) Jungvögel sterben im harten Winter zuerst: Winterverluste beim Austernfischer, *Haematopus ostralegus*. *J. Ornith.* 128: 325-331.

STOCK M., LEOPOLD M. F. & SWENNEN C. (1987b) Rastverhalten, Revierbesetzung und Siedlungsdichte des Austernfischers *Haematopus ostralegus* auf der Hallig Langeness (Schlewig-Holstein, BRD). *Ökol. Vögel* 9: 31-45.

SUMMERS R. W., UNDERHILL L. G. & SIMPSON A. (2002) Habitat preferences of waders (Charadrii) on the coast of the Orkney Islands. *Bird Study* 49, 60-66.

SUTTIES I. S. (2001) Oystercatcher incubating egg and rearing young of Herring Gull. *British Birds* 94: 88-90.

SWENNEN C. & DE BRUYN L. L. M. (1980) De dichtheid van broedterritoria van de Scholekster (*Haematopus ostralegus*) op Vlieland. *Limosa* 53: 85-90.

TEIXEIRA R. M. (1979) *Atlas van de Nederlandse Broedvogels.'s-Graveland, Netherlands*. Vereniging tot Behoud van Natuurmonumenten in Nederland.

TEKKE M. (1978) Oystercatchers nesting on roofs. *Brit. Birds* 71: 308.

THARAN M. (2016) *Suivi de la reproduction de l'Huîtrier pie (Haematopus ostralegus) et du Gravelot à collier interrompu (Charadrius alexandrinus) dans la Réserve Naturelle Nationale du banc d'Arguin. Succès reproducteur et impact du dérangement humain*. Master 2 Gestion de l'Environnement et Ecologie Littorale. Université de La Rochelle. 65 p.

THYEN S. (2005) *Reproduction of Coastal Birds Breeding in the Wadden Sea: Variation, Influencing Factors and Monitoring*. PhD Thesis, University of Oldenburg.

TINBERGEN N. (1975) *L'univers du goéland argenté*. Elsevier Savoir, Paris. Traduction, 224 p.

TINBERGEN N. & NORTON GRIFFITHS M. (1964) Oystercatchers and mussels. *Brit. Birds* 57: 64-70.

TJØRVE K. M. C. & TJØRVE E. (2010) Food of Eurasian Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) chicks raised on rocky shores in southern Norway. *Ornis Norvegica* 33: 56-62.

TJØRVE K. M. C. & UNDERHILL L. G. (2009) Growth and its relationship to fledging success of African black Oystercatcher *Haematopus moquini* chicks. *Zoology* 112: 27-37

TJØRVE K.M.C. & TJØRVE E. (2007) Is brood reduction an adaptive strategy in African Black Oystercatchers?. *Wader Study Group Bull.* 114: 66-68.

- TJØRVE K.M.C. & TJØRVE E. (2016)** The influence of human activity on the breeding success of Eurasian Oystercatcher. *Wader Study Group Bull.* 123: 21-28.
- TJØRVE K. M. C., UNDERHILL L. G. & VISSER G. H. (2007)** Energetics of growth in semi-precocial shorebird chicks in a warm environment: the African Black Oystercatcher, *Haematopus moquini*. *Zoology* 110: 176-188.
- TOMLINSON D. (1993)** Oystercatcher chick probably killed by rival adult. *Brit. Birds* 86: 223-224.
- TRIPLET P. (1987)** Note sur un cas de perturbation sociale dans une couvée d'Huîtriers pie. *Alauda* 55 : 230-231.
- TRIPLET P. & SUEUR F. (1983)** Élevage d'une jeune Avocette *Recurvirostra avosetta* par un couple d'Huîtriers pies *Haematopus ostralegus* dans le Marquenterre (Somme). *Oiseau et R. f. O.* 53 : 251-260.
- VÄISÄNEN R. A. (1977)** Geographic variation in the timing of breeding and egg size in eight European species of waders. *Ann. Zool. Fenn.* 14: 1-25.
- VALLE R. & SCARTON E. (1996)** Nest-site selection and interspecific relationships of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* on the Adriatic coast of Italy. *Vogelwelt* 117: 75-81.
- VALLE R. & SCARTON E. (1999)** Habitat selection and nesting association in four species of Charadriiformes in the Po Delta (Italy). *Ardeola* 46: 1-12.
- VALLE R., SCARTON F., BORELLA S. & VETTOREL M. (1994)** Notes on the breeding biology of Oystercatcher *Haematopus ostralegus* in the Po Delta (NE Italy). *Wader Study Group Bull.* 72: 29-30.
- VAN DE POL M. & VERHULST S. (2006)** Age-dependent traits: A new statistical model to separate within- and between-individual effects. *American Naturalist* 167: 766-773.
- VAN DE POL M., BAKKER T., SAALTINK D.-J. & VERHULST S. (2006a)** Rearing conditions determine offspring survival independent of egg quality: a cross-foster experiment with Oystercatchers *Haematopus ostralegus*. *Ibis* 148: 203-210.
- VAN DE POL M., BRUINZEEL L. W., HEG D., VAN DER JEUGD H. P. & VERHULST S. (2006b)** A silver spoon for a golden future: long-term effects of natal origin on fitness prospects of Oystercatchers. *Journal of Animal Ecology* 75: 616-626.
- VAN DE POL M., HEG D., BRUINZEEL L. W., KUIJPER B. & VERHULST S. (2006c)** Experimental evidence for a causal effect of pair-bond duration on reproductive performance in Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *Behav. Ecology* 17: 982-991.
- VAN DE POL M., PEN I., HEG D. & WEISSING F. J. (2007)** Variation in habitat choice and delayed reproduction: adaptive queuing strategies or individual quality differences? *American Naturalist* 170: 530-541.
- VAN DE POL M., BROUWER L., ENS B. J., OOSTERBEEK K. & TINBERGEN J. M. (2010a)** Fluctuating selection and the maintenance of individual and sex-specific diet specialization in free-living Oystercatchers. *Evolution* 64: 836-851.
- VAN DE POL M., ENS B. J., HEG D., BROUWER L., KROL J., MAIER M., EXO K.-M., OOSTERBEEK K., LOK T., EISING C. M. & KOFFIJBERG K. (2010b)** Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *J. Appl. Ecol.* 47: 720-730.
- VAN DER ENDE M., STRIJKSTRA A. M., DIAS E., SMIT C. (2017)** Spatial ecology and prey choice of tagged feral cats on Schiermonnikoog. *Lutra* 60: 73-91.

- VAN DER VLIET R. E., SCHULLER E. & WASSEN M. J. (2008)** Avian predators in a meadow landscape: consequences of their occurrence for breeding open-area birds. *J. Avian Biol.* 39: 523–529.
- VAN DER WAL R. & PALMER S. C. F. (2008)** Is breeding of farmland wading birds depressed by a combination of predator abundance and grazing? *Biol. Lett.* 4: 256–258.
- VAN DIJK A. J. & BAKKER J. (1980)** Beweiding en broedvogels in de Oosterkwelder van Schiermonnikoog. *Waddenbulletin* 15: 134-140.
- VAN DIJK A. J. & VAN OS B. L. J. (1982)** *Vogels van Drenthe*. Van Gorcum, Asses.
- VAN TREUREN R., BIJLSMA R., TINBERGEN J. M., HEG D. & VAN DE ZANDE L. (1999)**. Genetic analysis of the population structure of socially organized Oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) using microsatellites. *Molecular Ecology* 8: 181-187.
- VERBOVEN N., ENS B. J. & DECHESNE S. (2001)** Effect of Investigator Disturbance on Nest Attendance and Egg Predation in Eurasian Oystercatchers. *The Auk* 118: 503-508.
- VERHULST J., KLEIJN D. & BERENDSE F. (2007)** Direct and indirect effects of the most widely implemented Dutch agri-environment schemes on breeding waders. *J. Appl. Ecol.* 44: 70–80.
- VINES G. (1976)** *Spacing behaviour of Oystercatchers Haematopus ostralegus L. in coastal and inland habitats*. Unpubl. Ph D. thesis. University of Aberdeen.
- VINES G. (1979)** Spatial distributions of territorial aggressiveness in Oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Animal Behaviour* 27: 300-308.
- VIRZI T., LOCKWOOD J. L., DRAKE D., GRODSKY S. M. & POVER T. (2016)** Conservation implications of reproductive success of American Oystercatchers in an urbanized barrier island complex. *Wader Study Group Bull* 123: 202-212.
- VISSER G. H. & BEINTEMA A. J. (1991)** Reproductive characteristics of meadow birds and other European waders. *Wader Study Group Bull.* 61 (suppl.): 6-11.
- VISSER K. J. (1983)** De annexatie door Scholeksters van een gruttolegsel. *Vanellus* 36: 26-28.
- WEBSTER J. D. (1941)** The breeding of the Black Oystercatcher. *The Wilson Bulletin* 53: 141-156.
- WEBSTER J. D. (1943)** The downy young of Oystercatchers. *The Wilson Bulletin* 55: 40-46.
- WILLEMS F., OOSTERHUIS R., DIJKSEN L. J., KATS R. & ENS B. J. (2005)** *Broedsucces van kustbroedvogels in de Waddenzee*. SOVON report 2005/07, SOVON, Beek-Ubergen.
- WILSON J. R. (1978)** Agricultural influences on waders nesting on the South Uist machair. *Bird Study* 25: 198-206.
- WILSON J. R. (2005)** Removal of grass by scraping to enhance nesting areas for breeding waders at Leighton Moss RSPB Reserve, Lancashire, England. *Conservation Evidence* 2: 60–61.
- WILSON A., PENDLEBURY C. & VICKERY J. (2005a)** *Changes in lowland wet grassland breeding wader number: the influence of site designation*. BTO Research Report 365, 56 p.

WILSON A. M., VICKERY J. A., BROWN A., LANGSTON R. H. W., SMALLSHIRE D., WOTTON S. & VANHINSBERGH D. (2005b) Changes in the numbers of breeding waders on lowland wet grasslands in England and Wales between 1982 and 2002. *Bird Study* 52: 55–69.

Woud T. (2013) *Impact of increasing landscape openness on waders and avian predators in the Netherlands*. Master thesis, master programme Environmental Biology, track Ecology & Natural Resource Management at Utrecht University. 33 p.

YESOU P., BERNARD F., MARQUIS J., NISSER J. & TRIPLET P. (2001) Reproduction de l’Huîtrier pie *Haematopus ostralegus* sur l’île de Béniguet, Finistère. *Alauda* 69 : 503–512.

YESOU P., NISSER J. & MARQUIS J. (1995) Biologie de la reproduction de l’Huîtrier pie en Bretagne. *Bull. Mens. ONC* 200: 4-13.

Pour citer cet article :

TRIPLET, P. 2023. La reproduction de l’Huîtrier pie (*Haematopus ostralegus*), faits biologiques et comportements. Synthèse bibliographique *Plume de Naturalistes* 7 : 1-à venir.

Pour télécharger tous les articles de *Plume de Naturalistes*:
<http://www.plume-de-naturalistes.fr/>

ISSN 2607-0510

Les différents tableaux

Tableau 1.

Densités de couples nicheurs par site. La plus forte densité sur l'île de Mellum s'explique par la faible superficie de l'île (3 km²) et un nombre de couples particulièrement élevé. Les densités de reproducteurs sont exprimées selon différentes unités de surface. Ici, nous avons préféré tout présenter en nombre de couples par km² ou par km linéaire selon les références bibliographiques.

Site	N couples/km ²	N couples/km	Références
Mer des Wadden	3-29		Glutz <i>et al.</i> , 1984
Friesland (Allemagne)	230-300		Glutz <i>et al.</i> , 1984
Mellum (Allemagne)	150-180		Scheiffarth & Exo, 1991
Schleswig-Holstein (Allemagne)	101		Stock <i>et al.</i> , 1987b
Basse-Rhénanie (Allemagne)	0,4		Glinka & Wolf, 1994
Norvège (zone côtière)		0,5 - 1	Shimmings & Øien, 2015
Norvège		2,3	Lambeck & Wessel, 1993
Norvège (îles)	7,2 – 48,6		Numers, 1995
Belgique (zone côtière)		21,2 – 22,5	Devos, 2008
Pays-Bas	8 0,2-5 0,7 20 - 30	1,6	Hulscher, 1970 Van Dijk & Van Os, 1982 Boekema <i>et al.</i> , 1983 Swennen & de Bruijn, 1980
Pays-Bas : Prés salés Zones dunaires Milieux prairiaux Zones arables	450 10-30 14 – 22 0,15		Hulscher, 1997; Hulscher & Verhulst, 1996
Pays-Bas : Zones dunaires Zones arables	104 -205 73 -266		De Roos, 1981
Tipperne (Pays-Bas)	60-70		Lind, 1965
Îles Britanniques : Littoral Zones fluviales Zones agricoles	8-14 94-200 0,17-3		Briggs, 1982, 1984
Îles Britanniques (Aberdeenshire) : Zones herbeuses et dunes de sable fixées Prairies Champs à 9 km de la côte	15 - 15,8 1,7 3,5 - 4		Vines, 1976
Îles Britanniques (Cumbria)	4		Rankin, 1979
Îles Britanniques (Skokholm)	46-50		Harris, 1967
Iles Britanniques Ythan (Écosse) Littoral Zones agricoles	1,7 4		Heppleston, 1972
Îles Britanniques Écosse : Zones agricoles	15		Galbraith et Furness, 1993
Îles Britanniques, Shetlands	12,4 - 15,8		Van der Val & Palmer, 2008
Angleterre (1982-2002)	0,06-8,45		Wilson <i>et al.</i> , 2005a et b
Pays de Galles (1982-2002)	0,07		Wilson <i>et al.</i> , 2005a et b
Allemagne, basse Rhénanie	0,4		Glinka & Wolf, 1994
Îles Féroé	5		Danielsen, 2001
Islande	2 -3,1		Skarphéðinsson <i>et al.</i> , 2016
Lettonie (zones agricoles)	10	0,6	Opermanis, 1997
Italie		0,4 – 5,3 (moyenne 1,9 ± 1,7)	Valle <i>et al.</i> , 1994
Italie		8-20 sur le continent 1 – 4 sur les îles	Rusticali <i>et al.</i> , 1999
Italie		1,84-1,92	Scarton <i>et al.</i> , 1993b
Espagne	6		Martinez <i>et al.</i> , 1983
France (bassin d'Arcachon)	10 - 71		SEPANSO, 2011 Tharan, 2016

Tableau 2.

Matériaux apportés par les Huîtres pie dans leurs nids, n = 75 nids étudiés (d'après Yésou et al., 1995).

	n	%
Minéraux		
Graviers, petits cailloux	35	47
Morceaux d'argile	1	
Galet	1	
Lithotame	1	
Fragment d'ardoise	1	
Végétaux		
Algues sèches	32	43
Végétation terrestre dont :	63	84
<i>Senecio jacobea</i> (tige)	10	
<i>Silene</i> sp. (tige)	9	
<i>Silene</i> sp. (feuilles, fleurs)	1	
<i>Pteridium aquilinum</i> (racine)	4	
<i>Pteridium aquilinum</i> (tige)	2	
<i>Armeria maritima</i> (racine)	3	
<i>Armeria maritima</i> (fleurs)	2	
<i>Sedum acre</i>	3	
<i>Juncus acutus</i> (tige)	1	
<i>Glaucium flavum</i> (tige)	1	
<i>Carex arenaria</i>	1	
Lichens non identifiés	4	
Vestiges animaux		
Fragments coquillages (patelles et littorines)	30	40
Coquilles entières :	9	
<i>Patella</i> sp.	15	
<i>Littorina</i> sp	2	
<i>Globula</i> sp	11	
<i>Helicidae</i>	2	
<i>Nucella</i> sp.	1	
<i>Mytilus edulis.</i>	6	
Fragments de crustacés	12	
Os de lapins	2	
Os d'oiseaux	5	
Cartilage de poissons	1	
Œufs de Roussette	2	
Plumes	6	

Tableau 3.

Période de ponte de l'Huîtrier pie dans différentes localités.

Localité	Période de ponte	Référence
Pays-Bas	Dernière semaine d'avril à dernière semaine de mai	Hulscher, 1977
Îles Britanniques	Pic fin avril ou début mai Dernières entre le 15 et le 20 mai	Mercer, 1968 Harris, 1969
Îles Britanniques (Cumbria)	26 avril au 3 mai – 10 au 22 juin	Rankin, 1979
Écosse	Début 11 – 17 avril en zones continentales et 29 avril – 7 mai en zones littorales	Heppleston, 1972
Écosse (outer Hebrides) Hébrides extérieures	Les couples sur les zones agricoles pondent en moyenne dix jours avant les couples côtiers	Wilson, 1978
Russie (mer Blanche)	Début entre le 16 et 26 mai	Glutz <i>et al.</i> , 1984
Russie (bassin du Dniepr)	Entre troisième décade d'avril et les dix premiers jours de mai	Grishchenko <i>et al.</i> , 2012
Lettonie	Début des pontes le 13 mai	Opermanis, 1997
Îles Féroé	Début des pontes le 25 avril	Danielsen, 2001
Pays-Bas	Début le 20 avril	Visser & Beintema, 1991
France (Bretagne)	Première décade de mai à première décade de juillet	Yésou <i>et al.</i> , 2001
France (bassin d'Arcachon)	20 mars à fin juin, pic en mai	Campredon, 1978 ; Ribereau-Gayon, 1979, 1980 ; Tharan, 2016
Italie (delta du Pô)	Mi-avril à mi-mai	Valle <i>et al.</i> , 1994 ; Valle et Scarton, 1996
Espagne (delta de l'Ebre)	De première semaine d'avril au 20 avril	Martinez <i>et al.</i> , 1983
Bulgarie	25 avril – 15 juillet pour un élevage des jeunes entre le 18 mai et le 27 juillet (<i>Longipes</i>)	Boev, 1991
Grèce (Evros delta)	Mi-avril puis entre le 15 et 20 mai jusqu'à 20-25 juin	Goutner, 1986

Tableau 4.

Mesures des œufs d'Huître pie, d'après différents auteurs.

N	Lieu	Mesures moyennes (mm)	Poids frais	Volume	Références
332	Îles britanniques	56,7 x 40,9	46,5		Glutz <i>et al.</i> , 1984
		56,1 x 49,9			Glutz <i>et al.</i> , 1984
296	Friesland	56 x 39,6			Glutz <i>et al.</i> , 1984
		60,1 x 42,4			Glutz <i>et al.</i> , 1984
100	Pays-Bas	56,3 x 39,8			Glutz <i>et al.</i> , 1984
132	North Friesland	56,6 x 39,7			Glutz <i>et al.</i> , 1984
75	Norvège	56,1 x 39,3			Glutz <i>et al.</i> , 1984
29	Norvège	56,2 ± 2,1 x 39,7 ± 1,0			Lambeck & Wessel, 1993
375	Mer blanche	56 x 40,1	43,4 (41-49,6)	42,69	Bianki, 1967
51	Bassin du Dniepr	53,5 ± 0,26 x 38,27 ± 0,20			Grishchenko <i>et al.</i> , 2012
	Allemagne		46,6 (38,1-53,1)		Dircksen, 1932
38 (1990) 55 (1991) 64 (1992) 88 (1993)	Allemagne (basse Rhénanie). Première ponte	56,19 ± 1,83 x 39,28 ± 0,97 55,55 ± 2,13 x 39,19 ± 0,98 55,60 ± 1,79 x 39,46 ± 1,10 55,42 ± 1,74 x 39,39 ± 1,52			Glinka et Wolf, 1994
3 (1990) 14 (1991) 18 (1992) 19 (1993)	Allemagne (basse Rhénanie). Ponte de remplacement	57,48 ± 0,48 ± 41,43 ± 0,38 55,96 ± 2,59 x 38,82 ± 1,02 55,64 ± 2,25 x 38,83 ± 0,99 54,30 ± 2,29 x 38,74 ± 0,77			Glinka et Wolf, 1994
	Lettonie	Zones littorales Zones fluviales Zones agraires		38,56 38,54 38,95	Opermanis, 1997
938	Nord-Ouest Europe			41,19 ± 2,986	Väisänen, 1977
38	Delta de l'Ebre	56,8 x 40,07	47,42 ± 3,32	43,99 ± 3,07	Martinez <i>et al.</i> , 1982
71	Estuaire du Po (Italie)	55,49 x 39,95			Scarton <i>et al.</i> (1994)
200	France (Île de Béniguet)	57,2 ± 2,3 x 40,1 ± 2			Yésou <i>et al.</i> , 1995

Tableau 5.

Taille des pontes, survie des œufs et des poussins dans différentes localités.

Localité	Année	Taille moyenne de la ponte \pm écart-type	n	% d'œufs éclos (succès à l'éclosion)	% de poussins à l'envol (succès à l'envol)	% d'œufs fournissant des poussins à l'envol	Nombre de jeunes par couple	Référence
Littoral arctique							1,8	Bianki, 1967
Îles Britanniques (Forvie, Écosse)	1966/68	2,56 \pm 0,16 (zones littorales)	52	47	27	12,7	0,36	Heppleston, 1972
Îles Britanniques (Ythan Valley, Écosse)	1966/1968	2,58 \pm 0,13 – 2,93 \pm 0,12	143	50	46	22,4	0,68	Heppleston, 1972
Écosse	1921-1929	2,49		65				Campbell, 1947
Angleterre (North Lancashire)	1978-1980	Littoral : 2,6 Zones rivulaires : 2,7 Zones agraires : 2,8	89 142 29	18,8 16,6 41,5	67 67 77	12,5 11,2 31,9	0,4 0,42 1	Briggs, 1984
Îles Britanniques (nord de l'Angleterre)				58	69	40		Greenhalgh, 1969
Nord Angleterre : Littoral				68 38 30 53	65 53 47 61			Greenhalgh, 1973 Rankin, 1979 Rankin, 1979 Greenhalgh, 1973
Continent								
Îles Britanniques (Pembrokeshire)	1939, 1946, 1947	2,52 – 2,76	135					Campbell, 1947
Îles Britanniques (Argyllshire)	1921-1929	2,59	65					Campbell, 1947
Îles Britanniques (Anglesey, Pays de Galles)				59	28	16,2		Mercer <i>in</i> Heppleston, 1972
Îles Britanniques (Skokholm, Pays de Galles)	1939/1965 1963/1964	2,78	635 98	61 24	47 31	28,7 0,9		Buxton, 1939 Harris, 1967
Skokholm (Pays de Galles)	1949	2,7	46	66	75	49,5		Keighley, 1949
Aberdeen, toits	1988-1993		89	69		32	0,8	Duncan <i>et al.</i> (2001)
Kolfjaradalur, Féroé	2001	3	9	78	52	11		Danielsen, 2001
Pays-Bas		2,77		70				Haverschmidt, 1946
Schiermonnikoog, Pays-Bas	1990	2,6 \pm 0,2	38					Verboven <i>et al.</i> , 2001
Allemagne (Norderoog)	1931	3,01	84	79	20	15,8		Dirksen, 1932
Allemagne, (Mellum)	1930 1989	3,13 3 \pm 0,6	16					Dirksen, 1932
Allemagne Littoral				35-41	22-26			Schnakenwinkel, 1970
Allemagne (Basse Rhénanie)		2,95 \pm 0,63						Glinka <i>et Wolf</i> , 1994
Allemagne		2,85	3 234					Glutz <i>et al.</i> , 1984
Finlande (Aland)	1950			92	78	71,7		Nordberg, 1950
Danemark	1971/76	3,11 \pm 0,45	30					Møller, 1978
Danemark, Bogensee		2,80	185					Fog, 1982
Lettonie	Littoral Zones fluviales Zones agraires	2,79 2,73 2,42						Opermanis, 1997
Bassin du Dniepr		3,2 \pm 01	32		61,1			Grishchenko <i>et al.</i> , 2012

Tableau 5 suite.

Taille des pontes, survie des œufs et des poussins dans différentes localités.

France (île de Béniguet)	1994-2000	2,9	208	53,7	40	15		Yésou <i>et al.</i> , 2001
France (bassin d'Arcachon)	1978-2016	2,58-3,08	297-310	45-77	11 - 36	25		Campredon, 1978 ; Ribereau-Gayon, 1979 ; SEPANSO, 2011 ; Tharan, 2016
France (Camargue)		3,3	13					Blondel & Isenmann, 1981
Espagne (Ebre)	1970/1980	3,09 ± 0,76	21	84	48	37,5		Martinez <i>et al.</i> , 1983
Italie	1990	3,38 ± 0,52						Valle <i>et al.</i> , 1994
Italie (Pô)	1991 et 1992	3,44 ± 0,65	25					Scarton <i>et al.</i> , 1994
Italie (Pô)	1994	3,5 ± 0,58 (îles avec dérangements) 3,41 ± 0,60 (îles sans dérangements)	4 55	68				Rusticali <i>et al.</i> , 1999

Tableau 6.Nombre de pontes par couple par saison de reproduction d'après Arts *et al.* (1997)

Site	Année	Nombre de pontes	Ecart-type
L'île de Mellum	1948-60	1,21	0,19
	1986-88	1,20	0,20
Sites de Texel 1+2	1983-91	1,13	0,10
Site de Texel 4	1985-91	1,10	0,11
Schiermonnikoog	1984-90	1,11	0,10
Skokholm	1963-77	1,22	0,50
Lune Valley	1978-80	1,49	0,23

Tableau 7.

Calcul des apports nutritionnels aux jeunes en fonction du type de milieu et de l'âge des oiseaux (Heppleston, 1972)

	N heures observation	N couples observés	N heures de recherche de nourriture par jour	Kcal/h/poussin/ha avant âge de 17 jours	Kcal/h/poussin/ha près âge de 17 jours	Kcal/h/poussin/jour avant âge de 17 jours	Kcal/h/poussin/jour après âge de 17 jours
Zone continentale*	39,2	6	20	2,50 ± 2,16	4,05 ± 0,27	50,1	81
Zone littorale**	55,7	8	14	1,54 ± 0,44	2,59 ± 1,0	22,4	37,5

* les proies sont des vers de terre et des larves de tipules

** les proies sont essentiellement des moules.

Tableau 8.

Valeurs prédictives pour la taille des pontes, le succès d'éclosion et le succès d'envol en 1990 dans les sites intérieurs et côtiers des régions Atlantique et Continentale (Goss-CUSTARD *et al.*, 1995)

	Atlantique		Continentale	
	Côtiers	Intérieurs	Côtiers	Intérieurs
Taille des couvées	2,60	2,75	2,84	2,99
Succès à éclosion	31,8	40,2	48,2	56,5
Succès à l'envol	55,5	55,5	20,2	20,4

Tableau 9.

Succès de la reproduction sur différents sites

Localité	Nombre de nids	% d'œufs éclos	% d'œufs produisant des jeunes à l'envol	Nombre de jeunes par couple	Années considérées	Référence
Skokholm (Pays de Galles)	98	24	31	0,9	1963 - 1964	Harris, 1967
Nord-Est de l'Ecosse						
Littoral	52	47	13	0,4	1966 - 1968	Heppleston, 1972
Intérieur	139	50	23	0,7	1966 - 1968	
Nord-Ouest de l'Angleterre						
Littoral	112	19	13	0,4	1978 - 1980	Briggs, 1984
Rivulaire	202	17	11	0,4		
Agraire	34	42	32	1		
Littoral		66 64 64	75 37 60			Keighley, 1949 Harris, 1967 Harris, 1967
Intérieur		53	61			Greenhalgh, 1973
Aberdeen, toits	89	69	32	0,8	1988-1993	Duncan <i>et al.</i> (2001)
Norvège (côte sud)		47-49	16-35	0,52-1	2006-2007	Tjørve et Tjørve, 2016
Finlande (littoral)		92	78			Nordberg, 1950
Allemagne (littoral)		79 35-41	5 22-26			Dircksen, 1932 Schnakenwinkel, 1970

Tableau 10.

Nouveau statut de reproduction pour les mâles (M) et les femelles (F) divorcés et veufs sur Schiermonnikoog et Stockholm. D'après Ens et al. (1993)

Statut d'élevage de l'oiseau divorcé après le divorce	Schiermonnikoog				Stockholm			
	Divorcé		Veuve		Divorcé		Veuve	
	M	F	M	F	M	F	M	F
Accouplé à la veuve	2	5	6	6	15	24	5	5
Accouplé au divorcé	5	6	4	5	15	16	23	14
Accouplé à un non-reproducteur*	7	4	8	6	21	25	31	23
Territoire, pas de compagnon	2	0	0	0	11	2	5	3
Pas de territoire de nidification	14	16	2	3	17	14	3	3
% Pas de reproduction†	53%	52%	10%	15%	35%	20%	12%	13%

*Cela signifie que le nouveau compagnon était un non-reproducteur de l'année précédente.

Tableau 11.

Âge des Huîtres pie au moment de leur divorce (d'après Harris et al., 1987). L'âge moyen des mâles divorcés est 1,2 an plus élevé que celui des femelles, mais la différence n'est pas significative au plan statistique.

	Mâles			Femelles		
	Age	Age la conjointe		Age	Age du conjoint	
	Avant divorce (n)	Avant divorce (n)	Après le divorce (n)	Avant divorce (n)	Avant divorce (n)	Après le divorce (n)
Nombre de cas	37	29	29	34	42	36
Age moyen \pm erreur-standard	8,1 \pm 0,5	6,9 \pm 0,6	6,7 \pm 0,6	6,9 \pm 0,6	8,1 \pm 0,5	8,1 \pm 0,7
Age médian	7	6	6	6	7	7
Intervalle	4-15	3-14	4-15	3-14	4-15	4-16

Liste actualisée des papillons de jour (Lepidoptera, Papilionoidea) de Mayotte

Par **Vincent NICOLAS**
(harmonia.coccinellidae@yahoo.fr)

Résumé

Une liste de 61 espèces de papillons de jour, correspondant à l'état actuel des connaissances, est établie pour Mayotte. Quelques précisions sont apportées sur certains taxons, en particulier pour les découvertes les plus récentes et les espèces à confirmer.

Introduction

Les travaux publiés par Bernard TURLIN entre 1993 et 2002 ont formé une base solide pour les études postérieures sur les rhopalocères de Mayotte. Citons également l'ouvrage plus récent de BALLETO *et al.* (2015) consacrée à la faune comorienne qui, s'il n'apporte pas grand-chose à la connaissance sur Mayotte, a le mérite de présenter une iconographie de qualité fort utile.

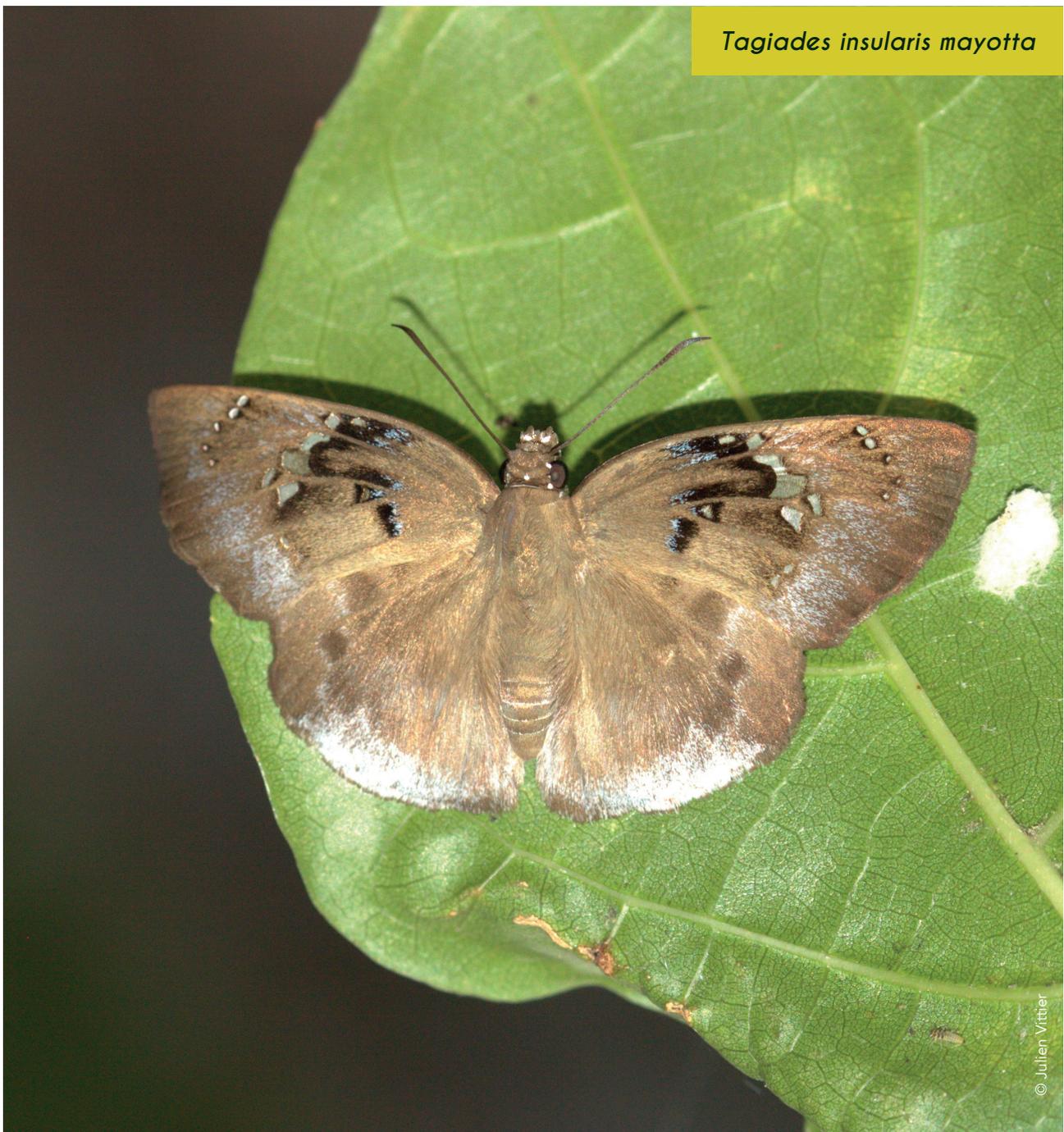


Junonia goudotii

Même si chaque lépidoptériste œuvrant dans l'archipel a construit à partir de cette base son propre catalogue d'espèces avérées et à rechercher, aucune liste de référence spécifique à la faune mahoraise n'a été publiée. Son élaboration, notamment du point de vue de la nomenclature taxonomique, a bénéficié des précieuses informations contenues

dans l'ouvrage de LAWRENCE & WILLIAMS (2021) sur les îles afrotropicales de l'océan Indien.

Un tel référentiel constitue la première étape d'un projet visant à l'amélioration des connaissances sur ce groupe d'insectes à Mayotte, piloté par la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement.



Tagiades insularis mayotta

© Julien Vittier

Liste taxonomique des lépidoptères rhopalocères de Mayotte

A notre connaissance, 61 espèces sont pour le moment avérées à Mayotte, dont :

- **9 HesperIIDae** (soit environ 15 % du nombre total d'espèces mahoraises) ;
- **1 PapilionIDae** (2 %) ;
- **7 PierIDae** (11 %) ;
- **24 NymphalIDae** (39 %) ;
- **20 LycaenIDae** (33 %).

Six espèces supplémentaires, dont un HesperIIDae, deux PierIDae, deux NymphalIDae et un LycaenIDae, ont également été indiquées à différentes époques, mais leur présence effective semble à confirmer (voir chapitre suivant).

La nomenclature utilisée suit celle retenue par LAWRENCE & WILLIAMS (2021), sauf pour les *Telchinia* Hübner, 1819, conservés sous le genre *Acraea* Fabricius, 1807 tel que préconisé par Jacques PIERRE (Muséum national d'histoire naturelle).

Légende :

* : taxon commenté plus bas dans l'article

C : taxon endémique des Comores

M : taxon endémique de Mayotte

Famille des HesperIIDae

Sous-famille des Coeliadinae

- *Coeliades forestan* (Stoll, 1782)
- *Tekliades ramanatek comorana* (Evans, 1937) **C**

Sous-famille des Tagiadinae

- *Eagris sabadius isabella* Turlin, 1995 **M**
- *Tagiades insularis mayotta* Evans, 1937 **M**

Sous-famille des HesperIIDae

- *Borbo fatuellus dolens* (Mabille, 1898) **C**
- *Pelopidas mathias* (Fabricius, 1798)
- *Larsenia gemella* (Mabille, 1884)
- *Artitropa erinnys comorarum* Oberthür, 1916 **C**
- *Ploetzia amygdalis* (Mabille, 1877) *

Famille des PapilionIDae

Sous-famille des Papilioninae

- *Papilio demodocus* Esper, 1798

Famille des PierIDae

Sous-famille des Coliadinae

- *Catopsilia florella* (Fabricius, 1775)
- *Eurema brigitta pulchella* (Boisduval, 1833)
- *Eurema floricola anjuana* (Butler, 1879) **C**

Sous-famille des Pierinae

- *Appias epaphia contracta* (Butler, 1888)
- *Appias sabina comorensis* (Talbot, 1943) **C**
- *Colotis euipe omphale* (Godart, 1819)
- *Belenois creona elisa* (van Vollenhoven, 1869)

Famille des NymphalIDae

Sous-famille des Danainae

- *Danaus chrysippus orientis* (Aurivillius, 1909)
- *Amauris nossima* (Ward, 1870)

Sous-famille des Heliconiinae

- *Phalanta phalantha aethiopica* (Rothschild & Jordan, 1903)
- *Acraea dammii* van Vollenhoven, 1869
- *Acraea igati* Boisduval, 1833
- *Acraea neobule* Doubleday, 1847
- *Acraea ranavalona* Boisduval, 1833
- *Acraea lia* Mabille, 1879
- *Acraea masaris* Oberthür, 1893
- *Acraea serena* (Fabricius, 1775)

Sous-famille des Charaxinae

- *Charaxes saperanus* Poulton, 1926 **M** *

Sous-famille des Biblidinae

- *Sevenia howensis* (Staudinger, 1886) *
- *Eurytela dryope lineata*
Aurivillius, 1899
- *Byblia anvatarata* (Boisduval, 1833)

Sous-famille des Limenitidinae

- *Neptis mayottensis* Oberthür, 1890

Sous-famille des Nymphalinae

- *Hypolimnas anthedon drucei*
(Butler, 1874)
- *Hypolimnas misippus* (Linnaeus, 1764)
- *Junonia goudotii* (Boisduval, 1833)
- *Junonia hierta* (Fabricius, 1798) *
- *Junonia oenone* (Linnaeus, 1758)
- *Junonia orythia madagascariensis*
Guenée, 1865 *
- *Junonia rhadama* (Boisduval, 1833)

Sous-famille des Satyrinae

- *Melanitis leda* (Linnaeus, 1758)
- *Heteropsis mayottensis* (Oberthür, 1916) **M**

Famille des Lycaenidae

Sous-famille des Theclinae

- *Deudorix antalus* (Hopffer, 1855)
- *Deudorix batikeli* (Boisduval, 1833)
- *Deudorix dinochares* Grose-Smith, 1887
- *Hemiolaus* sp. *
- *Hypolycaena philippus ramonza*
(Saalmüller, 1878)

Sous-famille des Polyommatae

- *Azanus moriqua* (Wallengren, 1857)
- *Azanus sitalces mayotti* d'Abrera, 1980 **M**
- *Catochrysops scintilla* (Mabille, 1877) *
- *Cacyreus darius* (Mabille, 1877)
- *Freyeria trochylus* (Freyer, 1844)
- *Lampides boeticus* (Linnaeus, 1767)
- *Euchrysops decaryi* Stempffer, 1947
- *Euchrysops malathana* (Boisduval, 1833)
- *Euchrysops osiris* (Hopffer, 1855)
- *Zizula hylax* (Fabricius, 1787)
- *Zizeeria knysna* (Trimen, 1862)
- *Zizina otis antanossa* (Mabille, 1877)
- *Pseudonacaduba sichela reticulum*
(Mabille, 1877)
- *Leptotes mayottensis* (Tite, 1958) **M**
- *Leptotes pirithous* (Linnaeus, 1767)

Danaus chrysippus orientis



© Julien Vittier

Tekliades ramanatek comorana



© Julien Vittier

Espèces supplémentaires à confirmer

- ***Coeliades pansa* (Hewitson, 1867) [= *Coeliades ernesti* (Grandidier, 1867)]**

Cette espèce a été élevée à Mayotte avec succès sur l'Étoile d'Australie (*Tristellateia australasiae*) (A. GAUTHIER, comm. pers.), seul membre spontané de la famille des Malpighiacées dans l'archipel mahorais (BARTHELAT, 2019). Sur l'île de La Réunion, la chenille se nourrit d'une autre plante de cette famille, à savoir la Liane papillon (*Hiptage benghalensis*). Aucune observation récente ne vient confirmer l'acclimatation durable de *C. pansa* dans la dition, mais elle pourra tout de même être recherchée spécifiquement dans les rares stations mahoraises de l'Étoile d'Australie, au niveau des crêtes et clairières des forêts.

- ***Eurema desjardinsii* (Boisduval, 1833)**

Le cas de cette espèce est particulier dans la mesure où les principales publications récentes indiquent une répartition comorienne différente. Pour BALLETO *et al.* (2015), elle est représentée sur les quatre îles, dont Mayotte. TURLIN (1994a), quant à lui, indique qu'elle « ne semble pas connue de Mayotte », tandis que LAWRENCE & WILLIAMS (2021) ne conservent que Grande Comore et Anjouan d'après les travaux de YATA (1989). Au regard de cette situation et en l'absence d'observation récente attestée au sein de notre réseau d'observateurs, le statut d'espèce potentielle à rechercher nous paraît préférable à conserver pour le moment.

- ***Eurema senegalensis* (Boisduval, 1836) / *Eurema hecabe* (Linnaeus, 1758)**

E. senegalensis, indiqué des Comores par TURLIN (1994a), a été reconnu à Mayotte à partir des illustrations et des critères fournis par ce dernier. Cependant, la grande proximité de ce taxon avec *E. floricola* et à plus forte raison avec *E. hecabe* nous conduit à remettre en doute toutes les mentions mahoraises d'*E. senegalensis* non issues de dissection. Une étude précise de ce groupe d'espèces doit être réalisée pour statuer sur la présence effective de l'un et/ou l'autre *Eurema*.

- ***Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758)**

A notre connaissance, aucune observation avérée de cette espèce n'a été faite à Mayotte. TURLIN (1994c, 1994d) indique effectivement la potentialité de son observation dans l'archipel du fait de son caractère migrateur et de sa présence ailleurs dans les Comores. Cette potentialité a été transcrite par erreur comme une présence effective dans les cartes de répartition (mais pas dans le texte) de l'ouvrage de BALLETO *et al.* (2015). Sa découverte à Mayotte, bien que très probable, reste donc à faire.

- ***Vanessa dimorphica* (Howarth, 1966)**

Dans les Comores, on trouve la sous-espèce *comoroica* (HOWARTH, 1966), apparemment restreinte à Grande Comore. Aurélia DESEGAULX DE NOLET (1984) indique cependant la capture d'une « sous-espèce non déterminée » à Mayotte (Dzoumogné) en 1977. Aucun auteur postérieur ne reprend cette intrigante mention, que seul l'examen du spécimen collecté pourrait éventuellement éclaircir. A noter qu'il s'agit d'une espèce d'altitude dont la présence à Mayotte demeure à priori peu vraisemblable (B. TURLIN, comm. pers.)

- ***Eicochrysops sanguigutta***
(Mabille, 1879)

Ce Lycène a été cité de Mayotte uniquement par le biais de spécimens conservés au British Museum (TURLIN, 1995a). L'expérience montre que l'étiquetage des insectes prélevés lors des longs voyages des entomologistes parcourant tour à tour différentes îles est parfois erroné... Quoiqu'il en soit, aucune observation récente ne vient confirmer la présence de cette espèce à Mayotte, qui reste néanmoins à rechercher.

Notes sur quelques espèces avérées

- ***Ploetzia amygdalis***

Cet Hesperiidae très caractéristique a été capturé pour la première fois en 2018 lors d'une chasse de nuit à Sada. Conservé en collection (A. ROUILLÉ leg.), il est demeuré sans nom jusqu'à de nouvelles captures en 2021 au niveau de la lagune d'Ambato, donc de nouveau sur le littoral. De retour de mission, cette espèce malgache a enfin pu être nommée sans grande difficulté grâce à la faune malgache de VIETTE (1956). Elle est liée aux Arécacées comme le Cocotier (*Cocos nucifera*) ou encore les palmiers du genre *Raphia*.

- ***Charaxes saperanus***

BALLETTO et al. (2015) indiquent à tort cette espèce de Mohéli, la source citée (HARPER et al., 1996) ne faisant aucunement mention de ce *Charaxes*. Il aurait de fait été étonnant que deux espèces vicariantes du *Charaxes varanes* (Cramer, 1764) d'Afrique continentale cohabitent sur la même petite île (Philippe RYCKEWAERT, comm. pers.). *C. saperanus* peut donc bien être considéré comme endémique de Mayotte.

- ***Sevenia howensis, Junonia hierta et Junonia orythia***

Ces trois Nymphalidae ont pour le moment fait l'objet d'une seule mention chacun. Il s'agit sans doute de migrants ponctuels venus de Madagascar et/ou du continent, qui illustrent bien les possibilités encore importantes de découvertes à Mayotte. Selon la saison, les vents sont susceptibles de transporter des migrateurs tantôt continentaux ou comoriens (été austral), tantôt malgaches (hiver austral). Chez les odonates, c'est principalement dans le nord-est de Mayotte (littoral de Grande-Terre, Petite-Terre et îlots) que ces voyageurs se retrouvent (NICOLAS, sous presse) : la transposition de ce constat aux lépidoptères demeure une piste à explorer.

- ***Hemiolaus sp***

Jusqu'à présent, deux exemplaires seulement de cette Thècle ont été observés. Le premier a été relâché *in situ* ; le second, pris en photo ultérieurement dans une autre localité, a échappé à ses chasseurs au moment du prélèvement pour mise en collection. Il s'agirait d'un taxon nouveau (James LAWRENCE, comm. pers. ; LAWRENCE & WILLIAMS, 2021), proche du continental *H. caeculus littoralis* STEMPFFER, 1954 et du malgache *H. ceres* (HEWITSON, 1865). Ces affinités ainsi que les zones d'observation à Mayotte laissent fortement présager un lien avec les boisements à *Olox mayottensis*, une plante endémique insulaire.

- ***Catochrysops scintilla***

Ce Lycène à « virgule rouge » (comme *E. sanguigutta*) dont l'identité nous a été révélée par Alain GAUTHIER, a été observée à plusieurs reprises ces dernières années près de divers cours d'eau. Il s'agit d'une espèce qui n'était pas connue hors de Madagascar.

Conclusion

Ce travail de synthèse montre un bon état d'avancement de l'inventaire des rhopalocères de Mayotte mais également son inévitable incomplétude. Le défi demeure ainsi toujours passionnant pour les naturalistes qui œuvreront sur place ces prochaines années.

Tout d'abord, la perspective de description d'un taxon nouveau pour la science constitue une motivation de premier ordre.

En parallèle, entreprendre la recherche de nouveautés pour Mayotte est loin d'être un vain objectif pour les prospections. Parmi les découvertes vraisemblables,

citons par exemple le Lycène *Leptomyrina phidias* (Fabricius, 1793), connu d'autres îles des Comores, de Madagascar et des Mascareignes.

Au-delà de ces aspects, il reste de nombreux points à éclaircir sur les premiers stades, en particulier sur la phénologie et la connaissance des plantes-hôtes.

Comme évoqué en introduction, un projet dédié aux papillons mahorais devrait être réalisé en 2023-2024. Il inclut la production d'un premier document d'identification des espèces connues, devant servir de support à la formation d'un réseau d'observateurs locaux. L'animation de ce groupe de travail permettra ensuite d'orienter les prospections pour améliorer de manière ciblée les connaissances.

Ce projet comporte également un volet consacré aux hétérocères, vaste groupe dont l'étude demeure d'une grande complexité mais pour lequel de nombreuses observations ont été collectées ces cinq dernières années, notamment lors de plusieurs dizaines de chasses nocturnes.

Remerciements

Je remercie Antoine ROUILLÉ pour les nombreux échanges constructifs sur l'entomofaune mahoraise en général et sur les rhopalocères en particulier. J'adresse en outre des remerciements tout particuliers à Bernard TURLIN et Philippe RYCKEWAERT pour leur relecture attentive de cet article et leurs apports critiques qui ont contribué à améliorer le travail initial. Merci également pour leur aide à Alain GAUTHIER, James LAWRENCE et Owen LEWIS. Merci enfin à Frédéric CHICHE pour la mise en page de cet article.

Bibliographie

BALLETTO E., BARBERO F., CASACCI L., CHAKIRA H., DAFINÉ A. & OULEDI A., (2015). Les papillons diurnes des îles Comores / The butterflies of the Comoros. Pensoft, Sofia-Moscow. 286 p.

BARTHELAT F., (2019). La flore illustrée de Mayotte. Biotope Éditions, Mèze – Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 687 p.

DESEGAUX DE NOLET A., (1984). Lépidoptères (Rhopalocères, Arctiidae, Sphingidae) de l'Océan Indien (Comores, Mascareignes, Seychelles). Agence de Coopération Culturelle et Technique, Paris. 81 p.

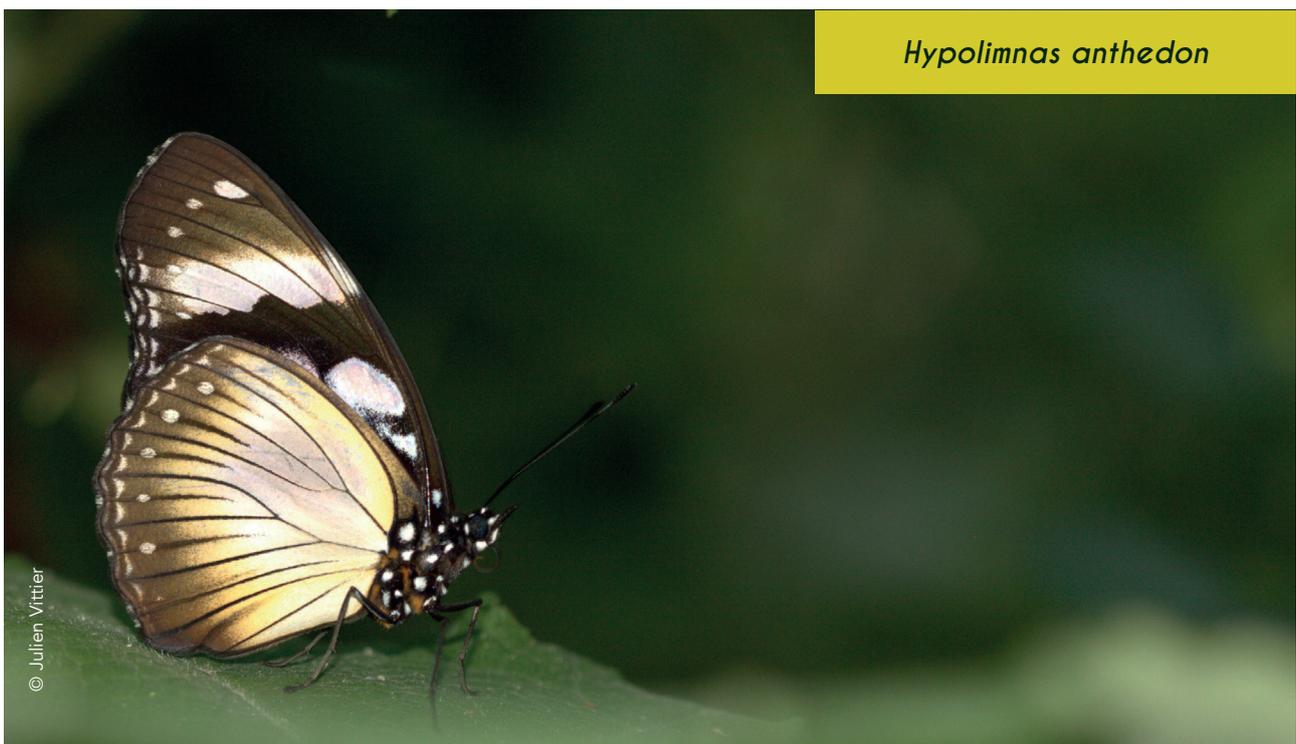
LAWRENCE J.M & WILLIAMS M.C., (2021). An illustrated history of butterflies of the afro-tropical Indian Ocean islands. Siri Scientific Press, Manchester. 248 p.

TURLIN B., (1993). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae). *Lambillionea*, 93 (4) : 345-361.

TURLIN B., (1994A). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae) (2). *Lambillionea*, 94 (1) : 81-94.

TURLIN B., (1994B). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae) (3). *Lambillionea*, 94 (2) : 189-200.

TURLIN B., (1994c). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae) (4). *Lambillionea*, 94 (3) : 372-388.



Hypolimnas anthedon

© Julien Vittier

TURLIN B., (1994D). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae) (5). *Lambillionea*, 94 (4) : 591-601.

TURLIN B., (1995A). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae) (6). *Lambillionea*, 95 (2) : 197-210.

TURLIN B., (1995B). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae) (7). *Lambillionea*, 95 (3) : 443-452.

TURLIN B., (2002). Faune lépidoptérologique de l'Archipel des Comores (Océan Indien). (Rhopalocères, Sphingidae, Attacidae). Note complémentaire sur les Rhopalocères, notamment ceux de Mayotte. *Lambillionea*, 102 (1) : 91-96.

VIETTE P., (1956). Insectes : Lépidoptères Hesperidae. Faune de Madagascar, 3. Institut de Recherches Scientifiques de Madagascar, Tananarive-Tsimbazaza. 85 p.

YATA O., (1989). A revision of the Old World species of the genus *Eurema* Hübner (Lepidoptera Pieridae). Part 1. Phylogeny and zoogeography of the subgenus *Terias* Swainson and description of the subgenus *Eurema* Hübner. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History*, 9 : 1-103.

Pour citer cet article :

NICOLAS V. 2023. Liste actualisée des papillons de jour (Lepidoptera, Papilionoidea) de Mayotte. *Plume de Naturalistes* 7 : 73-82.

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

ISSN 2607-0510

Suivi acoustique des chiroptères à l'observatoire de l'Étang du Ravoir (Loiret) en 2022

Par **Guillaume MARCHAIS**
(gmarchais@gmail.com)

Mots-clefs : chauves-souris, milieu forestier, référentiel d'activité, gestion sylvicole.

Résumé

Quatre années après un premier suivi acoustique longue durée au bord d'un étang forestier situé dans une forêt domaniale du Loiret, un second suivi composé de plusieurs nuits d'affilée sur différents mois permet de comparer les activités des divers groupes d'espèces recensés. Malgré les biais matériels, les niveaux d'activité par rapport au référentiel spécifique au site et les proportions relatives de contacts montrent qu'en 2022, les Noctules ont été davantage contactées notamment en mai et juin, alors que c'est en avril et septembre pour la Pipistrelle commune. Les contacts de Barbastelle et les Oreillards ont été bien moins nombreux mais détectés chaque mois. Il en est de même pour les Murins indéterminés (Daubenton probable) avec un pic enregistré au mois de juin, alors qu'en 2018 c'était en septembre. Des éléments récents de gestion sylvicole par l'ONF du massif de Lorris prenant davantage en compte la biodiversité peuvent influencer ces résultats.



Introduction

A la suite d'un suivi réalisé en 2018 (MARCHAIS, 2019), un nouveau suivi acoustique des chiroptères a été réalisé entre le 1er avril et le 30 octobre 2022 depuis l'observatoire de l'Étang du Ravoir, situé dans le massif forestier de Lorris (forêt domaniale d'Orléans, Loiret). Cette fois-ci, les enregistrements comptent seulement plusieurs nuits consécutives (entre 6 et 11) pour chaque mois suivis (avril, mai, juin, septembre et octobre). L'objectif premier est de comparer quatre ans plus tard la diversité des espèces et les niveaux d'activité aux mêmes périodes respectivement. Le biais matériel est également considéré puisque ce ne sont pas les mêmes appareils et micros qui ont été utilisés, en raison de l'évolution des technologies.



Détecteur enregistreur AudioMoth 1.2.0, avec microphone incorporé, disposé lors des enregistrements au pied du mur latéral de l'observatoire (voir en bas à droite de la photo p. 83).

Matériel et méthode

Le détecteur enregistreur à ultrasons utilisé est un AudioMoth 1.2.0 (Open Acoustics devices) plus moderne et accessible pour ce type de suivi acoustique par rapport à l'Anabat SD1 (Titley Scientific) utilisé en 2018. Celui-ci, enveloppé dans un film plastique pour le protéger de l'humidité, a été posé sur le côté de l'observatoire (Photo p. 83), face à l'étang à environ une dizaine de mètres de la berge.



Vue de l'étang du Ravoir depuis l'observatoire de l'ONF.

Les paramètres utilisés sont ceux préconisés par le programme national de science participative Vigie-chiro.

Les enregistrements bruts ont été d'abord extraits au format WAV 16 bits 44.1 kHz avec l'application gratuite dédiée aux AudioMoths « Expand T.WAV » (5 secondes), puis dans un second temps au format « zero crossing » avec le logiciel gratuit Kaleidoscope (version 5.3.9 de Wildlife Acoustics¹). Les fichiers convertis à ce format léger ont ensuite été analysés visuellement avec le logiciel gratuit Analoop (version 4.4d) de Chris Corben² en utilisant des filtres qui aident à éliminer des bruits et ciblent des groupes d'espèces. Ces filtres ont été élaborés dans le cadre de mes activités passées au sein du bureau d'études Ecosphère. Lorsque les critères d'identification selon les mesures sur les signaux étaient suffisamment catégoriques, une identification spécifique a été proposée.

Au total, ce sont 31 459 fichiers WAV bruts convertis en fichiers ZC qui ont été analysés, dont 25 875 ont été attribués à

¹ Paramètres d'extraction : 10 à 120 kHz ; 2 ms minimum ; 500 ms gap ; 2 minimum calls ; division ratio 8 ; 0 seconds split ; advanced enhanced filter (permet de « nettoyer » les bruits de fond)

² <https://users.lmi.net/corben/anabat.htm#Anabat%20Contents>

des chiroptères. Ces fichiers correspondent approximativement à des contacts, soit une séquence dont la durée est comprise entre 0,1 et 5 secondes au maximum (BARATAUD, 2020), comprenant au moins deux signaux ultrasonores (programmé sur un seul signal, le logiciel retient beaucoup de fichiers avec seulement du bruit de fond). Le nombre d'individus d'une même espèce présente sur chaque fichier n'a pas été pris en compte ; la comptabilité correspond donc à du semi-quantitatif, avec l'occurrence d'un taxon par tranche de 5 secondes. Etant donné que la durée de la nuit change d'avril à novembre, les moyennes sont calculées sur les 8 heures après le coucher du soleil qui cumulent la grande majorité des contacts quel que soit le mois pour une comparaison normée.

Résultats

Les tableaux et graphiques ci-après présentent les résultats exprimés en contacts en dissociant la Pipistrelle commune des autres espèces, car elle est de loin très majoritaire tout au long du suivi (de 53,8 % en octobre jusqu'à 95 % en septembre).

Tableau 1.

Bilan de l'activité de Pipistrelle commune uniquement.

Mois	Nuits	Contacts bruts	Moyenne (contacts/nuit sur 8 h après le coucher)	Nuits > moyenne (534)	Pics > 1 000 contacts	Maximum contacts /h
avril	11	8812	799	9	2	497
mai	7	2167	271	1	0	200
juin	6	2616	436	2	1	293
septembre	7	7012	990	4	3	544
octobre	8	766	90	0	0	127
Total	39					

Bilan Pipistrelle commune

Pour cette espèce ubiquiste et largement prédominante, les totaux mensuels (**Tableau 1**) se chiffrent en plusieurs milliers de contacts avec un maximum en avril de plus de 8000 ; excepté en octobre avec un minimum de 766. Le nombre moyen de contacts par nuit tourne autour d'une moyenne de 534. C'est surtout en avril d'abord, puis en septembre que les nombres de nuit supérieurs à cette moyenne ont été enregistrés ; alors qu'en 2018, c'était en mai et en octobre. Il en est de même pour les pics d'activité à plus de 1 000 contacts par nuit. Visuellement, au moins trois individus ont été aperçus en sortie de gîte avant la tombée de la nuit le 11 avril³.

En comparaison avec les résultats de 2018, les moyennes ont été plus élevées cette fois-ci avec une inversion entre avril et mai, et une chute en octobre. Avril a été le mois avec le plus grand nombre de nuits avec des taux élevés contre mai en 2018, suivi de septembre contre octobre en 2018. L'ordre de grandeur de l'activité de cette espèce est resté similaire à celui

³ Vidéo du sonagramme sur <https://youtube.com/shorts/fpqj9ydZM4Y>

2018 allant de 300 à 800 contacts par nuit environ, avec en plus des maxima supérieurs approchant les 500 contacts par heure.

Autres espèces

Pour toutes les autres espèces (**Tableau 2**), les activités mensuelles se comptent seulement en dizaines ou centaines de contacts.

Ce sont les Noctules qui cumulent le plus souvent les maxima, alors que c'étaient les murins en 2018 (sauf en juin et en octobre). La Pipistrelle de Kuhl est régulière tout au long du suivi, mais ne cumule que quelques dizaines de contacts. La Pipistrelle pygmée (probable) n'est contactée qu'à l'unité en septembre, alors qu'elle l'était en avril et octobre 2018. La Pipistrelle de Nathusius (probable) l'est uniquement en septembre, contre octobre en 2018. La Barbastelle est contactée dès avril à l'unité avec une dizaine de contacts en mai et octobre, comme en 2018. Les Oreillards indéterminés ne sont contactés globalement qu'à l'unité également mais régulièrement comme en 2018.

Tableau 2.

Contacts bruts des autres espèces ; les maxima sont en gras ; « sérotules* » n'inclut pas les « noctules » dans le cas présent puisque bien distinguées lors de l'identification.

Mois	Nuits	Sérotules*	Noctules	Pip pyg	Pip Kuh	Pip Nat	Barbast	Oreillards	Murins	Total
avril	11	48	490	0	355		4	4	48	949
mai	7	183	529	0	75		11	0	24	822
juin	6	262	915	0	44		0	23	252	1496
septembre	7	61	135	2	53	3	1	7	13	272
octobre	8	3	407	0	10		10	3	95	528
Total	39	557	2476	2	537	3	26	37	432	4067

Une fois corrigés (**Tableau 3**) par les coefficients de détectabilité (BARATAUD, 2020), les maxima par période sont dus à la Pipistrelle de Kuhl en avril et septembre (mai, août et octobre en 2018), aux Noctules en mai (juin en 2018), et aux murins en juin et octobre (avril, mai et septembre 2018).

En comparaison avec les résultats de 2018, les résultats du **Tableau 4** montrent que les moyennes étaient plus élevées d'avril à mai et l'inverse en septembre et octobre. Les Noctules comptent pour une part importante au printemps 2022, suggérant une activité liée à l'établissement d'une colonie au sein du massif de Lorris⁴.

⁴ Vidéo du Noctule commune en vol à la tombée de la nuit prise depuis l'observatoire de l'Etang de Ravoir <https://youtu.be/nKB7BocY6Ck>

Il est en de même pour la Pipistrelle de Kuhl avec un pic de 35 contacts par nuit en avril. Les murins étaient par contre nettement moins fréquents en 2022, excepté en juin avec une moyenne de 50 contacts par nuit contre 11 en 2018. Concernant la Barbastelle et les Oreillards, seulement quelques nuits de chaque mois ont fait l'objet d'enregistrement ; à noter également, des contacts d'oreillards obtenus en toute fin de nuit en septembre suggère la présence d'individus en gîte de repos dans l'abri⁵.

⁵ Vidéo du sonagramme sur <https://youtu.be/FqsXxtEtmA8>

Tableau 3.

Contacts des autres espèces corrigés par les coefficients de BARATAUD (2020) ; les maxima sont en gras.

Mois	Séro-tules (0,3)	Noc-tules (0,3)	Pip pyg (1)	Pip Kuh (1)	Pip Nat (1)	Bar-barst (1,7)	Oreil-lards (1,25)	Mu-rins (2,5)
avril	14	147	0	355		7	5	120
mai	55	159	0	75		19	0	60
juin	79	248	0	44		0	29	630
septembre	18	24	2	53	3	2	9	33
octobre	1	120	0	10		17	4	238
Total	167	743	2	537	3	44	46	1080

Tableau 4.

Bilan des activités des espèces autres que la Pipistrelle commune.

Mois	Nuits	Moy. autres taxons	Moyenne Ser/Noc-tules	Moy. Murins	Moy. Pip Kuhl	Pics > 100 /nuit	Maximum contacts /h (moy. mensuelle)	Nuits > 2 contacts Barbastelle ou Oreillards
		contacts/nuit sur 8 h après le coucher du soleil						
avril	11	86	49	5	35	3	86	1
mai	7	102	89	7	9	4	62	3
juin	6	249	196	50	9	6	238	6
septembre	7	33	28	3	11	1	24	2
octobre	8	63	51	13	2	0	83	4

Evaluation des activités : comparaison au référentiel de 2018

A partir de la compilation de l'ensemble des résultats obtenus par le suivi de 2018, exprimés en contacts par nuit, un

référentiel basé sur la méthode statistique des quantiles est présenté dans le **Tableau 5**. Plus le quantile est élevé, plus un résultat qui dépasse le seuil associé correspond à un évènement peu fréquent voire rare, notamment au-delà du Q75 %.

Tableau 5.

Référentiel d'activité propre au suivi réalisé en 2018 sur ce site (valeurs seuils de contacts bruts par nuit) ; Q = quantile.

Espèces	Q25	Q50	Q75	Q90	Q95
P. commune	92	291	610	964	1461
Sérotules	1	3	7	15	29
Noctules	3	7	18	34	47
P. pygmée (commune)	1	2	4	7	10
P. Kuhl	2	3	8	22	31
P. de Nathusius (Kuhl)	1	2	2	4	4
Barbastelle	1	2	3	5	6
Oreillard	1	1	1	2	2
Murins	7	15	27	50	86
TOUTES	84	325	636	1 022	1 455



Sur la **Figure 1**, les niveaux d'activité toutes espèces confondues allant de très faible (1) à très fort (6) sont indiqués par des points de couleur distincte pour les résultats obtenus en 2022.

Même chose pour les résultats de 2018 sur la **Figure 2**. Visuellement, on peut se

rendre compte que les niveaux supérieurs ou égaux au quantile 75 % (4, 5 et 6) sont plus fréquents en avril, et moindres les autres mois de 2022. Sur l'ensemble des nuits comparables (n = 40), l'écart est quasiment de deux niveaux supérieurs à la faveur de 2022 (26 nuits).

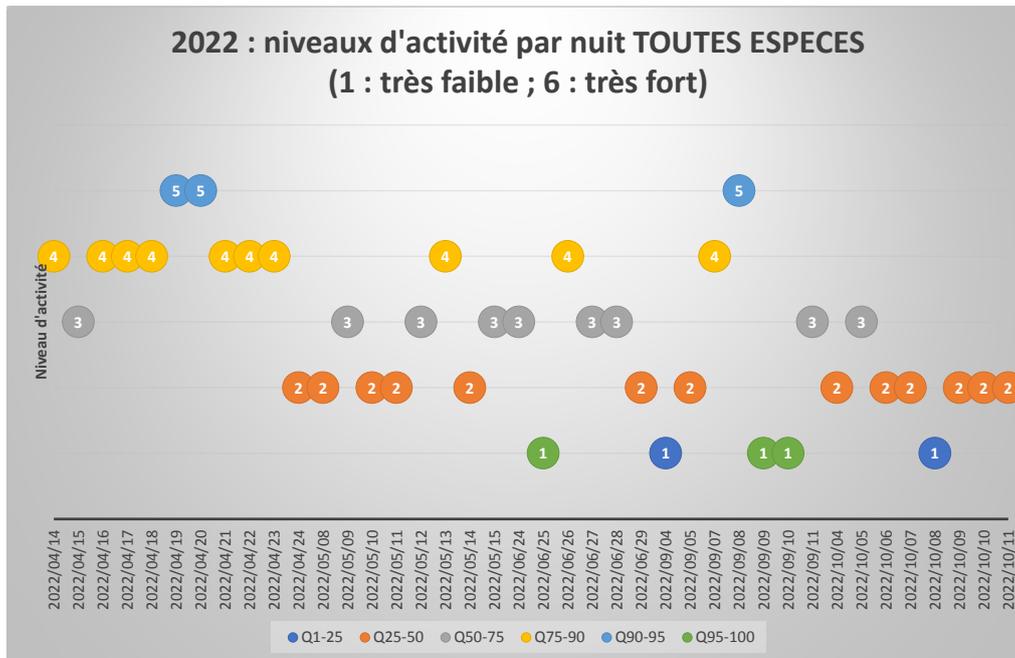


Figure 1. Niveaux d'activité globale de chaque nuit en 2022 selon les 6 classes du référentiel d'activité local.

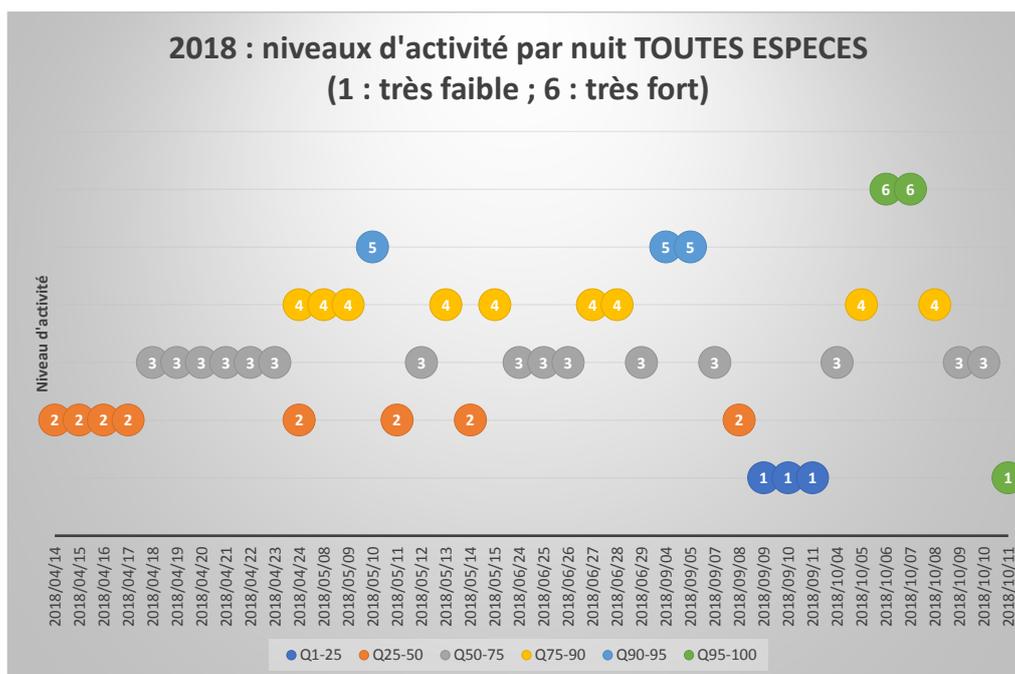


Figure 2. Niveaux d'activité globale de chaque nuit en 2018 selon les 6 classes du référentiel d'activité local.

Sur les **Figures 3 et 4**, seules les activités de la Pipistrelle commune sont représentées et on retrouve cette même tendance du fait de sa domination générale de

l'activité globale. Sur l'ensemble des nuits comparables (n = 40), l'écart est quasiment de 1,5 niveaux supérieurs en moyenne à la faveur de 2022 (26 nuits).

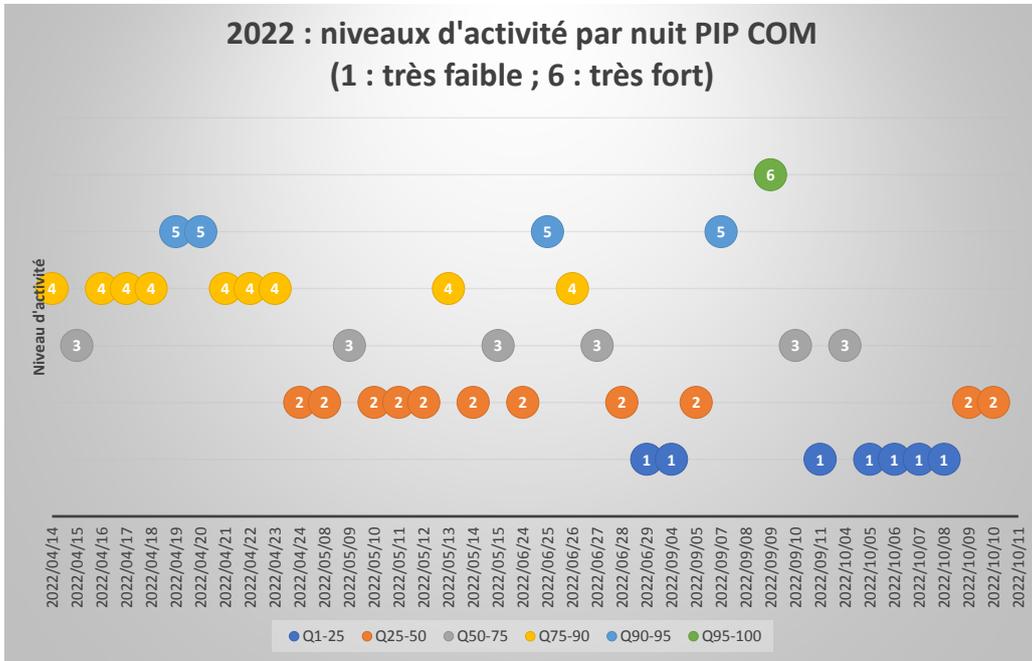


Figure 3. Niveaux d'activité de la Pipistrelle commune de chaque nuit en 2022 selon les 6 classes du référentiel d'activité local.

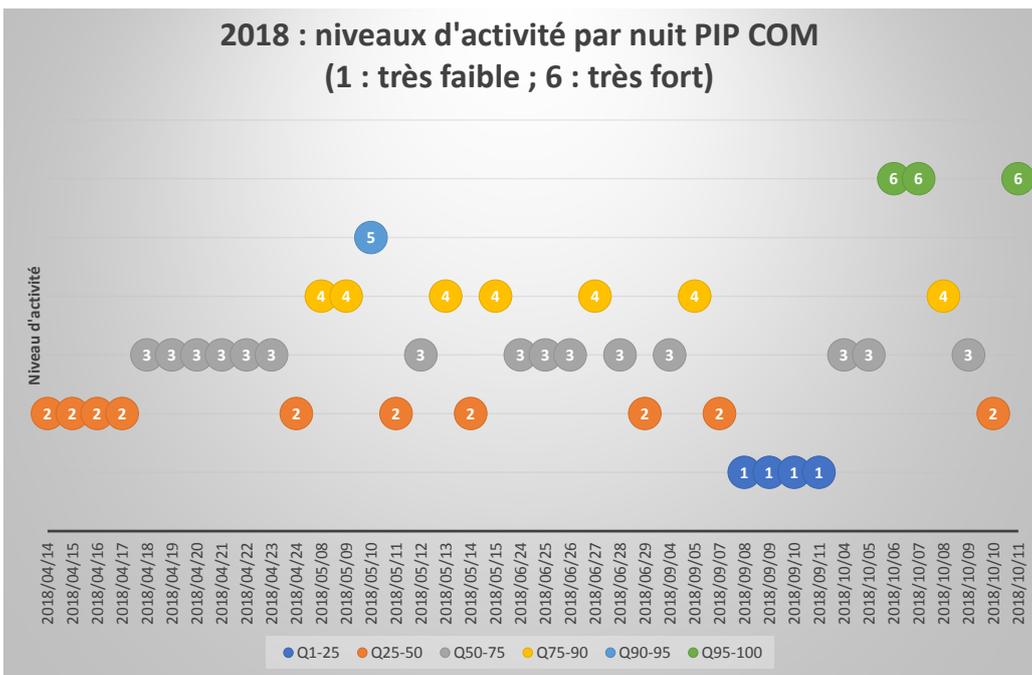


Figure 4. Niveaux d'activité de la Pipistrelle commune de chaque nuit en 2018 selon les 6 classes du référentiel d'activité local.

Sur les **Figures 5 et 6**, seules les activités de Noctules sont représentées et c'est l'inverse car les niveaux élevés sont davantage enregistrés en 2022 sur l'ensemble des mois, mis à part en octobre

qui reste similaire à 2018. Sur l'ensemble des nuits comparables (n = 40), l'écart est quasiment de trois niveaux supérieurs à la faveur de 2022 (32 nuits).

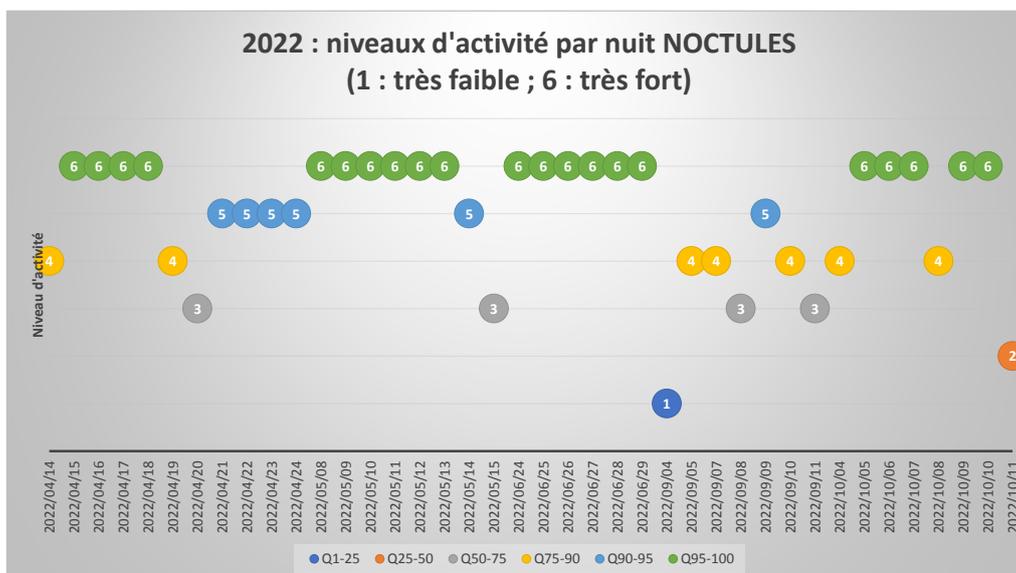


Figure 5. Niveaux d'activité des Noctules de chaque nuit en 2022 selon les 6 classes du référentiel d'activité local.

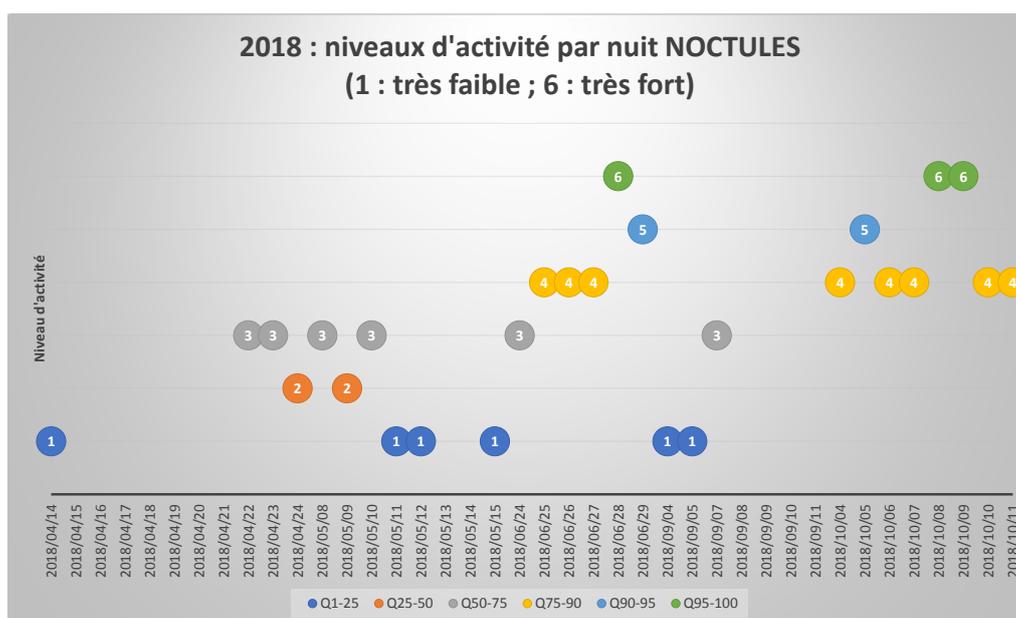


Figure 6. Niveaux d'activité des Noctules de chaque nuit en 2018 selon les 6 classes du référentiel d'activité local.

La **Figure 7** met également en évidence cette distinction avec cette fois-ci l'indicateur «delta des proportions relatives des contacts par espèce » entre les deux jeux de données. Les valeurs positives indiquent qu'elles étaient plus importantes en 2022 qu'en 2018 ; et inversement pour les valeurs négatives.

De manière flagrante la Pipistrelle commune (en bleu) était nettement plus représentée en septembre 2022, à l'inverse des Murins (en rouge) ; alors qu'elle était plus fréquente les autres mois en 2018. Au contraire, les Noctules (en orange surtout) et sérotules (en jaune) ont dominé davantage en 2022, excepté en septembre. Pour les autres espèces, c'est moins évident de dégager une tendance étant donné le faible nombre de contacts enregistrés, et donc leurs poids relatifs en 2022 et 2018.

Plage horaire des activités

Les **Figures 8 et 9** présentent la distribution des activités des autres espèces que la Pipistrelle commune au cours de la nuit sur trois périodes distinctes.

Pour la période printanière d'avril à juin (**Figure 8**), près de 90 % des activités brutes étaient enregistrées du coucher du soleil à 6 heures après, et avec un pic assez important des Murins la première heure et de Noctules la deuxième heure.

Juillet août n'ont pas été suivis en 2022.

Pour la période automnale de septembre à novembre (**Figure 6**), comme en 2018, environ 80 % des activités brutes étaient enregistrées du coucher du soleil à 8 heures après, avec un pic important des Noctules la première heure ainsi que les Murins dans une moindre mesure.

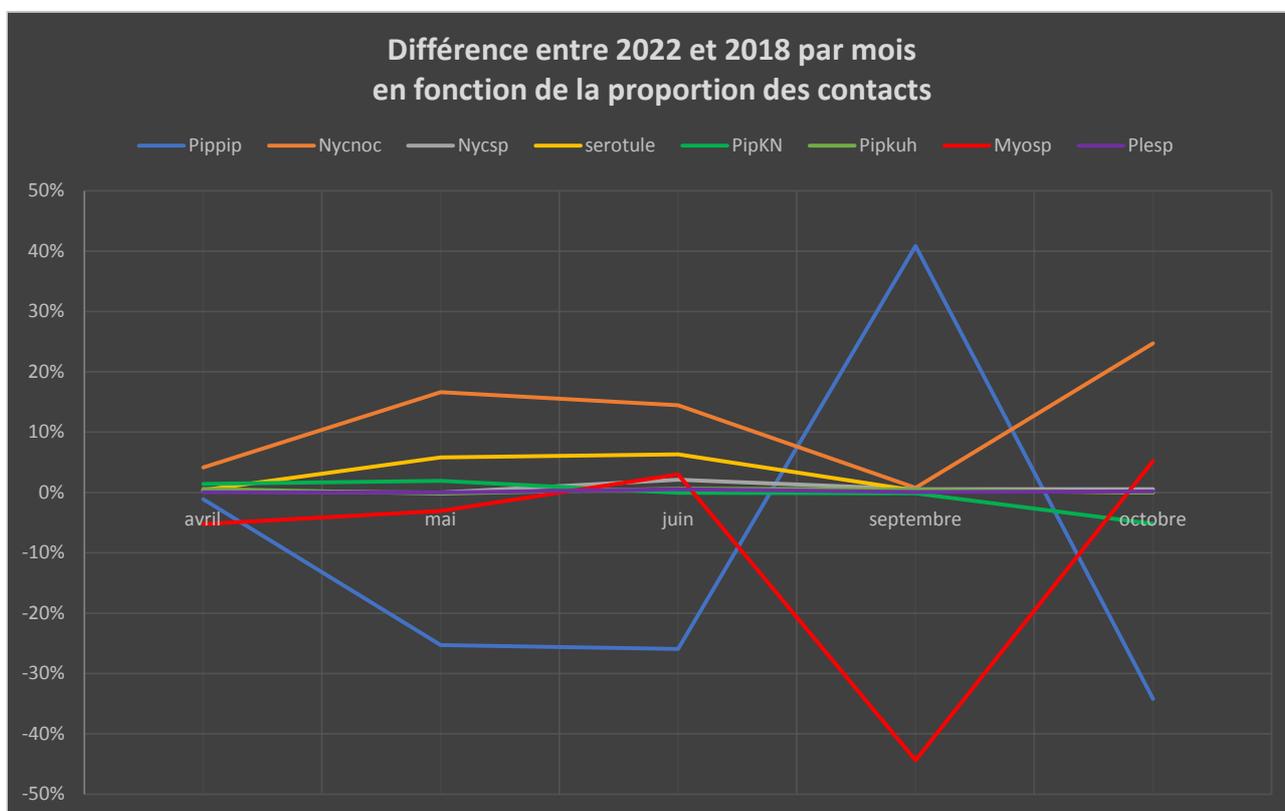


Figure 7.

Comparaison des proportions relatives des contacts entre 2022 et 2018

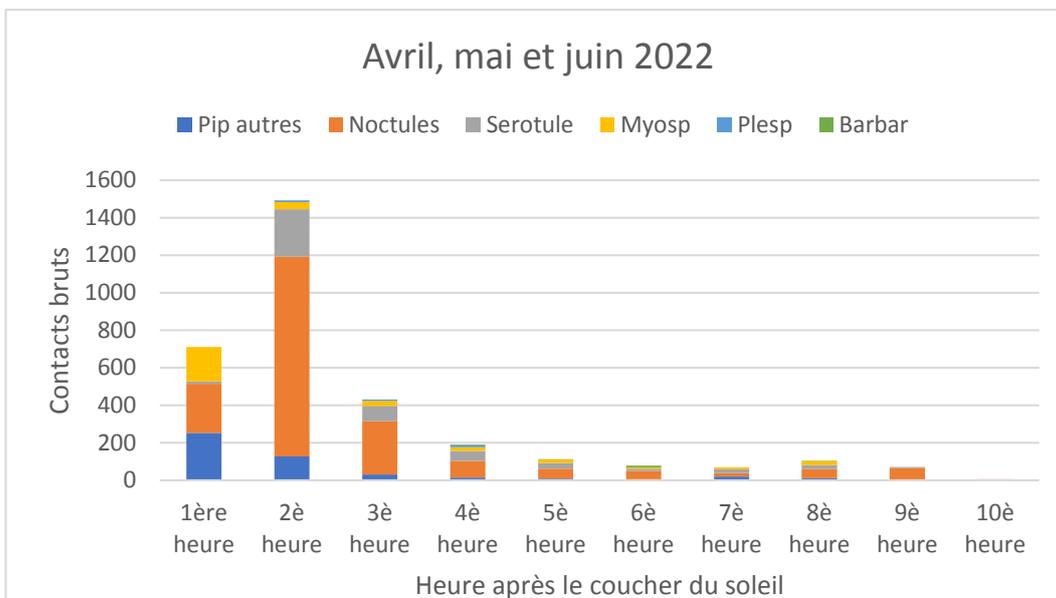


Figure 8. Variation horaire de l'activité acoustique (exprimée en contacts bruts) pour les différents taxons inventoriés, après exclusion de la Pipistrelle commune pour les sessions d'avril, mai et juin 2022.

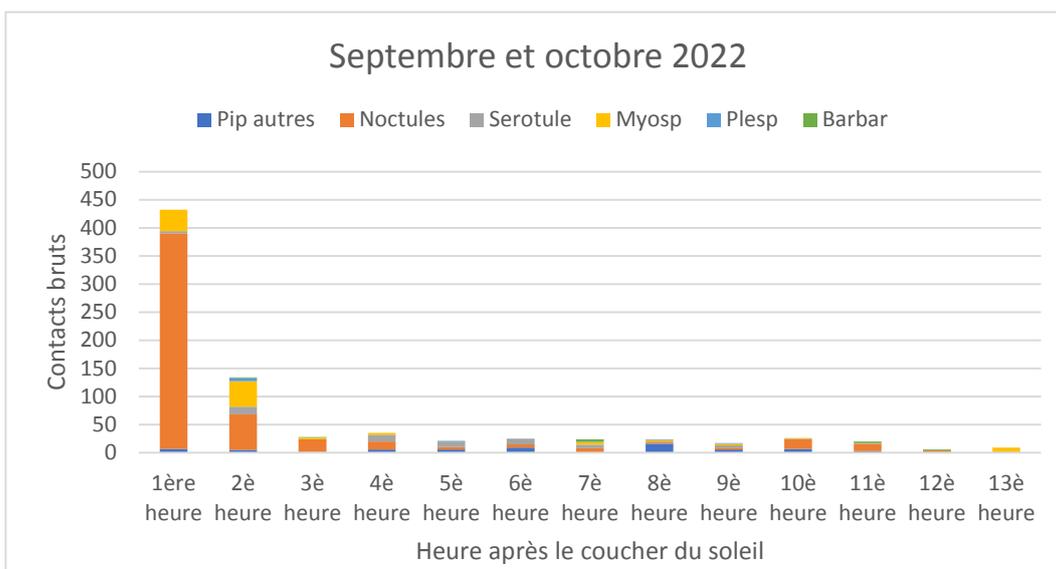


Figure 9. Variation horaire de l'activité acoustique (exprimée en contacts bruts) pour les différents taxons inventoriés, après exclusion de la Pipistrelle commune pour les sessions de septembre et octobre 2022.

Discussion

Les suivis acoustiques continus sur de longue durée permettent de multiples analyses, de la plus grossière (total des contacts par nuit, semaine, mois) à la plus fine (occurrence de pics ponctuels d'une espèce à telle heure de la nuit à telle période).

Ces résultats obtenus en 2022 ont été ainsi comparés à ceux de 2018 (état initial pour ce site localisé en milieu forestier et à proximité immédiate d'un grand étang) en premier lieu à l'aide d'indicateurs simples (moyennes et pics). La Pipistrelle commune a dominé l'activité globale les deux années comme on pouvait s'y attendre. Les Noctules ont par contre

atteint en 2022 des niveaux plus élevés en avril, mai, juin et octobre ; tandis que c'est l'inverse pour les murins selon les moyennes par nuit. Ensuite, le total des 40 nuits de 2022 a pu être évalué à partir d'un premier référentiel obtenu empiriquement en 2018, en décomposant les niveaux d'activité par classes de quantiles pour chaque espèce. Sans analyser les valeurs précises des contacts, les écarts de niveaux permettent d'apprécier que les différences sont significatives au cours des mois étudiés. Cela est confirmé par les variations de proportions relatives des activités, notamment pour la Pipistrelle commune (moins fréquente en 2022), les Noctules (plus fréquentes en 2022) et les Murins dont le Murin de Daubenton⁶ en particulier (un peu moins fréquent en 2022, et nettement plus présent en septembre 2018).

Le biais matériel n'explique pas à lui seul ces variations intra-annuelles. En effet, un autre type de détecteur utilisé n'a pas empêché de constater des activités parfois plus élevées et parfois moindres selon les espèces. Les classes du référentiel empirique délimitées par les quantiles ont a priori relativement absorbé les sources de biais liés aux technologies des micros (sensibilité et champ de détection), en sachant que les méthodes de traitement pour l'extraction et l'identification ont été similaires entre les deux jeux de données. Force est de constater que le plus grand nombre de contacts recensés en 2022 sur un même nombre de nuits échantillonnées (n = 40) laisse à penser que le micro utilisé en 2018 (Anabat⁷) pouvait être moins sensible ou/et que le gain des appareils ont probablement joué également. Il est évident qu'il est toujours mieux d'utiliser

⁶ Vidéo d'un sonagramme sur <https://youtube.com/shorts/ovts9Ez3KLk>

⁷ <https://www.titley-scientific.com/eu/anabat-stainless-steel-microphone.html>

le même type de matériel pour étudier les variations inter annuelles. Néanmoins, l'analyse de la variation des proportions relatives de contacts de chaque jeu de données indique bien une variation selon les périodes étudiées.

Au-delà des aléas climatiques, les autres sources de variation sont à regarder du côté des habitats. L'abri en lui-même n'a pas fait l'objet de travaux particuliers depuis 2018 à ma connaissance. Je n'ai pas non plus constaté des dégâts défavorables aux chauves-souris. La végétation située juste devant, herbacée et arbustive, est toujours entretenue mécaniquement (coupée et tondue à quelques centimètres du sol) en début et fin de saison. La disponibilité en gîte arborée dans les abords de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres reste globalement la même (massif de Lorris⁸), mis à part quelques parcelles forestières qui ont fait l'objet de coupe (à proximité du parking situé à environ 300 m à l'ouest de l'observatoire).

En effet, cet observatoire est situé au sein de deux sites Natura 2000, un des noyaux de la Zone Spéciale de Conservation⁹ « Forêt d'Orléans et sa périphérie » (**Figure 10**) et plus largement de la Zone de Protection Spéciale¹⁰ « Forêt d'Orléans », accueillant notamment le Balbuzard pêcheur¹¹ en nidification¹².

L'étang du Ravoir bénéficie d'un fonctionnement particulier : l'écrêtage des crues et l'accentuation de l'étiage estival sont favorables aux ripisylves. Les travaux réalisés en 2016 sous la supervision de l'Office National des Forêts ont permis de rénover les ouvrages hydrauliques.

⁸ <https://www.onf.fr/+a/A033452P> (voir notamment le tableau p 107).

⁹ <https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR2400524>

¹⁰ <https://inpn.mnhn.fr/site/natura2000/FR2410018>

¹¹ Balbuzard se posant sur son nid de l'Étang de Ravoir : <https://photos.app.goo.gl/Fnuo4wgXDJkD9DSH8>

¹² <http://www.objectifbalbuzard.com/site-du-ravoir/>

Selon les informations détaillées fournies par l'ONF, un arrêté d'aménagement a été pris en août 2019 (Figure 11) pour la mise en œuvre de gestion sylvicole jusqu'en 2038 pour ce massif en particulier. Le chêne est l'essence principale sur 47 % de la forêt ; le pin sylvestre occupe une place importante (36 % de la forêt) ; le pin laricio couvrant 13 % de la surface est atteint de façon chronique par la maladie des bandes rouges ; le pin maritime est peu représenté (100 ha soit 1 % de la forêt). Les principaux types de peuplements sont les futaies ; résineuses et feuillues pour respectivement 50 % et 15 % de la forêt. Les taillis-sous-futaies en conversion représentent encore un tiers de la forêt. Une particularité de ce massif est le mélange historique entre le chêne dominant et le pin sylvestre sur 1 630 ha de taillis-sous-futaie, gestion opportuniste d'occupation des vides fournissant des pins de qualité. En outre, un habitat d'intérêt communautaire « chênaies

pédonculées acidiphiles à molinie bleue » (code N2000 : 9190) est menacé par le risque de disparition de l'essence.

Des mesures de gestion courante en faveur de la biodiversité ordinaire sont mises en œuvre (entretien de la végétation), ainsi que la constitution d'une trame d'îlots de vieux bois d'une surface de 228 ha qui se répartissent en 172 ha d'îlots de vieillissement et 56 ha d'îlots de sénescence. La surface ainsi consacrée représente 2,6 % de la surface de la forêt proche des 3 %, objectif à long terme. En adhérant à la charte Natura 2000 de la ZPS, l'ONF affiche par ailleurs, le respect d'engagements et de recommandations en faveur de l'avifaune dans la gestion courante, plus particulièrement les rapaces diurnes (balbuzard pêcheur, aigle botté...). Elles font l'objet de mesures spécifiques : repérage et suivi des aires de reproduction, mesures de protection en leur faveur dont le report de la régénération en créant des îlots « rapaces ».

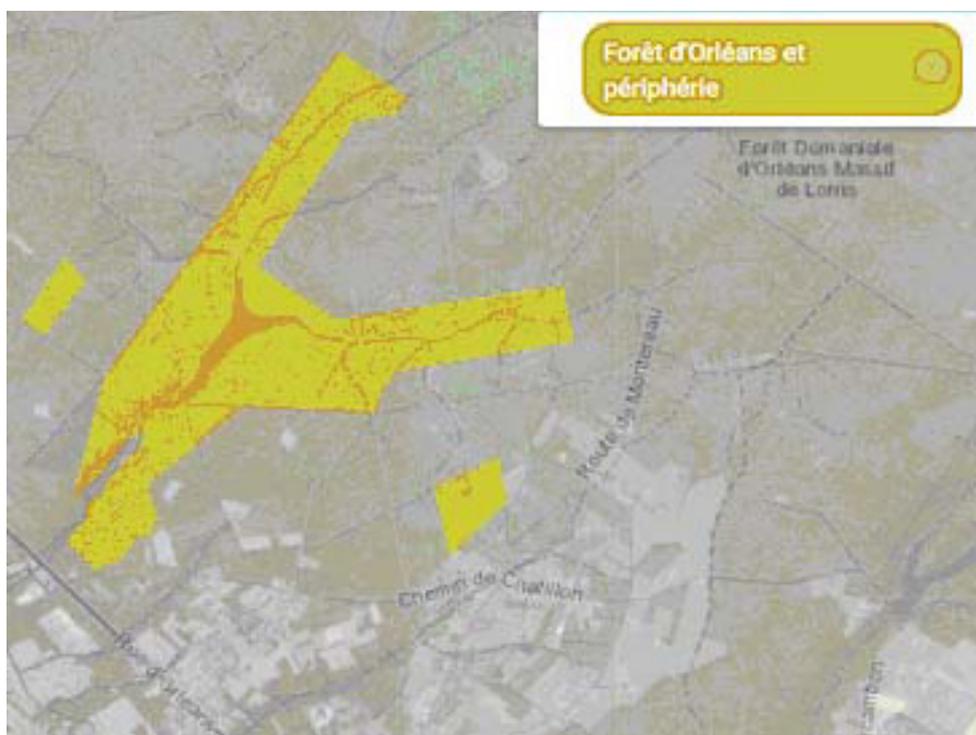


Figure 10.

Extrait cartographique du site N2000 ZSC « Forêt d'Orléans » (FR2400524) focalisé sur le secteur du Massif de Lorris. L'étang de Ravoir est précisément situé sous la partie colorée.

Source : <https://inpn.mnhn.fr/>

Article 3

Cette forêt comprend une partie boisée de 8 506,70 ha, actuellement composée de chêne sessile ou pédonculé (47 %), autres feuillus (1 %), pin sylvestre (37 %), pin Laricio (13 %), pin maritime (1 %), et autres résineux (1 %). Le reste, soit 166,46 ha, est constitué d'étangs, de ripisylves, de landes et d'emprises diverses.

Les peuplements susceptibles de production ligneuse seront traités en futaie régulière sur 7 393,68 ha et en futaie irrégulière ou en conversion en futaie irrégulière, sur 837,73 ha, tandis que 222,84 ha seront laissés en attente, sans traitement défini.

Les essences-objectif qui déterminent sur le long terme les grands choix de gestion de ces peuplements seront le chêne sessile (3 193,93 ha), le pin sylvestre (3 641,43 ha), le pin Laricio de Corse (1 103,26 ha), le pin maritime (222,72 ha), le sapin pectiné (12,85 ha), le Douglas (7,93 ha) et les autres feuillus (49,29 ha). Les autres essences seront maintenues comme essences-objectif associées ou comme essences d'accompagnement.

- Un groupe d'ilots de vieillissement, d'une contenance de 172,63 ha, dont 152,51 ha traités en futaie régulière et 20,12 ha en futaie irrégulière, qui fera l'objet d'une gestion spécifique, au profit de la biodiversité ;
- Un groupe d'ilots de sénescence, d'une contenance de 55,64 ha, qui sera laissé à son évolution naturelle, au profit de la biodiversité ;
- Un groupe d'intérêt écologique général constitué de milieux naturels (étangs, ripisylves, marais et tourbière), d'une contenance de 95,29 ha, qui sera laissé à son évolution naturelle ;

Figure 11.

Extrait de l'arrêté d'aménagement daté du 9 août 2019 (date anniversaire de ma fille !).

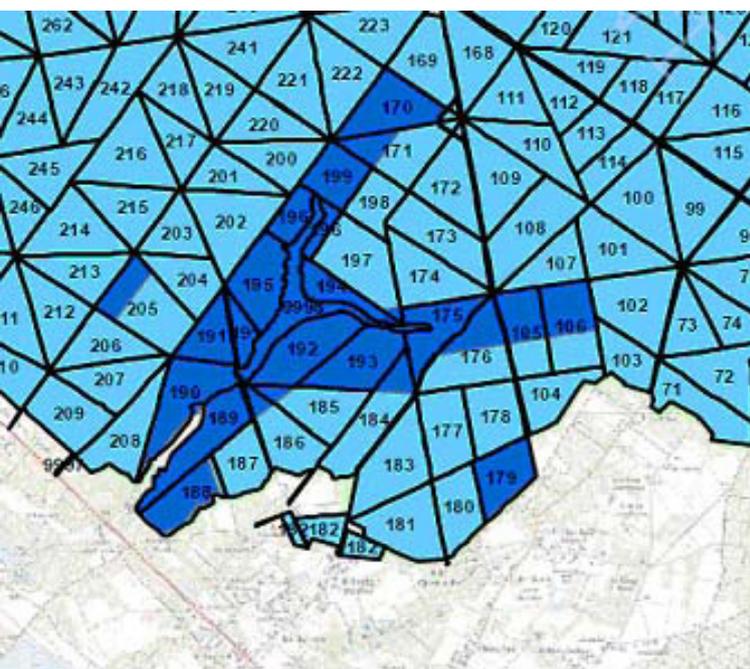


Figure 12.

Extrait de la carte des parcelles centre sur l'Étang de Ravoir (bleu foncé : sensibilité écologique forte dominée par le chêne sessile). Source : ONF 2019

Perspectives

Pour être encore plus fins dans les évaluations, les référentiels pourraient être déclinés par période/saison afin de mieux intégrer la durée de la nuit variable d'avril à octobre.

Le prochain suivi se fera avec le même matériel dans quelques années. Les mêmes dates ou décades échantillonnées réduiront davantage les sources de biais pour une comparaison plus directe.

Ces données sont libres à toute personne qui souhaiterait les utiliser à des fins d'analyse plus approfondies que je n'ai pas eu le temps, voire les compétences, de produire.

Bibliographie

BARATAUD, M. 2020. *Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse.* Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité). 360 p.

BARATAUD, M. 2013. Un référentiel standard pour juger de l'abondance d'activité des chasse des chiroptères : possibilités et limites. Rapport 3 p.

BARATAUD, M., J. BARATAUD, S. GIOSA, J. JEMIN, J. VITTIER, A. BESNARD. 2017. Suivi temporel acoustique des chiroptères forestiers du Limousin. Bilan de la période 2014-2016. *Plume de Naturalistes* 1 : 43-66.

Marchais, G. 2019. Suivi acoustique des chiroptères à l'observatoire de l'Etang de R (Loiret). *Plume de Naturalistes* 3 : 259-268.

ONF, 2022. Page web de présentation du Massif de Lorris de la Forêt Domaniale d'Orléans. <https://www.onf.fr/+a/A033452P>

ONF, 2019. Document d'aménagement de la forêt domaniale d'Orléans – Massif de Lorris – Les Bordes (2019-2038). 133 p.

Remerciements

Je remercie l'ONF pour m'avoir autorisé la pose du matériel sur leur observatoire.





© Guillaume MARCHAIS

Pour citer cet article :

MARCHAIS, G. 2023. Suivi acoustique
des chiroptères à l'observatoire
de l'Etang du Ravoir (Loiret) en 2022.
Plume de Naturalistes 7 : 83-98.

ISSN 2607-0510

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

Les plaques à reptiles : une méthode à côté de la plaque ?

Par **Gilles POTTIER**
(g.pottier@natureo.org)

Résumé

L'inventaire et le suivi de l'herpétofaune comportent de multiples contraintes, inhérentes au fait que lézards et serpents sont des organismes ectothermes dont la détectabilité s'avère extrêmement dépendante des conditions météorologiques. En outre, il s'agit d'animaux discrets et craintifs, dont la détection visuelle est souvent peu aisée. La pose de « plaques à reptiles » est généralement présentée comme une méthode permettant de solutionner ces contraintes et, pour cette raison, elle est aujourd'hui largement pratiquée de façon réflexe dès qu'il s'agit d'inventorier ou de suivre l'herpétofaune d'une zone donnée (serpents, en particulier).

Cependant, cette méthode présente de nombreuses limites et ses performances ont tendance à être surestimées, dans le cadre d'inventaires notamment. Dans bien des cas, la recherche à vue offre en réalité des performances équivalentes ou supérieures.



Couleuvre verte-et-jaune *Hierophis viridiflavus*
en héliothermie (Le Fel, Aveyron)

Abstract

Surveying and monitoring of herpetofauna present several constraints that are inherent to the fact that lizard and snakes are ectotherm organisms which detectability is highly dependant on weather conditions. All the more, these are shy and discrete animals, which are often hard to detect by eye.

The use of "reptile shelters" is generally presented as a method for resolving such constraints, and, for this reason, is currently widely used reflexively to survey or monitor reptiles in a given area (snakes in particular).

However, this method presents numerous limits and its performances are usually overestimated, especially when used for surveys. In most of cases, eyesight search provides similar or even better results.

Introduction

Dans le contexte actuel d'appauvrissement généralisé de la biodiversité dû aux activités humaines, les reptiles comptent parmi les animaux les plus menacés et nombre d'espèces figurent malheureusement en « bonne » place sur les listes rouges de l'UICN*, à diverses échelles spatiales (mondiale, continentale, nationale, régionale). En France métropolitaine, 9 espèces sur les 34 ayant pu être évaluées sont listées dans les catégories « En danger », « Vulnérable » ou « Quasi-menacé », soit 1 espèce sur 5 environ, proportion que l'on retrouve à l'échelle planétaire (UICN *et al.* 2015, UICN 2022). Cette vulnérabilité tient, en grande partie, au fait qu'il s'agit

de vertébrés ectothermes* généralement peu mobiles, étroitement dépendants d'habitats et de micro-habitats à structure physique complexe, pouvant répondre à leur impératif physiologique n°1 : la thermorégulation. L'étalement urbain, l'intensification des pratiques agricoles et sylvicoles, la densification du réseau routier et l'accroissement de la circulation automobile, entre autres, sont d'importants facteurs de déconnexion, de dégradation ou de destruction des écosystèmes auxquels ils sont liés. À cela s'ajoute le changement climatique, auquel diverses espèces d'Europe s'avèrent très sensibles, pour des motifs à la fois thermiques et hydriques (LE GALLIARD *et al.* 2013).

Dans notre pays, la législation en vigueur constitue l'outil le plus communément utilisé pour la conservation des reptiles, dans la mesure où toutes les espèces autochtones de France métropolitaine sont intégralement protégées par la loi (arrêté ministériel du 11 février 2021). En pratique donc, les projets d'aménagement ayant lieu sur le territoire hexagonal se doivent de prendre en compte ce groupe faunistique, ce qui implique la réalisation d'inventaires dédiés opérés par des Bureaux d'Études en environnement, APNE*, experts indépendants etc. En outre, les gestionnaires d'espaces naturels mènent de plus en plus fréquemment des suivis de populations de lézards et de serpents, pour pouvoir disposer de données chiffrées concernant la tendance démographique de telle ou telle espèce sur une Réserve Naturelle, un site Natura 2000 ou autre.

Depuis de nombreuses années, la méthode des « plaques à reptiles » est généralement perçue comme étant l'option la plus performante pour inventorier ou suivre l'herpétofaune (serpents, surtout) d'une zone donnée (cf. par ex. GRAITSON & NAULLEAU 2005 pour un descriptif de cette



© Jean-François DESMET

Figure 1.

Orvet fragile *Anguis fragilis*, 4 individus découverts après avoir soulevé une plaque (Flérier, Haute-Savoie)

méthode). Elle bénéficie en effet d'une aura de technicité et de scientificité qui la fait très souvent préférer à la méthode de la recherche « à vue », cette dernière étant jugée plus contraignante et moins fiable. Or, si la méthode des « plaques à reptiles » présente de nombreux avantages dans le cadre de suivis longs, menés sur de nombreuses années (à visée semi-quantitative ou quantitative), il n'en va pas de même dans le cadre d'inventaires menés sur de brefs laps de temps (quelques mois à quelques années, à visée qualitative), où cette méthode offre des performances très aléatoires : ses capacités à détecter rapidement la biodiversité herpétofaunistique présente sur un site sont plutôt surestimées et, dans ce cadre-là, la recherche « à vue » s'avère tout aussi performante, voire plus performante. Il est tout de même conseillé, en pratique, de conjuguer les deux méthodes dans le cadre d'inventaires, car 3 ou 4 espèces de notre herpétofaune restent plus fréquemment

détectées sous plaque qu'« à vue ». Par contre, aucune des deux méthodes ne permet de s'affranchir d'une contrainte majeure : la très forte météo-dépendance des inventaires herpétologiques, qui implique une faible rentabilité temporelle. Plaques ou non, le résultat de l'inventaire ne sera significatif que si l'opérateur se donne les moyens de véritablement composer avec cette contrainte-là, inhérente aux vertébrés ectothermes* que sont les reptiles. Ce qui implique, dans tous les cas, un minimum de compétences en herpétologie allié à un nombre de journées de terrain élevé, permettant de compenser le faible nombre d'heures exploitables par journée favorable. En outre, la méthode des « plaques à reptiles » présente un inconvénient d'ordre pédagogique, peu souvent noté : elle constitue une approche pour le moins réductrice de l'herpétologie, discipline naturaliste qui s'avère bien plus enrichissante lorsqu'elle est pratiquée « à vue ».

La prospection « à vue », quelques rappels

Pour simple rappel préalable, les inventaires et les suivis « à vue », sans l'aide de plaques donc, imposent de maîtriser quatre choses, qui constituent les fondamentaux mêmes de l'herpétologie.

Quand prospecter ?

En premier lieu, il faut savoir sélectionner les créneaux saisonniers (le printemps garantit les meilleurs résultats) et météorologiques qui vont obliger les animaux à thermoréguler à découvert, ce qui les rendra visuellement détectables. Bien sûr, « à découvert » signifie en réalité « plus ou moins à découvert », un écran clairsemé de végétation herbacée ou autre s'interposant souvent entre l'observateur et l'animal (cf. plus loin). La maîtrise de

cette dimension temporelle (« Quand regarder ? ») est certainement la moins facile à acquérir, car elle demande une bonne appréciation de la température du substrat (ou de l'air à quelques cm du sol), non pas de la température de l'air à hauteur d'Homme. Généralement, les débutants en herpétologie ont toujours tendance à sélectionner des créneaux trop chauds impliquant peu ou pas d'observation, car ils négligent l'importance primordiale de la température au niveau du sol. Or, elle est régulièrement plus élevée que la température de l'air à hauteur d'Homme et c'est la seule qui importe vraiment pour les reptiles, qui peuvent très rapidement atteindre leur optimum thermique corporel en sélectionnant certaines surfaces (par héliothermie* et/ou tigmothermie*). Par exemple, des mesures effectuées à 1850 m dans les Pyrénées ont montré que la détection visuelle de la Vipère



Figure 2.
Vipère aspic *Vipera aspis*, mâle adulte en héliothermie
(Montgaillard, Hautes-Pyrénées)

aspic y est optimale lorsque, par temps ensoleillé, la température de l'air est comprise entre 10°C et 15°C (les animaux sont cependant capables de sortir dès 3°C si le rayonnement solaire est fort), ce qui correspond à une température de substrat très supérieure, comprise entre 25°C et 30°C. Dès que la température du substrat dépasse 30°C sur les surfaces exposées au rayonnement solaire (optimum thermique corporel de cette espèce), les animaux peuvent passer à couvert (ce qu'ils préfèrent) pour conserver une température corporelle de 30°C environ et ils ne sont donc plus détectables (DUGUY 1972). C'est pourquoi les herpétologistes sont souvent en polaire ou en pull-over sur le terrain, pas en T-shirt...

En outre, l'hygrométrie de l'air et du sol est également un paramètre décisif, pouvant fortement influencer le résultat des recherches : à température équivalente, les périodes de sécheresse sont bien moins rentables, les animaux cherchant alors à préserver leur capital hydrique en restant dans des refuges souterrains plus ou moins profonds, ayant conservé une certaine humidité. Le vent, enfin, peut rendre la détection « à vue » très difficile, voire impossible s'il est fort : les animaux sortent moins et, lorsqu'ils sortent, ils privilégient des formations herbacées denses, peu pénétrées par le vent et peu pénétrables visuellement. S'ajoute à ça une pollution sonore permanente qui empêche de détecter le bruissement caractéristique d'une fuite de serpent ou de lézard.

Bien sûr, les journées favorables à la recherche « à vue » ne se ressemblent pas nécessairement et peuvent présenter divers profils météorologiques (de même que les journées défavorables). En fonction du profil météorologique de la journée et de l'historique météorologique des jours précédents, les horaires rentables peuvent varier.

Quelques exemples :

- journée franchement ensoleillée après une période froide et pluvieuse, température de l'air modérée : bonne détectabilité en matinée, chute ensuite puis regain en fin d'après-midi ;
- journée franchement ensoleillée s'insérant dans une période chaude et sèche, température de l'air élevée : détectabilité faible ou nulle, dès la matinée ;
- journée avec soleil fortement voilé, s'insérant dans une période pluvieuse, température de l'air modérée : bonne détectabilité vers le milieu de journée, lorsque le rayonnement solaire est maximal.

Le lecteur peut compléter lui-même cette liste en imaginant diverses situations météorologiques susceptibles d'entraîner une température au sol de 25°C à 35°C environ.

Où prospecter ?

Autre impératif, il convient d'être capable d'identifier les habitats et micro-habitats favorables à la thermorégulation des reptiles à découvert. Avec des transects de plaques géoréférencées et un GPS qui y mène, c'est plutôt facile : il s'agit respectivement de là où se trouve le transect et des plaques elles-mêmes. Sans transect de plaques et sans GPS pour y mener, c'est moins facile. La maîtrise de cette dimension spatiale (« Où chercher ? ») n'est cependant pas la plus difficile à acquérir, les habitats et micro-habitats utilisés par les reptiles correspondant à des « standards écologiques » relativement simples à identifier sur le terrain : il s'agit de formations végétales et/ou minérales à structure physique complexe, offrant une diversité élevée de gradients thermiques, photiques et hydriques. Formulée de

cette façon, la chose peut paraître quelque peu technique, mais il n'en est rien et ce type d'habitat se détecte facilement avec un minimum d'expérience. Or, dans la mesure où lézards et serpents sont plutôt fortement casaniers et thermorégulent à découvert dans leur micro-habitat même (souvent à quelques centimètres ou mètres de leur gîte), c'est là que se trouvent aussi les petites surfaces utilisées pour la thermorégulation à découvert (héliothermie* ou tigmothermie*), autrement dit : c'est là qu'il faut chercher.

Comment prospecter ?

Il est également primordial de savoir progresser correctement sur le terrain. Cela signifie que l'observateur doit être en mesure de détecter visuellement les animaux avant qu'ils ne détectent visuellement l'observateur. Les serpents et les lézards ont une bonne vue et c'est essentiellement l'apparition de l'observateur (ou de son ombre portée) dans leur champ visuel qui va les inciter à fuir. Il faut donc être discret, marcher



Figure 3.

Serpents en héliothermie partielle : Coronelle lisse *Coronella austriaca* (haut), Couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus* (milieu), Couleuvre helvétique *Natrix helvetica* (bas)

lentement, éviter les mouvements brusques, ne pas trop remuer la végétation, en bref : ne pas se déplacer dans une lande ou le long d'une haie comme un éléphant dans un magasin de porcelaines. Il convient également de regarder plusieurs mètres devant soi et pas uniquement devant ses pieds (ne pas hésiter à avoir recours aux jumelles !), en tenant compte de la position du soleil puisque celle-ci détermine le choix des places de thermorégulation. La maîtrise de cette dimension comportementale (« Comment chercher ? ») n'est pas non plus la plus difficile à acquérir, elle fait appel au simple bon sens.

Enfin, la détection visuelle d'un reptile consiste très souvent à n'apercevoir qu'une section de corps (quelques centimètres), le reste de l'animal étant masqué par des rochers ou du feuillage, flouté par la végétation herbacée ou morcelé par de fortes ombres portées. Il y a là une double difficulté, assez décourageante pour le débutant : déceler 3 cm du corps d'un serpent dans l'entrelacs des ronces n'est pas chose facile et, par définition, un débutant est rarement capable d'identifier une espèce de serpent sur cette base-là. D'autant que, cerise sur le gâteau, le serpent aura fui lorsque le débutant en question sera enfin parvenu à faire la mise au point au bon endroit pour prendre la chose en photo. Il ne pourra donc même pas examiner sa trouvaille a posteriori, pour l'identifier correctement. La maîtrise de cette dimension, que nous qualifierons de « visio-cognitive » (« Que chercher du regard ? » ou « À quoi s'attendre visuellement ? ») est affaire d'entraînement et s'acquiert avec de la pratique, comme dans tout domaine.

Cependant, il convient au préalable d'éviter un petit piège : lorsqu'on anime des stages d'initiation à l'herpétologie

ou des sorties dédiées aux reptiles, on s'aperçoit que les participants ont tendance à chercher du regard des serpents lovés à découvert, visibles de la tête à la queue ou presque. Ils sont, de toute évidence (eux-mêmes le disent), influencés mentalement par les photographies illustrant les ouvrages naturalistes ou visibles sur le net, photographies qui présentent très souvent les serpents de la sorte.

Or, la quasi-totalité de ces images, spécialement celles illustrant les guides d'identification et autres ressources de ce type, ont été réalisées après capture et manipulation de l'animal pour que, justement, il soit parfaitement visible de la tête à la queue, sur un joli support bien dégagé. Il semble en effet risqué, pédagogiquement et commercialement, d'illustrer un guide d'identification « herpéto » avec des images du genre « Où est Charlie ? », c'est à dire avec des images montrant les serpents tels qu'ils se présentent au regard dans la plupart des cas. Il faut donc avoir conscience de ce « making-of » et ne pas s'attendre, sur le terrain, à de telles scènes : elles ne sont pas rarissimes mais, dans la majorité des cas, la détection visuelle des serpents consiste à détecter des morceaux de serpents, c'est ainsi. Ce qui s'avère 100 % satisfaisant dans le cadre d'un inventaire qualitatif, car 3 cm d'une Coronelle lisse = 1 Coronelle lisse.

Utilisation des plaques à reptiles ; la limite pédagogique ou quand le serpent se mord la queue

La méthode des plaques éliminant les 2^e, 3^e et 4^e éléments listés ci-dessus, elle rencontre évidemment un vif succès auprès de qui ne les maîtrise pas et n'a pas envie de s'embêter à les maîtriser.

Or, ces trois choses étant liées à la biologie, à l'écologie et à l'éthologie des reptiles, les éliminer revient à se priver d'un apprentissage non-négligeable dans ces domaines. Autant dire que la méthode des plaques ne contribue pas à former des herpétologistes, c'est à dire des naturalistes qui savent comment vivent les reptiles et ce dont ces animaux ont précisément besoin en termes d'habitats et de micro-habitats autres que des plaques.

Au final, donc, le serpent se mord la queue car cette méthode présente l'inconvénient paradoxal de façonner des gens plus ou moins « à côté de la plaque » en matière de pose de plaques, cette opération nécessitant justement de bien connaître les habitats et micro-habitats sélectionnés par les reptiles.

À une époque où la biologie de la conservation a plus que jamais besoin de naturalistes compétents dans toutes les disciplines, en herpétologie notamment, il est permis de penser que cette acculturation n'est pas bienvenue.

La limite technique : inventaires et suivis, deux choses sensiblement différentes

Les plaques ne sont pas des aimants à serpents qui auraient pour effet d'« attirer » à elles les animaux présents sur un site, comme on le lit parfois dans certains rapports d'études.

Leur attractivité est couramment exagérée et s'avère, en pratique, assez limitée. À ce titre, elles ne fournissent pas plus de données que des inventaires « à vue », menés par un herpétologiste au bon endroit et, surtout, au bon moment. Elles ont même tendance, dans bien des cas, à en fournir moins, ce qui est aisément compréhensible. En effet, par conditions météorologiques favorables à l'héliothermie* et/ou à la tigmothermie* à découvert, un opérateur expérimenté parcourt des surfaces importantes, sait où regarder (habitats favorables et, surtout, micro-habitats propices à la thermorégulation) et sait mentalement à quoi s'attendre (quelques cm de motif dorsal de vipère mêlés au fouillis végétal ou animal intégralement exposé à découvert, il détectera les deux).

Les plaques, elles, sont très localisées et ne couvrent qu'un pourcentage très réduit du site à inventorier. Ce faible taux de couverture spatiale, conjugué à une attractivité nulle (lorsqu'elles sont mal placées) ou croissante avec le temps (lorsqu'elles sont bien placées) entraîne des performances détectrices très variables, comme l'illustrent les exemples suivants.



© Gilles POTTIER

Figure 4.

Vipère aspic *Vipera aspis*, individu en thermorégulation à semi-couvert, par temps très nuageux.

Exemple 1

Un confrère herpétologiste réalise le suivi d'une population de serpents, par transects de plaques, d'un espace naturel de 9 hectares environ, dans le centre-ouest de la France (Deux-Sèvres, climat atlantique). Sur les 3 années initiales du suivi (2019, 2020 et 2021), avec 102 contrôles de plaques par année (17 plaques, chacune soulevée 6 fois / année à l'occasion de 6 journées distinctes), il a observé (sous plaques donc) 4 serpents en 2019, 5 serpents en 2020 et 7 serpents en 2021. En 2022, il a fortement augmenté le nombre de plaques et de passages (44 plaques, 10 passages), ce qui lui a permis d'atteindre 17 serpents sur l'année. Mais la performance de la méthode est restée sensiblement la même durant ces 4 années : 3,9 % à 6,9 % de succès (Nota Bene : 4,1 % en 2022), c'est à dire de 4 à 7 serpents détectés pour 100 plaques soulevées. En d'autres termes : dans la très grande majorité

des cas, il n'a pas observé de serpent sous les plaques (93 à 96 soulèvements infructueux sur 100 effectués). 4 espèces ont été observées à l'issue des 4 années (Couleuvre d'Esculape, Couleuvre verte-et-jaune, Couleuvre helvétique et Couleuvre vipérine) et la diversité spécifique a sensiblement augmenté au cours des années : 2 espèces détectées en 2019, 2 espèces en 2020, 3 espèces en 2021 et 4 espèces en 2022. Une seule espèce a été détectée chaque année (Couleuvre verte-et-jaune), les autres ont été détectées 3 années sur 4 (Couleuvre d'Esculape) ou 2 années sur 4 (Couleuvre helvétique et Couleuvre vipérine). Il a fallu attendre 2021, soit 3 années, pour que les 4 espèces soient détectées (Souchet, non publié).

A-t-on le temps et le budget, dans une étude d'impact ou autre, de disposer 17 plaques sur un site d'étude et d'y opérer 6 passages / année durant 3 années, pour être bien certain de

détecter les 4 espèces intégralement protégées (et non pas 2 ou 3) qui y vivent ? C'est la principale question posée par cet exemple qui, notons le bien, concerne un professionnel expérimenté, connaissant bien les serpents et leur écophysiologie (= plaques posées aux bons endroits et soulevées aux bons moments, a priori).

Exemple 2

Dans le sud-est de la France cette fois (Gard, climat méditerranéen), JAY *et al.* (2013) (équipe incluant un herpétologiste expérimenté) ont opéré le suivi des serpents d'un site de 70 hectares sur 6 années (2008 à 2013), avec 20 plaques réparties sur l'ensemble du site. Les plaques ont été visitées de 400 fois (en 2013) à 997 fois (en 2008) selon les années, d'avril à novembre (plus régulièrement en mai-juin-juillet), ce qui représente au total 3792 visites.

Extraits :

- « La première couleuvre est observée 43 jours après la pose des plaques pour la vipérine et 52 jours après pour la Montpellier. Mais il faut attendre deux ans avant d'observer la première couleuvre à échelons sous une plaque. » ;
- « Nos observations annuelles de reptiles sont très irrégulières : par exemple 2 couleuvres de Montpellier en 2008, 13 en 2009, 0 en 2010 et 17 en 2011. » ;
- « La Couleuvre de Montpellier domine largement, tant numériquement (presque la moitié des observations de reptiles), que géographiquement (elle occupe une plaque sur deux en moyenne). Mais quatre plaques seulement concentrent 75 % de ses observations. La couleuvre à échelons, moins abondante, représente 22 % des reptiles. Elle est présente sous un tiers des plaques, mais deux seulement

totalisent 76 % des observations. Les seules données de couleuvre vipérine proviennent de deux plaques à proximité de la mare (...) ».

Ces auteurs notent prudemment que : « Ce résultat ne prétend pas à l'exhaustivité, car on sait que l'attractivité est variable selon les espèces, les lézards et vipères étant moins régulièrement présents que les couleuvres sous les plaques. Toutefois, il est fort probable que les trois espèces de serpents observées représentent effectivement ce qui est présent sur le site. Si d'autres espèces étaient bien installées (par exemple la Couleuvre d'Esculape), elles auraient été détectées. » (NDA : il serait étonnant que la Coronelle girondine, non-citée par ces auteurs, soit absente de ce site).

Cet exemple pose la même question que le précédent (2 ans soit au moins 997 visites pour pouvoir détecter la Couleuvre à échelons, c'est à dire 2 ans pour pouvoir détecter 3 espèces intégralement protégées au lieu de 2) et, par ailleurs, met plus encore en lumière que le précédent exemple le risque élevé d'une sous-détection par effet « année ». On peut parfaitement ne pas observer une espèce en choisissant mal son année, malgré une pression d'observation très forte : 540 visites en 2010 de mai à novembre, avec 40 à 100 visites par mois aboutissent à aucune observation de Couleuvre de Montpellier. Ce, alors même que l'espèce en question est la plus commune sur le site et qu'elle n'était évidemment pas absente durant cette année-là ; elle n'a simplement pas répondu à la méthode des plaques à cause du profil météorologique de 2010. Par ailleurs, il s'avère qu'une proportion élevée, voire très élevée des plaques n'a jamais permis d'observer le moindre serpent d'une espèce donnée (tableau des résultats

bruts) : 9 plaques sur 20 avec aucune observation de Couleuvre de Montpellier, 14 plaques sur 20 avec aucune observation de Couleuvre à échelons et 18 plaques sur 20 avec aucune observation de Couleuvre vipérine. Au final, 9 plaques sur 20 n'ont permis d'observer aucune des 3 espèces présentes sur le site, soit quasiment la moitié. Les plaques étant toutes identiques (mêmes dimensions, même matériau etc.), c'est leur emplacement qui a entraîné cette inefficacité.

En bref, cet exemple et le précédent prouvent que le choix même de l'année, dans le cadre d'un inventaire dont le volet « reptiles » repose durant une année sur la méthode des « plaques à reptiles », peut biaiser gravement son résultat et inciter à des conclusions erronées quant à la présence/absence d'une espèce sur un site, même en cas de forte pression de contrôle et même si l'espèce est en réalité très présente sur le site. Il prouve également que l'emplacement des plaques est primordial et qu'une forte proportion d'entre elles peut ne jamais rien donner, même avec une équipe bénéficiant des conseils d'un herpétologiste (sur 6 années et pour 3 espèces présentes, dans le deuxième exemple). Le risque d'une sous-détection liée à un mauvais choix d'emplacement est donc toujours élevé, mauvais choix que la pression de contrôle ne peut pas compenser (une plaque mal placée reste mal placée, qu'on la soulève 1 fois ou 100 fois). Or, la méthode des « plaques à reptiles » est précisément susceptible d'être choisie « par défaut » pour pallier l'absence d'un herpétologiste, c'est à dire d'une personne capable d'effectuer des recherches « à vue » aux bons endroits et aux bons moments, de la bonne façon et avec le bon regard. Dans ce cas-là, les plaques sont typiquement disposées puis visitées par des personnes

peu compétentes en herpétologie, autrement dit : le risque qu'elles soient mal placées, non attractives et visitées à de mauvais moments est encore plus élevé que dans les deux exemples précédents ce qui, d'emblée, biaise très négativement le résultat de l'inventaire.

On peut trouver bien d'autres exemples illustrant les performances détectrices très aléatoires de la méthode des « plaques à reptiles » et le fait qu'il est extrêmement risqué de ne se fier qu'à elle dans le cadre d'inventaires visant à détecter rapidement (en quelques mois, voire en quelques années) les espèces de serpents qu'héberge un site donné et les habitats qu'ils y fréquentent. Or, bien que tous les auteurs s'accordent à dire que les deux méthodes (« avec plaques » et « à vue ») doivent être idéalement conjuguées pour optimiser la détectabilité de toutes les espèces présentes sur un site (3 ou 4 espèces étant plus fréquemment contactées sous plaque), force est de constater qu'il existe actuellement une forte tendance à s'en remettre prioritairement aux plaques, méthode à laquelle on prête la vertu imaginaire de « faire le job », ce qui permet, croit-on, de pouvoir inventorier les reptiles sans posséder de véritables compétences en herpétologie.

Exemple 3

À titre comparatif : l'auteur de ces lignes a découvert début 2021, dans le sud-ouest de la France vers 500 m d'altitude (Hautes-Pyrénées, climat atlantique), un ensemble de parcelles de 4,5 hectares environ, a priori favorables à plusieurs espèces de reptiles d'après les habitats présents (landes atlantiques, haies bocagères et lisières de bois). L'herpétofaune de cette zone était totalement inconnue :

aucune donnée dans la BDD Géonature Occitanie, ni dans le SINP, ni dans la bibliographie. Sans poser aucune plaque (et sans soulever aucun objet, quel qu'il soit), mais en opérant régulièrement des recherches « à vue » lorsque les conditions météo étaient favorables (en général, fenêtres temporelles d'1 h, parfois un peu moins parfois un peu plus), 7 espèces ont été détectées de mi-février à fin juin sur une douzaine de journées : 3 espèces de serpents (Coronelle lisse, Couleuvre helvétique et Vipère aspic) - dont 22 individus distincts de Vipère aspic, identifiés aux couleurs et motifs de leur robe - et 4 espèces de lézards (Orvet fragile, Lézard à deux raies, Lézard vivipare et Lézard des murailles). Parmi ces 7 espèces, toutes présentes sur trois parcelles de landes « à enjeu » totalisant 1,5 hectares environ, deux sont réputées peu détectables « à vue » (GRAITSON & NAULLEAU 2005) : l'Orvet fragile (2 individus distincts) et la Coronelle lisse (2 individus distincts), animaux tous observés en héliothermie. Ce site, très régulièrement visité depuis (toujours « à vue »), n'a jusqu'ici livré aucune autre espèce (au mois de décembre 2022), mais plusieurs nouveaux individus y ont par contre été observés, chez les 7 espèces. Compte-tenu des caractéristiques écologiques et biogéographiques de ce site, il est hautement probable que la totalité des espèces de reptiles présentes y a été détectée. Même si ce n'était pas le cas, la détection de 3 espèces de serpents et 4 espèces de lézards intégralement protégées (dont plusieurs en limite d'aire, donc vulnérables) révèle une importante biodiversité herpétofaunistique et constitue d'ores et déjà un solide argument légal en faveur de sa conservation. Ce qui répond largement à la question posée lors d'une étude d'impact : « Des espèces de reptiles sont-elles présentes à cet

endroit-là et si oui lesquelles, dans quels habitats ? ». Des exemples de ce type, tous les herpétologistes peuvent en citer des dizaines.

Dans ce dernier exemple, l'usage des « plaques à reptiles » (même bien placées et visitées aux bons moments) aurait très probablement fourni moins de données et n'aurait probablement pas permis la détection de certaines espèces, compte-tenu de la brièveté du temps d'inventaire (quelques mois) et du fait que beaucoup d'entre elles ne répondent que peu à cette méthode (dans le cas présent, 4 espèces sur 7 : Vipère aspic, Lézard à deux raies, Lézard vivipare et Lézard des murailles) (GRAITSON & NAULLEAU 2005). Reste, bien sûr, que l'observateur s'est ici donné les moyens d'exercer correctement son métier, en sélectionnant les bons créneaux météo (température et hygrométrie), ce qui au final représente un nombre de journées non-négligeable dans la mesure où lesdits créneaux sont souvent assez brefs (quelques heures par journée). En outre, on ne peut pas écarter l'hypothèse d'un effet « année » positif : le printemps 2021 a, de fait, offert de nombreuses fenêtres météo exploitables. Mais la méthode des « plaques à reptiles » n'élimine absolument pas la contrainte météorologique (voir plus loin) et ce point-là ne peut donc pas entrer en ligne de compte pour choisir entre l'une ou l'autre méthode. Plaques ou non, les reptiles seront toujours des vertébrés ectothermes* et, à ce titre, leur détection sera toujours hautement météo-dépendante. Il faudra donc toujours se donner les moyens d'opérer les relevés par bonnes conditions météorologiques, pour obtenir des résultats significatifs. Ce qui représente fatalement un certain volume de journées de terrain, avec une rentabilité temporelle fatalement faible (quelques heures exploitables par journée).

Il faut aussi compter avec la précision géographique et la fiabilité des prévisions météorologiques, toujours imparfaites et qui entraînent nécessairement quelques visites improductives (emplacement de la couche nuageuse, à quelques kilomètres près = grosse variation de la température au sol et de la détectabilité, à quelques kilomètres près, sans parler de l'hygrométrie). Cette faible rentabilité, tout à fait inévitable dans le cas des inventaires ciblant les reptiles en général, et les serpents en particulier, est le prix à payer pour obtenir un résultat de qualité, répondant aux exigences de la loi. Par ailleurs, le seul moyen de surmonter

un effet «année» négatif consiste manifestement à planifier l'inventaire sur plusieurs années (3 au minimum paraît être un bon principe de précaution, au vu de la littérature disponible), ce qui impose un budget tout autre. Précisons tout de même, bonne nouvelle, que la recherche sous plaques et la recherche «à vue» ne sont généralement pas performantes aux mêmes horaires, pour une même journée exploitable et pour un même site, ce qui doit là aussi inciter à coupler les deux méthodes pour optimiser la rentabilité herpétologique journalière. (GRAITSON & NAULLEAU 2005, CARON et al. 2010).



© Gilles POTTIER

Figure 5.
Vipera aspis Vipera aspis, femelle en maraude (Montgaillard, Hautes-Pyrénées)



© Gilles POTTIER

Coronelle lisse *Coronella austriaca*, individu en héliothermie à découvert ; Vallée de Lesponne, Hautes-Pyrénées

Discussion

Bien que nombre de ses adeptes aient de nos jours une fâcheuse tendance à les oublier, les limites de la méthode des « plaques à reptiles » n'ont jamais été occultées par ses divers promoteurs scientifiques, même les plus enthousiastes. Ainsi par exemple, GRAITSON & NAULLEAU (2005) indiquent que « Si l'on se contente d'un inventaire qualitatif, il suffit de soulever périodiquement les plaques posées au préalable et d'identifier les espèces rencontrées dessous. Un nombre restreint de visites, réparties entre le printemps et l'automne, sur une ou deux années, permet d'atteindre cet objectif. » Mais ils précisent bien par ailleurs que « l'efficacité des abris augmente avec les années » (car les animaux mettent du temps à les trouver et à les utiliser) en fournissant un exemple où le pourcentage de plaques avec un ou plusieurs serpents dessous est passé de 31 % à 52 % sur 3 années (et non pas 1 ou 2). En outre, les deux premiers exemples exposés plus haut permettent de se faire une idée plus précise de ce que peut signifier « un nombre restreint de visites ». Ces mêmes auteurs insistent par ailleurs sur le fait que « Le choix de l'emplacement des plaques est un facteur essentiel pour la détection des reptiles. (...) la fréquentation des plaques par les reptiles pouvant être extrêmement variable sur à peine quelques mètres » et notent que « Bien que les plaques permettent l'observation de nombreux reptiles, elles n'offrent pas la même attractivité pour toutes les espèces. ». De plus, chose souvent négligée, ces auteurs ne manquent pas de signaler que « Si le but est d'effectuer un inventaire qualitatif, il est préférable de diversifier les abris artificiels » et citent un exemple anglais (Northamptonshire et

Hampshire) où le succès pour 4 espèces confondues est de « 57 % pour les tôles métalliques, 28 % pour le bois, 10 % pour le fibrociment et 5 % pour le caoutchouc », avec une différence d'attractivité en fonction des espèces (une des 4 espèces n'a été observée que sous des plaques en bois). Ces proportions ne sont bien sûr pas transposables telles quelles à l'ensemble de notre pays (NB : elles le sont probablement pour le nord-ouest, a priori) mais elles indiquent clairement qu'on a tout intérêt à mener quelques recherches préalables pour identifier le matériau qui convient le mieux au climat local et aux espèces potentiellement présentes sur un site. Voire à tester, in situ, divers matériaux. Ce qui prend du temps.

Enfin, il faut bien comprendre que chaque cas est un cas particulier et que les résultats obtenus à un endroit donné avec une espèce et un type de plaque ne sont pas généralisables ailleurs, pour une foule de raisons (variabilité locale des effectifs et des densités, variabilité locale du patron des domaines vitaux en fonction des corridors écologiques présents sur le site...). Ainsi, pour la Couleuvre helvétique, CARON *et al.* (2010) signalent 120 observations (90 % sous plaque contre 10 % « à vue ») sur un ensemble de 4 ENS* de Seine-et-Marne (109 plaques posées en février 2008, 22 journées de relevés de mars à fin juin 2008), ce qui invite à penser que cette espèce répond très bien à la méthode, qui plus est sur un bref pas de temps. C'est tout à fait exact, mais pour 1 seul des 4 sites, doté de 53 plaques et qui concentre à lui seul 118 observations de cette espèce sur les 120 effectuées au total (Tableau III p. 12). Les trois autres sites, visités par le même opérateur durant la même période, n'ont permis qu'une seule observation de l'espèce (16 plaques dans un cas, 10 dans l'autre), voire aucune (avec 32 plaques).

On constate que ces dernières valeurs ne sont guère proportionnées à celles obtenues sur le 1^{er} site : si 53 plaques permettent 118 observations, on peut naïvement s'attendre à une trentaine d'observations avec 16 plaques là où l'espèce est également présente, ou à une vingtaine d'observations avec 10 plaques (même espèce, mêmes plaques, même climat...). En revanche, elles s'accordent plutôt bien avec ce qui a été noté en Deux-Sèvres dans le cadre de l'étude citée plus haut (toujours pour la Couleuvre helvétique) : aucune observation sous plaque contre 1 observation « à vue » en 2019 (17 plaques), 2 observations sous plaque contre 4 observations « à vue » en 2020 (17 plaques), aucune observation sous plaque et aucune observation « à vue » en 2021 (17 plaques), 4 observations sous plaque contre 2 observations « à vue » en 2022 (44 plaques) (Souchet, non publié). Que conclure, donc, de l'absence d'observation de Couleuvre helvétique sur le site où CARON *et al.* (2010) ont posé 32 plaques ? Rien, à vrai dire.

La probabilité de non-détection d'une ou plusieurs espèces s'avère donc élevée si l'on s'en remet exclusivement ou prioritairement à la méthode des « plaques à reptiles » sur quelques mois ou une paire d'années. Dans le cadre d'une étude d'impact visant à établir un état initial de la biodiversité herpétofaunistique, il semble évident que le choix de cette méthode peut inciter à des conclusions erronées du fait même de la supposée supériorité de ses performances détectrices. Conclusions étayées par des arguments d'autorité du genre : « nos résultats sont significatifs puisque, de l'avis des scientifiques, nous avons opté pour la technique la plus adaptée à la détection de ce groupe faunistique ». Ce qui peut aboutir à la destruction d'une partie de

ladite biodiversité (composée, rappelons-le, d'espèces intégralement protégées par la loi). Or, l'absence de preuve ne constituant pas la preuve de l'absence et ne constituant même absolument rien, tout doit être mis en œuvre pour obtenir une preuve de présence et la méthode des « plaques à reptiles » paraît bien ne pas être la plus appropriée pour ce faire dans de brefs délais. Certains Bureaux d'Études en sont tout à fait conscients et s'avèrent donc plutôt critiques, sans pour autant « jeter le bébé avec l'eau du bain » : « Après quelques années d'utilisation des plaques à reptiles (2014-2019), nous avons progressivement abandonné cette méthode dans les études d'impact, faute de résultats sur des sites où nous avons pourtant réalisé de nombreuses observations à vue. En revanche, nous avons observé qu'une plaque laissée plusieurs années sur un même site pouvait donner des résultats intéressants, à condition qu'elle soit relevée régulièrement, a minima une ou deux fois par semaine » (BARUSSAUD 2021).

Dans quelle mesure le choix exclusif de la méthode des « plaques à reptiles » s'avère-t-il, de part même ses perfectibles performances détectrices en matière d'herpétofaune, préférable pour l'aménageur ? La question peut sembler un tantinet polémique, mais il n'est pas interdit de se la poser. D'autant que les performances de cette méthode peuvent être encore amoindries par la planification d'un nombre insuffisant de journées de terrain, consécutive à l'établissement d'un devis attractif. Lorsque, de surcroît, le relevé des plaques n'a lieu qu'en plein été dans des zones de plaine chroniquement surchauffées et/ou desséchées, on peut être franchement dubitatif quant à l'objectif réellement visé.

Alors, dans quel cadre les « plaques à reptiles » sont-elles l'option à privilégier ? Les plaques sont un bon moyen pour éliminer (ou fortement lisser) diverses

variables constituant des biais potentiels, donc pour tendre vers l'éden scientifique du « toutes conditions étant égales par ailleurs », pour des suivis temporels en particulier (tendance des populations, typiquement, comme par exemple les protocoles « POPReptile 2 : Suivis temporels » et « POPReptile 3 : Habitats & Gestion » de la Société Herpétologique de France) (LOURDAIS & MIAUD 2016). Elles rationalisent la collecte d'informations et permettent donc d'obtenir des données qui s'avèrent mieux calibrées, donc bien plus exploitables par des méthodes mathématiques :

- quelle que soit la personne opérant le relevé, sa capacité de détection est censée être toujours idéale : on part du principe qu'elle cherche toujours aux bons endroits (les plaques) et ne rate jamais un serpent présent dans ces bons endroits. De surcroît, la photo prise au moment où la plaque est soulevée permet d'éliminer tout problème d'identification. Quelle que soit la personne qui a soulevé la plaque et pris la photo, l'espèce peut être correctement identifiée sur cette base, le cas échéant. Cette élimination du biais « capacité de détection et d'identification de l'observateur » est, de loin, un des aspects les plus intéressants du suivi par plaques : cela permet d'engager des suivis n'importe où, avec n'importe quel personnel, sans limitation temporelle. Savoir trouver une plaque, la soulever et prendre en photo ce qu'il y a dessous ne requiert en théorie aucune compétence herpétologique. De surcroît, dans le cadre de suivis par CMR* (où l'on ne peut guère se contenter de morceaux de serpents brièvement entr'aperçus dans les ronces), elles améliorent grandement la capturabilité-recapturabilité des individus. En particulier ceux appartenant aux espèces majoritairement contactées sous plaque

(Orvet fragile, Coronelle lisse, Couleuvre d'Esculape et Couleuvre à échelons) ;

- les plaques sont toutes identiques (même matériau, mêmes dimensions) aux quatre coins de l'espace naturel qui fait l'objet du suivi et leur qualité dans l'espace-temps est supposée ne pas varier (propriétés physiques et attractivité supposées à peu près constantes d'une plaque à l'autre et d'une année à l'autre). L'idée est ici de tendre vers une élimination du biais « variabilité du micro-habitat » en fournissant un micro-habitat standard dans l'espace et dans le temps ;
- si, en plus, les relevés sont toujours effectués en même nombre, aux mêmes saisons et par conditions météorologiques sensiblement identiques, les éventuels changements qui seront constatés sur un transect donné ne pourront qu'être extérieurs à ces paramètres, en théorie. C'est un grand avantage, beaucoup de variables et de biais majeurs tendent à être éliminés.

Pour autant, même pour des suivis, les « plaques à reptiles » ne sont pas la panacée et l'option idéale n'existe pas, pour diverses raisons :

- la contrainte « météo » n'est pas surmontée et il convient de sélectionner des périodes adaptées pour contrôler les plaques. Leur matériau, parce qu'il chauffe efficacement, fait que leur rendement est nul en cas d'ensoleillement généreux et température élevée. Les serpents les utilisent tant qu'il ne fait pas plus de 30°C ou 35°C dessous (tolérance temporaire jusqu'à 40°C pour certaines espèces très thermophiles comme la Couleuvre de Montpellier), ce qui correspond à des températures sous abri (= « à l'ombre ») de l'ordre de 20°C/25°C,

grossièrement (parfois beaucoup moins si le rayonnement solaire est élevé et/ou si le matériau utilisé possède un albedo très faible). La température sous les plaques atteint rapidement 50°C voire plus en cas de beau temps chaud et ensoleillé (30°C/35°C à l'ombre à hauteur d'Homme) et on n'y trouve alors plus aucun serpent. Elles ne sont donc rentables qu'en-dessous de seuils thermiques peu élevés (les animaux peuvent même, parfois, s'en servir de gîte pour y passer la nuit ou s'y abriter en cas d'averse). Comme nous l'avons vu plus haut, donc, la méthode des « plaques à reptiles » est de ce point de vue tout aussi contraignante que la recherche « à vue » et s'avère bien incapable de surmonter le caractère fortement météo-dépendant de la détectabilité des reptiles. Quelle que soit la méthode utilisée, ces animaux restent des vertébrés ectothermes qui ne peuvent être détectés que dans une étroite fourchette de températures ;

- en outre, les plaques ne permettent pas non plus de s'affranchir de la contrainte hygrométrique : en cas de sécheresse, il fait rapidement aussi sec sous les plaques qu'en-dehors (parce que, justement, il fait rapidement plus chaud sous les plaques qu'en-dehors : c'est le revers de la médaille) et les observations chutent alors drastiquement, surtout pour les espèces les plus hygro-dépendantes (Orvet fragile par exemple) (GRAITSON & NAULLEAU 2005). Les « plaques à reptiles » sont donc, d'une façon générale, plus performantes sous climat atlantique que sous climat méditerranéen, ce qui est aussi le cas des recherches « à vue », pour deux raisons : sous climat atlantique, les conditions météorologiques propices à la détection des serpents adviennent bien plus fréquemment que sous climat méditerranéen ; sous climat

atlantique, les densités de serpents sont généralement plus élevées que sous climat méditerranéen ;

- les plaques sont peu ou pas attractives pour de nombreuses espèces, vipères et Lacertidae notamment. Ainsi, d'après GRAITSON & NAULLEAU (2005), la Vipère péliade et la Vipère aspic répondent mal à cette méthode et « La prospection visuelle classique reste le moyen le plus efficace pour détecter ces espèces ». Elles sont également peu performantes pour détecter le Lézard agile, le Lézard à deux raies, le Lézard vivipare et le Lézard des murailles qui, d'après ces mêmes auteurs (et c'est abondamment confirmé), se détectent tout aussi efficacement « à vue » (on peut ajouter à cette liste la totalité des Lacertidae européens, en réalité) ;
- les plaques sont localisées, donc ne renseignent que sur les tendances propres des sites où elles se trouvent (s'agissant d'animaux majoritairement peu mobiles, étroitement liés à leur habitat et micro-habitat). Des événements locaux tels que le girobroyage d'une lande mitoyenne, la coupe à blanc du bois voisin, l'arrachage d'une haie connexe etc. vont générer des destructions ou des émigrations d'individus. Mais ces effets, que les plaques révéleront, seront locaux et la baisse des effectifs de telle espèce à l'endroit X n'est pas extrapolable à l'endroit Y voisin et encore moins à l'ensemble de l'espace naturel suivi. La portée spatiale du résultat des suivis par plaques est donc généralement limitée (mais localement robuste), ce qui doit inciter à en disposer suffisamment et de façon bien répartie (5 à 10 plaques par hectare est une valeur souvent préconisée) (GRAITSON & NAULLEAU 2005) ;
- les plaques ont beau être identiques au départ, elles ne le restent pas forcément



© Gilles POTTIER

Figure 7.

Vipère aspic *Vipera aspis*, jeune femelle en thermorégulation à couvert (Montgaillard, Hautes-Pyrénées)



© Gilles POTTIER

Figure 8.

Vipère péliade *Vipera berus*, femelle en héliothermie (Laguiolle, Aubrac aveyronnais)

longtemps car divers aléas peuvent affecter leur qualité et leur attractivité, de façon hétérogène. Par exemple, divers autres ectothermes peuvent les utiliser, notamment les fourmis et les guêpes (*Polistes* sp., généralement). Or, elles deviennent très peu ou pas rentables si une fourmilière s'est installée dessous, ce qui peut être passager : quelques journées ensoleillées à 40°C à l'ombre (= 80°C sous une plaque de teinte très foncée) invitera les fourmis à aller voir ailleurs (si ce n'est pas le cas, il faudra trouver une autre solution). Passons sur les possibles effets du dérangement d'un nid de guêpes, pour qui soulève la plaque. En revanche, leur utilisation par des micromammifères ne pose pas de problème et peut même augmenter leur attractivité vis à vis des serpents prédateurs de tels animaux, qui trouveront dessous « le gîte et le couvert » (Couleuvre d'Esculape, Couleuvre de Montpellier, Couleuvre à échelons...). Globalement, il faut veiller à ce qu'elles restent en place et qu'elles restent en place à l'identique. Il ne faut pas qu'elles soient déplacées

(par des humains ou des sangliers), vandalisées, volées (nombreux cas constatés) ou qu'elles soient, à la longue, trop ombragées, englouties dans les ronces, etc. ;

- enfin, les transects de plaques doivent être suivis régulièrement (chaque année) pour assurer une certaine constance dans la pression d'observation. Il faut opérer, pour chaque transect, un même nombre de relevés sur un laps de temps donné (exemple : 6 passages sur 2 mois / an minimum) et effectuer les relevés aux mêmes périodes (ex. : 6 passages sur mai-juin / an minimum) et par conditions météo comparables (LOURDAIS & MIAUD 2016). Des transects de plaques suivis de façon trop anarchique, donc mal calibrés, vont générer des biais variés (« toutes conditions ne seront pas égales par ailleurs »), fourniront moins de données exploitables et ne permettront pas de répondre à certaines questions. Par ailleurs, un suivi régulier permet de détecter rapidement divers problèmes (fourmilières, embroussaillement excessif, vol...) et d'y remédier aussitôt.



Figure 9.

Couleuvre d'Esculape *Zamenis longissimus*, individu en héliothermie à découvert ; Bernac-Debat, Hautes-Pyrénées.

Synthèse et conclusion

L'actuel succès de la méthode des « plaques à reptiles » (on pourrait presque parler d'une mode, voire d'un réflexe pavlovien...) repose largement sur une certaine confusion, au sujet notamment des questions auxquelles elle permet de répondre. Cette méthode, pour des inventaires qualitatifs visant à établir un état initial de l'herpétofaune sur de brèves périodes, n'est pas plus performante que la recherche « à vue », ni moins contraignante si l'on considère l'importance toujours cruciale de la variable météorologique. Dans ce cadre-là, elle ne peut venir qu'en appui à la recherche « à vue », car elle augmente la détectabilité de quelques espèces (Nota Bene : poser des plaques en-dehors de l'aire de répartition potentielle desdites espèces est donc tout à fait absurde). Or, malgré cela et depuis plusieurs années, nous assistons à une évidente dérive, la méthode des « plaques à reptiles » étant aujourd'hui trop souvent perçue comme celle garantissant les meilleurs résultats pour des inventaires herpétofaunistiques menés sur quelques mois ou une paire de printemps. Simplement parce que ses limites ont été, semble-t-il, oubliées.

Si un Bureau d'Études se pose la question : « Quelles espèces de serpents sont présentes dans l'emprise de ce projet d'aménagement, dans quels habitats ? » et qu'il ne dispose que d'une ou deux saisons (soit 1 ou 2 ans) pour y répondre, alors la méthode des plaques n'est pas appropriée et la prospection « à vue » s'impose. S'il a 3 ans ou plus pour y répondre (mais ce cas-là existe t'il, en pratique ?) et un budget « terrain » lui autorisant plusieurs dizaines de passages par an répartis sur plusieurs mois favorables (mars à juin par exemple), alors

la pose de plaques apparaît pertinente s'il ne dispose pas d'un herpétologiste dans son équipe (pour la pose initiale, il est recommandé de prendre conseil auprès d'une personne expérimentée). S'il dispose d'un herpétologiste pouvant effectuer le même nombre de passages mais en opérant une recherche « à vue », la pose de plaques semble inutile pour répondre à la question posée plus haut. Des prospections visuelles, menées par conditions météo favorables, permettront une meilleure détection des différentes espèces présentes (Lacertidae et vipères compris), souvent en moins de temps, sauf pour l'Orvet fragile (et l'Orvet de Vérone), la Coronelle lisse, la Couleuvre d'Esculape et la Couleuvre à échelons, dont la détectabilité est bien améliorée par les « plaques à reptiles » (pour la Coronelle girondine, les quelques données disponibles jusqu'ici ne sont pas très concluantes). Il est donc utile et instructif, lorsqu'on en a la possibilité, de coupler les deux méthodes et d'en comparer les résultats, comme le préconise le protocole « POPReptile » mentionné plus haut (GRAITSON & NAULLEAU 2005, LOURDAIS & MIAUD 2016). Est-il nécessaire de préciser, par ailleurs, que les reptiles doivent faire l'objet de recherches intégralement dédiées ? Les contraintes temporelles et spatiales inhérentes à la détection de ces animaux, que ce soit « à vue » (surtout) ou sous des plaques, font qu'il est tout à fait inconcevable qu'un même opérateur prétende les détecter correctement durant des journées consacrées pêle-mêle à l'inventaire des odonates, des orthoptères, des lépidoptères, de l'avifaune et de la flore (on lit ça, parfois !).

Si un gestionnaire d'espace naturel se pose en 2022 la question : « Quelle va être la tendance démographique des populations de serpents sur cet

ensemble de parcelles d'ici 2050 ? », la méthode des plaques est sûrement à privilégier. Elle permettra de collecter des données nettoyées de nombreux biais (ou presque), bien exploitables par des moyens mathématiques, qui répondront à la question qu'il se pose. Elle pourra aussi permettre, éventuellement, de dater l'arrivée ainsi que de suivre la progression numérique et spatiale de nouvelles espèces sur un site donné (en contexte de changement climatique, c'est intéressant, certains serpents étant de bons indicateurs biologiques). De surcroît, le gestionnaire n'aura pas besoin de faire appel à un herpétologiste et n'importe quelle personne pourra effectuer la collecte de données sur le terrain. Peu importe le turn-over des salariés, des stagiaires, des services civiques, les départs à la retraite etc., la variabilité dans le temps des compétences herpétologiques au sein de l'équipe n'aura aucune influence sur la qualité du suivi. Petits bémols cependant : pour la pose initiale des plaques (choix des emplacements), le recours à un herpétologiste est conseillé. En outre, il convient de s'astreindre à une certaine rigueur protocolaire durant toute la durée du suivi.

En conclusion, les « plaques à reptiles » ne sont pas, loin s'en faut, la seule et unique méthode à envisager lorsqu'on souhaite obtenir des informations sur l'herpétofaune d'un site donné, serpents en particulier. En fonction des questions qu'on se pose, la réponse peut être apportée par la pose de plaques ou non. Dans bien des cas - études d'impact notamment - la pose de plaques ne répondra pas sérieusement à la question posée et des recherches « à vue » menées par un herpétologiste seront nettement préférables, surtout si le temps est compté. Il convient par ailleurs de bien garder à l'esprit le fait qu'aucune

des deux méthodes ne permet d'éviter cette contrainte majeure qu'est la forte météo-dépendance de la détectabilité des reptiles, des serpents surtout. Quelle que soit la méthode choisie, la détection de ces animaux ectothermes imposera toujours de prévoir un nombre élevé de journées de terrain, car les créneaux thermiques quotidiennement exploitables sont toujours plus ou moins brefs et n'adviennent pas systématiquement chaque jour durant la saison exploitable (printemps prioritairement), loin de là. Cette brièveté est donc à compenser par la répétition des visites pour obtenir une pression d'observation satisfaisante, sur l'ensemble des habitats favorables d'un site (comme on l'a vu, coupler les deux méthodes peut augmenter la rentabilité des journées et augmente la détectabilité de quelques espèces). Bien évidemment, il est tout à fait illusoire de vouloir planifier précisément ces journées de terrain des mois ou semaines à l'avance, les prévisions météorologiques n'étant vraiment fiables qu'à courte échéance (24h ou 48h). Il va donc falloir, toujours, opérer prioritairement les visites en fonction de la météo et non pas en fonction des disponibilités calendaires de l'opérateur... ce qui, soit-dit en passant, va s'avérer de plus en plus délicat dans le futur : changement climatique oblige, les épisodes caniculaires vont se multiplier, au détriment du nombre de journées exploitables. Enfin, il semble très important de rappeler que les recherches « à vue » sont le meilleur moyen d'acquérir des connaissances sur la biologie, l'écologie et l'éthologie des reptiles. Elles seules permettent une véritable compréhension de ces animaux et, pour qui souhaite apprendre le métier d'herpétologiste, elles sont tout à fait incontournables.

Lexique des acronymes et termes techniques avec astérisque :

APNE : Association de Protection de la Nature et de l'Environnement. Les APNE constituent une part extrêmement importante de l'expertise naturaliste en France et sont à ce titre régulièrement sollicitées par les services de l'État, le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'UICN et autres dans le cadre de l'élaboration de diverses stratégies conservatoires (mise en place de la Trame Verte et Bleue ; élaboration des listes d'espèces déterminantes pour les Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique ; désignation de sites Natura 2000 ; rédaction des Plans Nationaux d'Actions en faveur des espèces protégées ; Listes rouges nationales et régionales, SINP etc.).

CMR : Capture-Marquage-Recapture. Il s'agit d'une technique scientifique permettant, suite au marquage d'individus (pérenne ou temporaire) de les recapter ultérieurement (visuellement, physiquement ou par le biais de l'émission-réception d'un signal radio) sur divers laps de temps. Cette technique permet d'obtenir de nombreuses informations, très utiles en biologie de la conservation notamment (estimation des effectifs et des densités sur une surface donnée, tendance démographique des populations sur ladite surface etc.). Pour certaines espèces chez lesquelles il existe un marquage individuel naturel (disposition des taches de la robe ou des écailles etc.), un authentique marquage n'est pas nécessaire.

Ectotherme : organisme dont la température interne dépend de la température externe. Les ectothermes

représentent l'immense majorité de la biodiversité (100 % de la flore et de la fonge, ainsi qu'une part largement dominante de la faune). Au contraire, la température interne des endothermes, qui ne représentent qu'une petite partie de la biodiversité (Mammifères et Oiseaux), ne dépend pas de la température externe mais de processus physiologiques internes. En règle générale, les ectothermes sont hétéothermes (leur température interne varie dans le temps, à toutes les échelles : journée, semaine, année) alors que les endothermes sont typiquement homéothermes (leur température interne ne varie pas ou peu dans le temps, à l'exception de certains mammifères hibernants : Marmotte par exemple).

E.N.S. : Espace Naturel Sensible. Outil de préservation de la biodiversité à l'échelle départementale, institué et géré par les Conseils Départementaux (par acquisition foncière ou conventionnement avec les propriétaires).

Héliothermie : élévation de la température corporelle par captation directe du rayonnement solaire (l'animal fait « le panneau solaire »). L'héliothermie, par définition, s'opère toujours plus ou moins à découvert, souvent sur des substrats isolants (herbes sèches...) lorsque le sol est encore froid (tôt le matin par exemple).

Tigmothermie : élévation de la température corporelle par conduction, grâce à un substrat ayant préalablement emmagasiné de la chaleur (l'animal se colle à un « radiateur »). La tigmothermie peut s'opérer à découvert ou à couvert : durant un passage nuageux par exemple, une pierre plate préalablement chauffée par le soleil peut être trop chaude en face externe et idéalement chaude en face interne (l'animal sera alors à couvert sous la pierre) ou idéalement chaude en face externe et

trop froide en face interne (l'animal sera, dans ce cas, à découvert sur la pierre). Tout dépend de l'intensité préalable du rayonnement solaire et de sa durée.

On peut ajouter un 3^e mode de thermorégulation : l'aérothermie, qui a lieu en l'absence de rayonnement solaire, lorsque l'air seul présente une température plus proche de l'optimum thermique que le substrat (exemple : tôt le matin, lorsqu'un air très doux se met à circuler

suite à la mise en place d'un régime de foehn, une Vipère aspic peut être sortie sur un versant encore à l'ombre, avec sol encore froid).

UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature. L'UICN a mis au point une méthode d'évaluation du risque d'extinction des espèces, qui autorise la publication régulière des fameuses « Listes Rouges » d'espèces menacées.



Vipera aspis ; mâle en héliothermie ; Saint-Lézer (Hautes-Pyrénées).

Remerciements

Un grand merci à mon confrère Jérémie Souchet (association SYLATR / Société Herpétologique de France) pour la transmission des données de son suivi par plaques dans les Deux-Sèvres.

<https://www.association-sylatr.fr/>

Merci également à lui, de même qu'à Jean-Pierre Vacher, Jean-Michel Catil et à l'équipe éditoriale de « Plume de Naturalistes » pour la relecture du manuscrit.

Bibliographie

BARUSSAUD E., 2021. Le domaine du Teno – Marzan (56). Diagnostic faune / flore / zones humides Évaluation des incidences du projet d’extension. B.E.T. Barussaud. 65 p.

https://www.marzan.fr/medias/2021/10/Annexe_Diagnostic-ecologique.pdf

CARON J., RENAULT O & LE GALLIARD J.-F., 2010. Proposition d’un protocole standardisé pour l’inventaire des populations de reptiles sur la base d’une analyse de deux techniques d’inventaire. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 134 : 3-25. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00871299/document>.

DUGUY R., 1972. Notes sur la biologie de *Vipera aspis* L. dans les Pyrénées. *Terre et Vie* 26 (1): 98-117.

GRAITSON E. & NAULLEAU G., 2005. Les abris artificiels : un outil pour les inventaires herpétologiques et le suivi des populations de reptiles. *Bull. Soc. Herp. France* 115 : 5-22.

JAY M., RICARD J.-M. & BONNET X., 2013. Biodiversité fonctionnelle en verger. Intérêt des plaques au sol pour étudier la faune terrestre. 1ère partie : les serpents. *Infos CTIFL n°296* : 30-39.

<http://www.arbres-caue77.org/medias/files/article-infos-plaques-au-sol-partie-1-reptiles-novembre-2013.pdf>

LE GALLIARD J.-F., MASSOT M., BARON J.-P. & CLOBERT J., 2013. Ecological Effects of Climate Change on European Reptiles. Chapter 9, pp. 179-203 in Brodie J.F., Post E. et Doak D.F. 2013 - *Wildlife Conservation in a Changing Climate*. University of Chicago Press. 401 p.

LOURDAIS O. & MIAUD C. (COORD.), 2016. Protocoles de suivi des populations de reptiles de France, « POPReptile 1 : Inventaires simples », « POPReptile 2 : Suivis temporels » et « POPReptile 3 : Habitats & Gestion ». Société Herpétologique de France – version 2022.

<http://lashf.org/popreptile/>

UICN FRANCE, MNHN & SHF, 2015. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Reptiles et Amphibiens de France métropolitaine. Paris, France.

<https://uicn.fr/liste-rouge-reptiles-amphibiens/>

UICN, 2022. Liste rouge des espèces menacées : 1 reptile sur 5 menacé d’extinction.

<https://uicn.fr/liste-rouge-des-especes-menacees-1-reptile-sur-5-menace-dextinction/>

Pour citer cet article :

POTTIER. G. 2023. Les plaques à reptiles : une méthode à côté de la plaque ?
Plume de Naturalistes 7 : 99-122

ISSN 2607-0510

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

La communication sur les espèces allochtones de France : quelques propositions

Par **Jean-Marc CUGNASSE**
jean-marc.cugnasse@orange.fr



Résumé

Nous présentons dans cette note des propositions de terminologies susceptibles de remplacer certaines métaphores qui induisent des connotations clivantes, et ce afin de faciliter le débat sur les espèces allochtones de France.

Abstract

We present in this article proposals for terminologies likely to replace certain metaphors which induce divisive connotations, in order to facilitate the debate on non-native species in France.

La présence d'espèces allochtones dans les écosystèmes alimente de nombreuses polémiques, y compris au sein de la communauté scientifique dont les travaux contribuent à la prise de décision en matière de gestion. Sans vouloir intervenir dans ces débats dans le cadre de la présente réflexion, il nous a semblé utile de partager notre regard sur certains termes utilisés pour communiquer sur les espèces allochtones parce qu'ils participent à méjuger les espèces, à l'incompréhension sociale de la problématique, à des interprétations xénophobes (**éco-xénophobie**), et enfin parce qu'ils desservent le débat scientifique. En effet, certaines métaphores induisent des connotations clivantes qui dénotent l'esprit qui a animé initialement la prise en compte de cet événement écologique (LARSON, 2005). Le vocabulaire militariste parfois utilisé pour catégoriser « l'adversaire » (évadé, clandestin, colonisateur, envahisseur) et pour définir les objectifs de gestion (éradication) révèle la philosophie de certains pionniers de la conservation de la nature et traduit probablement le souci de l'efficacité qui allait jusqu'à prôner l'exclusion des humains lors de la création d'espaces protégés (le Wilderness). Il est pour le moins étranger à celui en usage dans les recherches sur la biodiversité et contre-productif pour la conservation dans le contexte multiculturel actuel. Nous nous attacherons à ce seul aspect des choses et nous commencerons en proposant un cadre qui permet d'envisager une perception objective des espèces allochtones et de leurs stratégies, sur la base de connaissances factuelles. Notre démarche vient en complément de travaux publiés, dont ceux de PASCAL *et al.*, 2003, de THÉVENOT, 2013 et l'**Office Français de la Biodiversité**.

1. Quelques définitions

Espèce autochtone

« Une espèce est dite autochtone de France ou d'une de ses entités biogéographiques, si elle est réputée s'être reproduite au début de l'Holocène dans les milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres de ce territoire, qu'elle y soit actuellement présente, disparue ou de retour après une disparition » (PASCAL *et al.*, 2003).

Espèce allochtone

« Une espèce est dite allochtone de France ou d'une de ses entités biogéographiques si, ne se reproduisant pas dans ses milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres au début de l'Holocène, elle y constitue actuellement ou y a constitué pendant plusieurs siècles avant de disparaître, une ou des populations s'y reproduisant de façon pérenne » (PASCAL *et al.*, 2003).

Les termes « autochtone » et « allochtone » seront préférés à ceux d'endogène, indigène, aborigène, spontané ou natif (anglicisme) d'une part, et à ceux d'exogène, allogène, étranger ou exotique d'autre part, en accord avec Pascal et ses collaborateurs (PASCAL *et al.*, 2003).

Des individus issus d'un cheptel domestique sont dits « marrons » lorsque, retournés à l'état sauvage, ils y ont constitué une ou des populations s'y reproduisant de façon pérenne.

Le terme « marron » est issu par aphérèse de l'espagnol « cimarron » (élevé, montagnard). Il était utilisé par des colons antillais pour désigner un « esclave nègre fugitif », par assimilation aux animaux domestiques devenus sauvages après s'être enfuis dans les montagnes. L'anglicisme « féral » est également utilisé pour désigner ces animaux.

2. Origine de quelques espèces allochtones

Introductions intentionnelles et/ou assumées

- Lâcher d'individus pour le loisir [le Faisan de Colchide pour la chasse, le Silure glane pour la pêche (PASCAL et al., 2003)], l'agrément [l'Écureuil à ventre rouge *Callosciurus erythraeus* (CHAPPUIS et al., 2011), l'ornement [Cygne noir *Cygnus atratus*] ou pour des motivations individuelles [la Vipère aspic *Vipera aspis* dans le Haut-Rhin et dans la Manche (PASCAL et al., 2003)].
- Lutte biologique : la Genette commune *Genetta genetta* (PASCAL et al., 2003), la Coccinelle asiatique *Harmonia axyridis* (HAUTIER, 2003).
- Marronage : les populations de Mouflon de Corse *Ovis gmelini musimon, var. corsicana* en Corse (GAREL et al., 2022), le Betizu *Bos taurus* au Pays basque (BERNEZ-VIGNOLLE, 2010), le Pigeon biset *Columba livia*.
- Conservation ex situ : création sur le continent d'une population de Mouflon de Corse issue de descendants d'individus anciennement prélevés à Bavella - Corse (CUGNASSE et al., 1990).
- Libération « naïve » en nature de NACs (Nouveaux Animaux de Compagnie) : le Raton laveur *Procyon lotor*, mascotte des troupes américaines de l'OTAN (LÉGER & RUETTE, 2014) ou la Trachémyde écrite *Trachemys scripta elegans* (DELMAS, 2006).
- La recherche : le Spélerpès de Strinati *Speleomantes strinati* dans la grotte laboratoire du CNRS de Moulis (PASCAL et al., 2003).

Introductions involontaires

- Individus captifs échappés de chez des particuliers [divers psittacidés (DUBOIS et al., 2015)], d'établissements présentant de la faune sauvage [Érismature rousse *Oxyura jamaicensis* (ROBERTSON et al., 2015), Ouette d'Égypte *Alopochen aegyptiaca* (FOUQUE et al., 2012), Raton laveur (LÉGER & RUETTE, 2014)], d'un centre d'élevage lié au CNRS [le Xénope lisse *Xenopus laevis* (PASCAL et al., 2003)], d'élevages pour la pelleterie [Vison d'Amérique *Mustela vison* (LÉGER et al., 2018), Ragondin *Myocastor coypus* (CARTER & BILLY, 2002)] ou d'enclos de chasse [l'Aoudad *Ammotragus lervia* (CUGNASSE & RIGAUX, 2021)].
- Introduction imputable à la méconnaissance ou à une mauvaise évaluation : présentation au public d'ibis sacrés *Threskiornis aethiopicus* en semi-liberté (YÉSOU & CLERGEAU, 2005).
- Importation de parasites via un hôte : le Cerf sika *Cervus nippon* (FERTÉ et al., 2000), l'**Abeille domestique** *Apis mellifera*.
- Importation via des marchandises [le Moustique tigre *Aedes albopictus* (DARRIET, 2019), le Frelon asiatique *Vespa velutina* (VILLEMANT et al., 2006), le **Capricorne asiatique** *Anoplophora glabripennis*].
- Acheminement par les moyens de transport (routier, aérien ou maritime) [le Moustique tigre (DARRIET, 2019), la **Moule zébrée** *Dreissena polymorpha* via les navires et les eaux de ballast].
- Propagation via des équipements, par les semelles des chaussures, les canaux de navigation
- Extension de populations naturalisées : les érismatures rousses anglaises, l'Écureuil gris *Sciurus carolinensis* depuis l'Italie (BERTOLINO et al., 2008)



© Jean-Marc CUGNASSE

BERNACHE DU CANADA



© Jean-Marc CUGNASSE

CHIEN VIVERRIN



© Jean-Marc CUGNASSE

COCCINELLE ASIATIQUE



© Jean-Marc CUGNASSE

FRELON ASIATIQUE



© Jean-Marc CUGNASSE

OUETTE D'ÉGYPTE



© Jean-Marc CUGNASSE

RAGONDIN



© Jean-Marc CUGNASSE

RATON LAVEUR



© Jean-Marc CUGNASSE

PUNAISE AMÉRICAINE (*Leptoglossus occidentalis*)

Extensions spontanées

Certaines espèces allochtones de France ont constitué spontanément une ou des populations pérennes et autonomes hors de leur aire de répartition naturelle, sans intervention humaine directe (l'Élanion blanc - (PASCAL *et al.*, 2003). Le réchauffement climatique peut être un facteur indirect d'extension spontanée (WALTHER *et al.*, 2009).

3 Une terminologie pratique

Le statut des individus allochtones

- **Introduit** : la population d'une espèce allochtone présente sur un territoire du fait de l'Homme est dite « introduite » tant qu'elle ne se maintient pas par une reproduction suffisante. Elle est dite « éteinte » dès lors que les individus introduits ont disparu : l'Hydropote de Chine *Hydropotes inermis* en Haute-Vienne (Cugnasse, non publié). Il est important d'en conserver la mémoire, notamment s'il y a pu y avoir des échanges génétiques (Cerf sika / Cerf élaphe - LOCATELLI *et al.*, 2018) ou pour pouvoir retracer l'origine de la présence de certains parasites (FERTÉ *et al.*, 2000).
- **Naturalisé** : les individus introduits constituent une ou plusieurs populations, et se perpétuent de façon autonome : Genette, Raton laveur.

La dynamique des populations naturalisées

Une espèce allochtone n'est pas proliférante en elle-même. C'est une de ses populations qui le devient dans un

environnement donné. Elle peut être :

- **En stagnation** : l'effectif et la répartition ne montrent pas de tendance à la croissance.
- **En expansion** : l'aire de répartition s'accroît.
- **Proliférante** : l'effectif s'accroît en lien avec le potentiel optimal d'accroissement de l'espèce. Ce terme s'applique sans distinction aux espèces autochtones et allochtones.
- **Contrôlée** : une gestion est mise en œuvre : plan national de lutte (Érismature rousse), plan de gestion (Ibis sacré), prélèvement par la chasse (Cerf sika), classement « nuisible » (Chien viverrin *Nyctereutes procyonoides*).

4 Des qualificatifs anthropomorphiques inappropriés

L'analyse des différentes situations à l'origine de la présence d'espèces allochtones montre à l'évidence la responsabilité des humains. Ce constat nous conduit à remettre en question certains qualificatifs, certains n'étant plus guère utilisés actuellement (Évadé, Clandestin) :

- **Envahisseur** : « **Celui qui envahit, occupe le territoire d'autrui** » ; « **Ceux qui s'introduisent dans une propriété pour la saccager ou pour s'en rendre maître** » ; « **(Personne) qui domine autrui, sa pensée, ses actes** ». D'évidence, il est incorrect de parler d'espèces envahissantes, les individus introduits l'ayant été malgré eux.
- **Évadé** : « **S'échapper d'un lieu où l'on était tenu enfermé, prisonnier** ». « **Échappé** » (« **Cesser d'être pris ou**

retenu » nous semble rendre compte plus justement de la diversité des situations et du fait qu'il ne s'agit pas d'actes volontaires, projetés et préparés, les individus mettant à profit des opportunités (grillage défectueux, porte mal fermée, ...).

- **Clandestin** : « **Qui existe, fonctionne, se fait de manière secrète, en dehors de ceux qui exercent l'autorité, à l'encontre des lois établies, de la procédure normale et licite** ». Ce terme inadéquat semble tombé en désuétude.
- **Colonisateur** : « **Qui colonise ; qui a pour vocation de coloniser** ». « **Personne qui a participé ou qui participe à la création ou à l'exploitation d'une colonie** ». Ce terme est également inadéquat, les individus introduits l'ayant été malgré eux et étant préoccupés par leur survie.
- **Éradication** : « **Élimination complète d'une espèce animale nuisible** ». Du fait de son caractère brutal et inopportun pour traiter du vivant, ce terme doit être retiré. Nous proposons que lui soit substitué « retrait du milieu naturel » qui indique que divers modes de gestion ont été examinés pour la capture des individus et pour leur devenir. En effet, certains peuvent être conservés en captivité dans un espace sécurisé et sans reproduction possible. D'autres peuvent être relâchés après stérilisation afin de réduire le succès de reproduction des femelles de la population sauvage (GEREA - DIREN Aquitaine, 2007). Des programmes de contraception peuvent également être développés.

5 Discussion

La problématique des espèces allochtones relève prioritairement d'une politique de prévention rigoureuse, pluridisciplinaire, réactive et dotée des moyens nécessaires tant au niveau de la recherche scientifique qu'à celui des actions à réaliser par les gestionnaires. L'écoute de la demande sociétale, et le développement d'une communication étayée scientifiquement et intégrée culturellement sont des passages incontournables (GBEDOMON *et al.*, 2020). Aussi justifiés que soient les objectifs de gestion des individus allochtones, il est essentiel que le grand public en comprenne le bien-fondé et que l'acceptabilité de ce dernier ne soit pas perturbée par des vues dénaturées, véhiculées par des métaphores ambiguës ou impropres dans les médias, particulièrement (CLERGEAU & NUÑEZ, 2006). L'emploi de termes adaptés permet de mettre en évidence certaines pratiques coupables ou des gestions laxistes, et de révéler au grand public une information souvent peu accessible. Enfin, gardons à l'esprit que le vocabulaire utilisé à l'encontre des espèces allochtones s'applique aux espèces autochtones lorsqu'elles « commettent » des déprédations anthropogéniques, voire à notre Espèce dominante dont les perturbations à l'environnement sont d'une autre importance !

Bibliographie

- BERNEZ-VIGNOLLE M. (2010)** Le Betizu, une population bovine des montagnes basques : statut juridique et modalités de gestion. Thèse de doctorat, Toulouse.
- BERTOLINO S., LURZ P. W., SANDERSON R., & RUSHTON S. P. (2008)** Predicting the spread of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: A call for a co-ordinated European approach. *Biological Conservation*, 141(10): 2564-2575.
- CARTER J. & BILLY P.L. (2002)** A Review of the Literature on the Worldwide Distribution, Spread of, and Efforts to Eradicate the Coypu (*Myocastor coypus*). *Wildlife Society Bulletin*, 30 (1): 162-175.
- CHAPPUIS J.L., DOZIÈRES A., PISANU B., GERRIET O., BERLINS. ET PAUVERT S. (2011)** Plan national de lutte relatif à l'écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*) dans les Alpes-Maritimes. 1-31.
- CLERGEAU P. & NUÑEZ M. A. (2006)** The language of fighting invasive species. *Science* 311 : 951
- CUGNASSE J.M. & RIGAUX P. (2021)** *Ammotragus lervia* (Pallas, 1777) Mouflon à manchettes : 142-145. In : Savouré-Soubelet A., Arthur C., Aulagnier S., Body G., Callou C., Haffner P., Marchandeu S., Moutou F. & Saint-Andrieux C. (coord.) 2021. Atlas des Mammifères Sauvages de France, volume 2 : Ongulés et Lagomorphes. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 392 p. (Patrimoines naturels ; 83).
- CUGNASSE J.M., LÉONARD Y., VÉRAN C., BOUFFIER J.P. (1990)** Des mouflons de Corse de l'enclos domanial de Cadarache (13) introduits dans les Alpes de Haute-Provence : bilan et perspectives de gestion. *Bulletin mensuel ONC*, 149 : 47-48.
- DARRIET F. (2019)** Le moustique tigre : le conquérant. *ESPECES-Revue d'Histoire naturelle*, 34 :14-21.
- DELMAS V. (2006)** La tortue à tempes rouges, une espèce exotique et introduite en France : premiers résultats sur les potentialités de colonisation de l'espèce. Thèse Doct. Sci., Univ Paris-Sud, Fr. 142 pp. + Annexes.
- DUBOIS P. J., MAILLARD J. F. & CUGNASSE J. M. (2015)** Les populations d'oiseaux allochtones en France en 2015 (4^e enquête nationale). *Ornithos*, 22 : 72-91.
- FERTÉ H., CLÉVA D., DEPAQUIT J., GOBERT S., & LÉGER N. (2000)** Status and origin of *Haemonchinae* (Nematoda: *Trichostrongylidae*) in deer: a survey conducted in France from 1985 to 1998. *Parasitology Research*, 86: 582-587.
- FOUQUE C., BENMERGUI M., BULLIFON F. & SCHRICKE V. (2012)** L'Ouette d'Égypte : une espèce exotique en plein essor en France. *Faune Sauvage*, 296 : 15-27
- GAREL M., MARCHAND P., BOURGOIN G., SANTIAGO-MORENO J., PORTANIER E., PIEGERT H., HADJISTERKOTIS E. AND CUGNASSE J.M. (2022)** Mouflon *Ovis gmelini* Blyth, 1841. In: K. Hackländer, F. E. Zachos (eds.), *Handbook of the Mammals of Europe*, https://doi.org/10.1007/978-3-319-65038-8_34-1
- GEREA-DIREN AQUITAINE (2007)** Deuxième Plan National de Restauration du Vison d'Europe Période 2007-2011.

GBEDOMON R.C., SALAKO V.K. AND SCHLAEPFER M.A. (2020) Diverse views among scientists on non-native species. *NeoBiota*, 54 : 49-69.

HAUTIER L. (2003) Impacts sur l'entomofaune indigène d'une coccinelle exotique utilisée en lutte biologique. TFE. Université Libre de Bruxelles, IGEAT.

LARSON B.M. (2005) The war of the roses: demilitarizing invasion biology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3 (9) : 495-500.

LÉGER F., STEINMETZ J., LAOUÉ E., MAILLARD J.F., & RUETTE S. (2018) L'expansion du vison d'Amérique en France - Période 2000-2015. *Faune sauvage*, 138 : 23-31.

LÉGER F. & RUETTE S. (2014) Raton laveur et Chien viverrin : le point sur leur répartition en France. *Faune sauvage*, 302 : 9-16.3 (9)

LOCATELLI Y., MAILLARD J.F. ET SAINT-ANDRIEUX C. (2018) L'hybridation entre cerf sika et cerf élaphe. *Faune Sauvage*, 321 : 28-33.

PASCAL M., LORVELEC O., VIGNE J.D., KEITH P. ET CLERGEAU P. (COORDONNATEURS) (2003) Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France : invasions et disparitions. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version définitive du 10 juillet 2003 : 381 pages.

ROBERTSON P.A., ADRIAENS T., CAIZERGUES A., CRANSWICK P.A., DEVOS K., GUTIÉRREZ-EXPÓSITO C., HENDERSON I., HUGHES B., MILL A.C. AND SMITH G.C. (2015) Towards the European eradication of the North American ruddy duck. *Biological Invasions*, 17 : 9-12.

THÉVENOT J. (2013) Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. Préambule aux actions de la stratégie nationale sur les espèces exotiques envahissantes (EEE) ayant un impact négatif sur la biodiversité. Muséum national d'Histoire naturelle, Service du Patrimoine naturel. Paris. 29p.

VILLEMANT C., HAXAIRE J. ET STREITO J.C. (2006) La découverte du Frelon asiatique *Vespa velutina*, en France. *Insectes*, 143 : 3-7.

WALTHER G.R., ROQUES A., HULME P.E., SYKES M.T., PYŠEK P., KÜHN I., ZOBEL M., BACHER S., BOTTA-DUKAT Z., BUGMANN H., CZUCZ B., DAUBER J., HICKLER T., JAROS V., KENIS M., KLOTZ S., MINCHIN D., MOORA M., NENTWIG W., OTT J., PANOV V., REINEKING B., ROBINET C., SEMENCHENKO V., SOLARZ W., THUILLER W., VILA M., VOHLAND K. AND SETTELE J. (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology & evolution*, 24(12): 686-693.

YÉSOU P. & CLERGEAU P. (2005) Sacred Ibis: a new invasive species in Europe. *Birding World*, 18 (12) : 517-526.

Pour citer cet article :

CUGNASSE, J-M. 2023.

La communication sur les espèces allochtones de France : quelques propositions
Plume de Naturalistes 7 : 123-130

ISSN 2607-0510

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

L'ADN environnemental peut-il remplacer les suivis acoustiques pour étudier la phénologie de reproduction des amphibiens ? Le cas de la Rainette faux-grillon dans l'Est du Canada.

Par **Orianne Tournayre**
orienne.tournayre@gmail.com

Etude dont cet article est issu :

CHEN Ying, TOURNAYRE Orianne, TIAN Hao-lun, LOUGHEED Stephen Charles (2023).

Assessing the breeding phenology of a threatened frog species using eDNA and automatic acoustic monitoring. *PeerJ*, 11, e14679.

Mots clés : phénologie, amphibien, acoustique, ADN environnemental.

Résumé

En raison du changement climatique certains amphibiens présentent des modifications de leur phénologie, telles qu'une saison de reproduction précoce ou tardive. Ce décalage peut entraîner des conséquences sur la survie et la reproduction des individus et potentiellement participer au déclin des populations. Cependant, le suivi de la phénologie des amphibiens peut être difficile en raison de leur nature cryptique et certains groupes d'amphibiens, tels que les salamandres, ne vocalisent pas et ne peuvent donc pas être suivis par des méthodes acoustiques. Notre but était donc de tester l'efficacité d'une méthode récente non-invasive basée sur l'ADN environnemental (ADNe) dans l'eau comme alternative à la surveillance acoustique pour étudier la phénologie de reproduction des amphibiens. Pour



© Stephen C. Loughheed

La Rainette faux-grillon de l'Ouest (*Pseudacris triseriata*) est une petite espèce de rainette dont les populations en Ontario et au Québec sont en déclin (COSEPAC, 2008). Sa taxonomie est controversée en grande partie par de nouvelles études de génétique qui suggèrent une histoire évolutive complexe avec hybridation et introgression (Lemmon et al., 2007; Loughheed et al., 2020) : les génomes nucléaires des populations d'Ontario et du Québec sont semblables, mais il existe deux génomes mitochondriaux profondément divergents. L'un ressemble à celui de la Rainette faux-grillon de l'Ouest (*P. triseriata*) et l'autre à celui de la Rainette faux-grillon boréale (*P. maculata*). Le nom légal actuel des populations est la Rainette faux-grillon de l'Ouest (*P. triseriata*), avec deux unités désignables correspondant aux deux types de génomes mitochondriaux (mitotypes) : i) la population carolinienne avec le mitotype *P. triseriata*; et ii) la population des Grands Lacs / Saint-Laurent et Bouclier canadien avec le mitotype de *P. maculata* (COSEPAC, 2008).

Encadré :

Une taxonomie controversée.

cela nous avons mené simultanément un suivi acoustique et ADNe avant et pendant la saison de reproduction de la Rainette faux-grillon dans l'Est de l'Ontario (Canada). Nous avons enregistré le premier chant de mâle le 31 Mars alors que le marais était encore largement gelé. L'ADNe de la Rainette faux-grillon a été détecté dans l'eau six jours après le premier enregistrement de mâle actif. Par la suite, des signaux d'ADNe ont été détectés à plusieurs endroits du marais et les concentrations ont augmenté à mesure que davantage de mâles participaient au chœur, suggérant que l'ADNe pourrait être un indicateur raisonnable de la taille du chœur de mâles. Nos résultats montrent donc que les suivis acoustiques restent préférables pour détecter le tout début de la saison de reproduction (i.e. premier(s) individu(s) actif(s)) mais l'ADNe peut être relativement efficace et non invasif pour les amphibiens qui ne vocalisent pas.

Introduction

Le changement climatique impacte négativement la biodiversité et notamment la phénologie des espèces. Les changements de phénologie se manifestent par un décalage des périodes du cycle de vie associées aux saisons, telles que la migration (VAN BUSKIRK, MULVIHILL & LEBERMAN, 2009), la floraison (CARADONNA, ILER & INOUE, 2014), ou la saison de reproduction (KLAUS & LOUGHEED, 2013 ; LYNCH *et al.*, 2016). Les changements de phénologie peuvent entraîner des conséquences de l'individu à la population (STILLMAN, 2019). Par exemple, la naissance

des Mésanges charbonnières (*Parus major*) est synchronisée avec un pic d'abondance de chenilles qui est la nourriture principale des oisillons. Une date de ponte trop tardive peut entraîner un décalage temporel entre l'éclosion des oisillons et le pic de ressources alimentaires nécessaires à leur bon développement et survie (VISSER *et al.*, 2006).

Les amphibiens font partie des vertébrés les plus menacés au monde et répondent de manière hétérogène au changement climatique (FICETOLA & MAIORANO, 2016) : certains ne montrent pas de changement phénologique, tandis que d'autres se reproduisent plus tôt ou plus tard. Les raisons d'une telle disparité ne sont pas toutes clairement établies, mais les indices environnementaux déclenchant le début de la saison de reproduction sont probablement différents selon les espèces : par exemple, la température (OSPINA *et al.*, 2013), les précipitations (SAENZ *et al.*, 2006), la photopériode (SCHALK & SAENZ, 2015), ou le cycle lunaire (GRANT, CHADWICK & HALLIDAY, 2009). Il existe différentes méthodes de suivi des amphibiens : les méthodes dites « invasives » qui requièrent de capturer les individus (capture à la main, à l'aide de pièges ou de barrières) et les méthodes « non invasives » telles que les prospections visuelles ou les suivis acoustiques. L'ADN environnemental (ADNe) offre une méthode de suivi non invasive alternative. L'ADN environnemental est l'ADN libéré dans l'environnement (eau, air, sol, fèces) par les êtres vivants au travers de l'urine, gamètes, mucus, salive, cellules de la peau, etc. Il permet donc d'identifier les organismes présents dans un site sans avoir à repérer visuellement/auditivement ou capturer les individus au préalable.

Dans cette étude réalisée dans l'Est de l'Ontario au Canada, nous avons conçu et validé une méthode pour détecter

l'ADNe de la Rainette faux-grillon de l'Ouest (*Pseudacris triseriata*, **Encadré p. 131**) à partir d'échantillons d'eau. Nous avons ensuite comparé l'efficacité du suivi par ADNe et du suivi acoustique à révéler la phénologie de reproduction de cette espèce.

Matériels et méthode

La rainette faux-grillon

La Rainette faux-grillon de l'Ouest passe la majeure partie de sa vie sous la litière des feuilles et débris ligneux dans les zones boisées (WHITAKER, 1971). Elle survit à l'hiver grâce à un cryoprotecteur qui réduit la probabilité de geler lorsque les températures sont inférieures à zéro (HIGGINS & SWANSON, 2013) et ne se manifeste que pendant la saison de reproduction, lorsque les mâles se positionnent à la

surface de l'eau dans les milieux humides temporaires et peu profonds. Ils émettent alors des cris d'appel jours et nuits dans le but d'attirer les femelles (WHITAKER, 1971). Les Rainettes faux-grillon de l'Ouest sont notoirement difficiles à trouver et à capturer, le moyen de suivi de cette espèce le plus efficace est donc de cibler les mâles par suivi acoustique pendant la saison de reproduction (BUCKLEY et al., 2021).

Site d'étude et données environnementales

Notre site d'étude (Round Field Marsh) est un marais peu profond à la Station Biologique de l'Université Queen's (QUBS) dans l'Est de l'Ontario au Canada (44.5175° N, 76.3883° O). Du 8 mars au 25 juillet 2022, nous avons enregistré pour chaque heure l'humidité et la température de l'air à l'aide d'un enregistreur HOBO

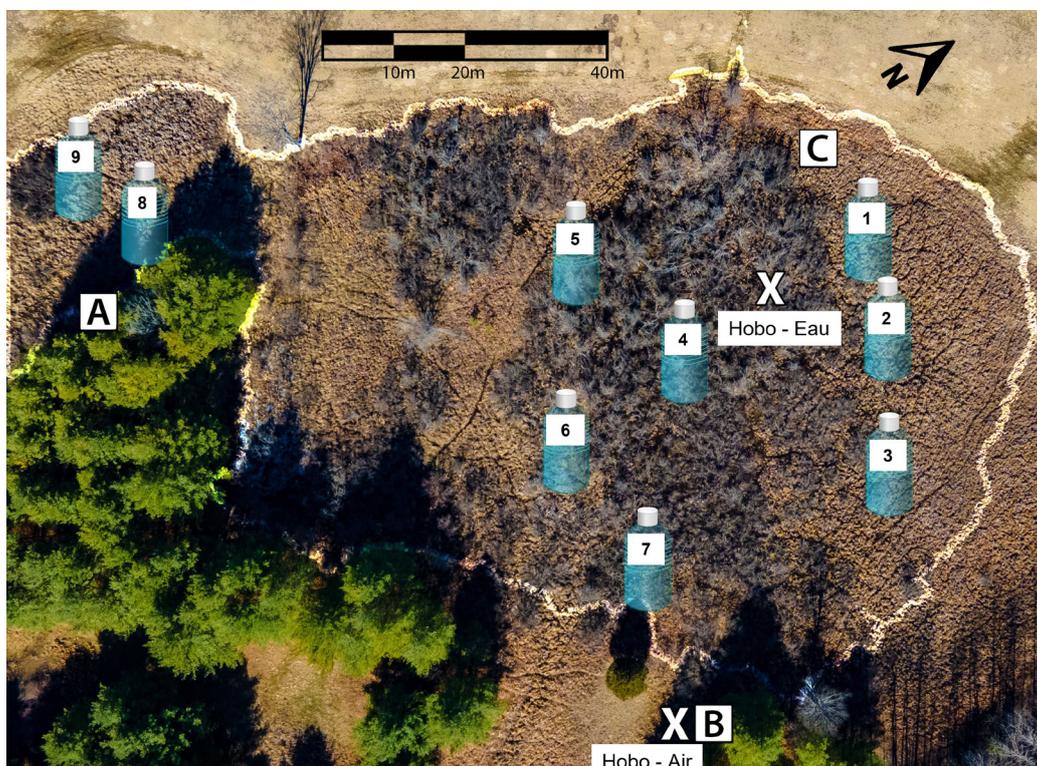


Figure 1.

Photo du site d'échantillonnage. La ligne blanche représente la délimitation du marais. « A », « B » et « C » indiquent les enregistreurs correspondants. Les « X » indiquent la localisation des sondes mesurant la température de l'eau et de l'air respectivement. Les bouteilles numérotées de 1 à 9 indiquent où les échantillons d'eau ont été collectés.

MX2303 ainsi que la température de l'eau à l'aide d'un enregistreur HOBO UA-001-08 (**Figure 1**). Nous avons téléchargé des données sur les précipitations et la vitesse du vent d'une station météorologique AcuRite Atlas située à 10 km du site d'étude. Un drone DJI Mavic 2 Air a été déployé à chaque séance d'échantillonnage d'ADNe pour caractériser la couverture de glace et neige du site au cours de la saison.

Suivi acoustique automatique

Nous avons placé trois enregistreurs acoustiques passifs (Song Meters SM4, Wildlife Acoustics) de part et d'autre du marais le 8 mars 2022 (A, B et C : voir emplacements sur la **Figure 1**), avant le début de la saison de reproduction alors que le marais était encore gelé et recouvert de neige. Nous avons enregistré les trois premières minutes de chaque heure et récupéré les données après la fin de la saison de reproduction (juillet 2022). L'enregistreur C a produit des enregistrements discontinus et de nombreuses données manquantes et a donc été utilisé seulement pour compléter l'information données par les deux autres enregistreurs. Nous avons écouté et inspecté visuellement les spectrogrammes sur Kaleidoscope Pro 5.4.6 (Wildlife Acoustics Inc) pour estimer le nombre de mâles émettant des cris d'appel. Les Rainettes faux-grillon ont des cris avec pulsations distinctifs et une fréquence dominante à environ 3,5 kHz (BEE et al., 2010; NITYANANDA & BEE, 2011). Lorsque nous avons estimé un nombre différent de mâles entre les deux enregistreurs A et B (en raison du bruit de fond et/ou de la distance entre les mâles chantants et les enregistreurs), nous avons utilisé la valeur des deux la plus élevée.

Nous avons transformé l'activité acoustique

en variable binaire pour chaque heure (1 : cri(s) enregistré(s) pendant l'heure ; 0 : pas de cris pendant l'heure) de minuit le 31 mars à 23 h le 12 avril lorsque l'échantillonnage de l'ADNe a pris fin (plateau d'activité du chœur des mâles). À l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLM, famille quasibinomiale) nous avons exploré le lien entre les variables environnementales et l'activité acoustique horaire : température de l'eau (°C), humidité relative (%), taux de précipitations (mm/h), vitesse du vent (km/h) et activité au cours de l'heure précédente (1 : cri(s) enregistré(s), 0 : pas de cris) pour tenir compte de la potentielle non-indépendance des données. Nous n'avons pas inclus la température de l'air dans le modèle parce que la température de l'air était fortement corrélée à celle de l'eau (corrélation de Spearman = 0,7) et les rainettes faux-grillon mâles appellent généralement à la surface de l'eau.

Suivi par ADN environnemental

Conception et validation.

Nous avons conçu et validé une méthode par ADNe ddPCR pour cibler la Rainette faux-grillon de l'Ouest présentant le mitotype *P. maculata* (**Encadré p. 131**). Notre couple d'amorces et sonde TaqMan ciblent une code-barre ADN de 196 paires de bases du gène cytochrome b. Ce court fragment nous permet de distinguer la Rainette faux-grillon des autres espèces d'amphibiens mais également de distinguer les deux mitotypes de Rainette faux-grillon (*P. triseriata* et *P. maculata*). Nous avons validé notre approche i) *in silico* en utilisant les séquences d'amphibiens présentes dans les bases de données publiques, ii) *in vitro* en utilisant de l'ADN des espèces d'amphibiens co-occurrentes et du mitotype *P. triseriata*, et iii) *in vivo* en utilisant des échantillons d'eau prélevés dans neuf sites où la présence/absence

de la Rainette faux-grillon présentant le mitotype *P. maculata* est connue. Enfin, nous avons déterminé la limite de détection (LOD) et de quantification (LOQ), c'est-à-dire la concentration d'ADNe la plus faible que l'on puisse respectivement détecter et quantifier avec confiance (KLYMUS et al. 2020, BRYS et al. 2021).

Echantillonnage d'eau, filtration et laboratoire.

Le protocole utilisé pour détecter l'ADNe de la Rainette faux-grillon à partir des échantillons d'eau est composé de quatre

étapes principales (Figure 2) :

- 1) l'échantillonnage tous les deux jours d'entre trois et neuf échantillons de 1L d'eau à chaque session d'échantillonnage (nombre d'échantillons environ proportionnel à la surface du marais exempte de glace) pour un total de 56 échantillons ;
- 2) la filtration de l'eau ;
- 3) l'extraction de l'ADN à partir des filtres ;
- 4) l'amplification du code-barre par PCR digitale en gouttelettes (ddPCR) en triple répliquats indépendants.



1. Echantillonnage. Nous avons collecté de 3 à 9 échantillons d'eau tous les deux jours du 23 mars au 12 avril dans ce marais. Aucun échantillon n'a été prélevé les 29 et 31 mars lorsque la surface de l'eau a gelé de nouveau en raison d'une chute des températures en dessous de 0°C. Tout l'équipement a été décontaminé avant et après l'échantillonnage avec une solution d'eau de Javel à 10 % puis de l'eau distillée. Les gants stériles ont été changés entre chaque échantillon d'eau. Les échantillons ont été stockés individuellement dans des sacs de congélation et transportés au frais dans une glacière jusqu'au laboratoire pour filtration.

2. Filtration. Les échantillons d'eau ont été filtrés dans les 6 heures suivant l'échantillonnage à l'aide d'une pompe péristaltique. Tout l'équipement de filtration a été décontaminé avant et après chaque échantillon pour éviter les contaminations.

3. Extraction ADN. L'ADN a été extrait de chaque filtre dans une hotte décontaminée au préalable avec une solution de javel et une exposition de 20min aux UV. L'ADN a ensuite été stocké à -20°C jusqu'à la prochaine étape.

4. ddPCR. La ddPCR est une technologie récente qui permet une quantification absolue de l'ADN dans un échantillon. Chaque échantillon est fractionné en environ 20 000 gouttelettes de tailles et volumes uniformes. Lors de l'amplification par PCR dans chaque gouttelette, le code-barre va émettre de la fluorescence (représenté en vert sur la figure) grâce à une sonde. Après la PCR, un logiciel quantifie la proportion de gouttelettes positives à l'ADN de la Rainette faux-grillon (i.e. gouttelettes qui émettent de la fluorescence) ce qui permet d'estimer la concentration initiale de l'ADNe dans l'échantillon.

Figure 2.

Protocole d'analyse de l'ADNe dans les échantillons d'eau : 1) échantillonnage du site. Le « N » indique le Nord et les bouteilles numérotées de 1 à 9 indiquent où les échantillons d'eau ont été collectés ; 2) filtration de l'eau à l'aide d'une pompe péristaltique ; 3) extraction de l'ADN ; 4) ddPCR : amplification du code-barre et quantification de la concentration de l'ADNe. Chaque disque représente une gouttelette : les gouttelettes grises sont négatives (pas d'ADN de la Rainette faux-grillon) et les gouttelettes vertes émettant de la fluorescence sont positives. L'éclair vert illustre l'émission de fluorescence.

Résultats et discussion

Bien que plus de 90 % du marais soit encore recouvert de glace (Figure 3), nous avons enregistré le premier mâle actif le 31 mars à 19h à la suite d'un après-midi pluvieux et des températures se rapprochant des 10°C (Figure 4). Les cris du mâle étaient évidents sur l'enregistreur B mais pas A ce qui suggère que le mâle a chanté près du côté Est du marais où l'eau a dégelé en premier. Aucun autre chant n'a été entendu jusqu'au 2 avril

(deux mâles enregistrés à 18h et un mâle à 20h) qui a montré des conditions météorologiques assez similaires au 31 mars (Figure 4). L'activité des mâles a ensuite été intermittente jusqu'au 12 avril à partir duquel le chœur est resté continu jours et nuits (Figure 4). Le nombre de créneaux horaires pour lesquels des cris ont été enregistrés a augmenté avec la température de l'eau ($p < 0,001$) mais n'a pas été affectée par l'humidité ($p = 0,801$), les précipitations ($p = 0,236$) ni la vitesse du vent ($p = 0,067$).



Figure 3. Evolution de la couverture neigeuse du site le 15 Mars, 31 Mars, 06 Avril et 12 Avril. Les photos ont été prise le matin (entre 10h et 12h) à 200m d'altitude à l'aide d'un drone.

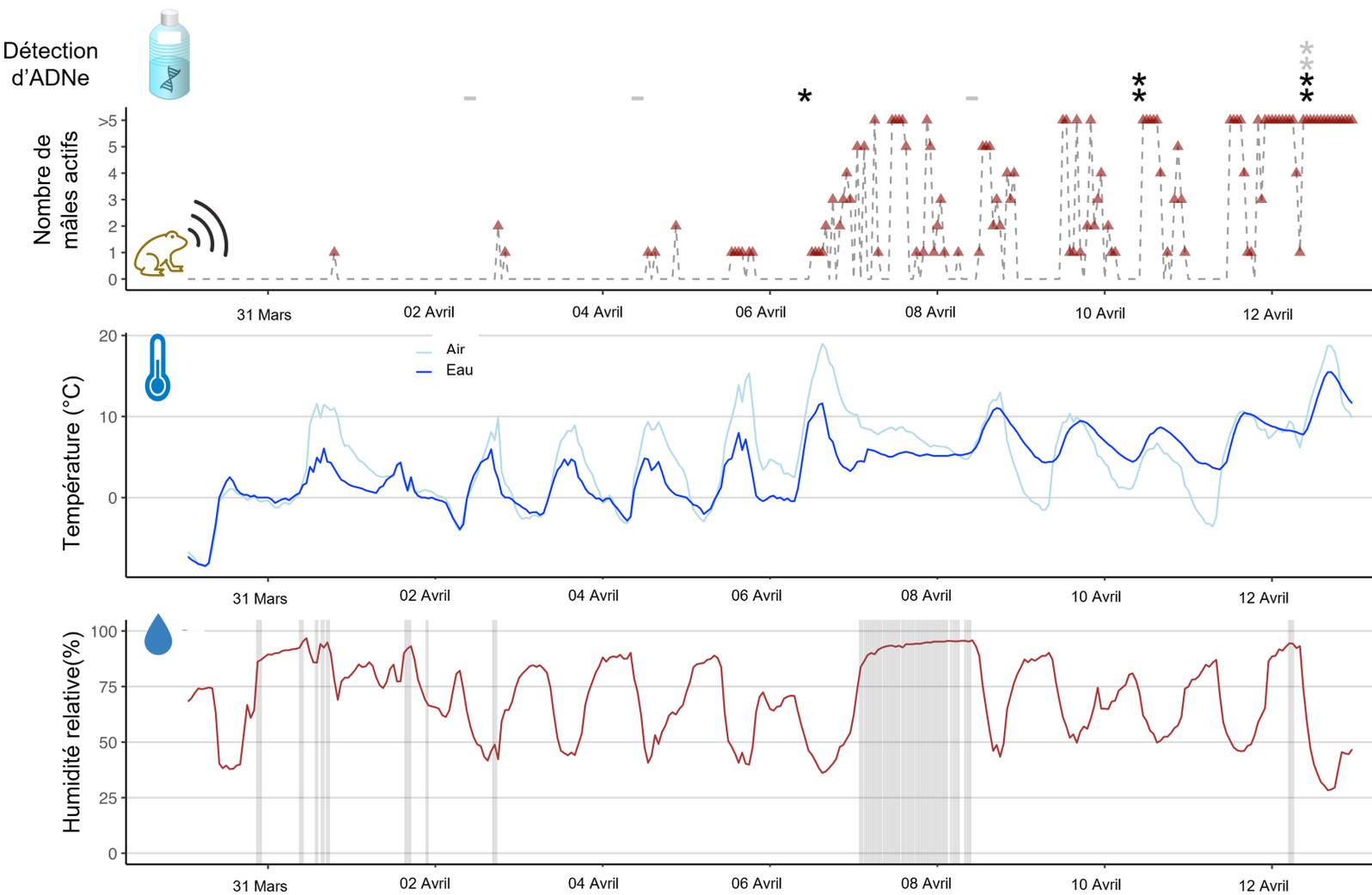


Figure 4. Représentation des données ADNe (tous les deux jours en début de matinée lors de l'échantillonnage), acoustiques (toutes les heures et tous les jours) et environnementales (toutes les heures et tous les jours) du 31 mars 2022 au 12 avril 2022. « Détection d'ADNe » : un blanc indique qu'aucun échantillon d'eau n'a été collecté (31 mars - marais encore gelé), un tiret gris indique qu'aucun des échantillons d'eau n'a révélé d'ADNe de Rainette faux-grillon, une étoile noire indique un échantillon positif avec certitude et une étoile grise indique un échantillon positif avec incertitude (non concluant). « Nombre de mâles actifs » : les triangles rouges représentent le nombre de mâle actifs chaque heure. « Température (°C) » : le bleu clair représente la température de l'air et le bleu foncé la température de l'eau pour chaque heure. « Humidité relative (%) » : le rouge représente l'humidité relative pour chaque heure et les barres verticales grises indiquent les précipitations.

La première détection positive d'ADNe a eu lieu le 6 avril, soit six jours après que le tout premier mâle actif ait été enregistré par suivi acoustique (Figure 4). Ce décalage temporel entre les deux méthodes n'est pas inattendu : le premier mâle a chanté dès que le marais a commencé à dégeler et on pourrait s'attendre à ce qu'il faille du temps pour que des quantités suffisantes

d'ADN soient relâchées dans l'eau. Ceci est d'autant plus probable que la quantité d'ADNe est initialement limitée par la petite masse corporelle de cette espèce (< 1g), son comportement (utilisation de la végétation flottante), un nombre initial faible d'individus actifs dans l'eau avec des températures qui varient autour de 0°C (gel/dégel de la surface de l'eau). Les

anoures et les salamandres se reproduisant plus tard dans l'année, et/ou ayant une plus grande masse corporelle auraient probablement des taux de détection d'ADNe plus élevés (PILLIOD, GOLDBERG, ARKLE ET WAITS, 2014; GOLDBERG *et al.*, 2016; GOLDBERG, STRICKLER & FREMIER, 2018).

Le nombre d'échantillons positifs et la concentration de l'ADNe ont ensuite augmenté avec l'activité des mâles, suggérant que globalement à l'échelle du site l'ADNe pourrait être un indicateur raisonnable de la taille et de l'emplacement des mâles, et potentiellement des femelles qui ne vocalisent pas (EVERT *et al.*, 2021). Nos données d'ADNe ont également révélé des patrons spatiaux fins intéressants qui peuvent être plus difficiles à obtenir avec des enregistrements acoustiques à cause du vent ou du chevauchement des cris de mâles. Par exemple, nous avons détecté deux fois la Rainette faux-grillon du côté Est du marais (localités 3 et 5) alors qu'aux localités 1, 2, 6 et 7, aucun échantillon n'a été positif au cours de cette étude. Cette hétérogénéité au sein du site pourrait s'expliquer par une différence dans le nombre d'individus actifs (plus d'ADNe excrété dans certains localités que d'autres). Cela pourrait également s'expliquer par les propriétés lenticules du site et notamment la végétation qui peut grandement limiter la circulation de l'eau et donc d'une part réduire la dispersion de l'ADNe et d'autre part créer des différences physico-chimiques qui impacteraient la persistance de l'ADNe dans l'eau (GOLDBERG, STRICKLER & FREMIER, 2018; SHACKLETON *et al.*, 2019). Un échantillonnage spatial et temporel intensif de l'ADNe est donc nécessaire pour effectuer des relevés précis des espèces, notamment lorsque les abondances sont faibles (GOLDBERG *et al.*, 2016; GOLDBERG, STRICKLER & FREMIER, 2018).

Il est cependant important de noter que la présence d'inhibiteurs de PCR dans l'eau a potentiellement mené à de faux négatifs (échantillons négatifs à la Rainette faux-grillon alors qu'elle est présente) et à une sous-estimation des concentrations d'ADNe. Les inhibiteurs de PCR, tels que les acides humiques naturellement présents dans l'eau du marais, peuvent limiter l'amplification du code-barre et/ou l'émission de fluorescence lors de la ddPCR. Les conditions météorologiques peuvent également influencer le succès de détection. Par exemple, les activités de reproduction chez certaines espèces d'amphibiens sont déclenchées par les précipitations mais nos données suggèrent que les précipitations peuvent également diluer l'ADNe et réduire les probabilités de détection. En effet, aucun ADNe de Rainette faux-grillon n'a été détecté le 8 avril, malgré une activité du chœur de mâles dans le marais la veille et un échantillon positif le 6 avril (**Figure 4**). La pluie intense de la journée et soirée de la veille pourrait avoir dilué l'ADNe déjà présent en faible quantité dans l'eau, le rendant indétectable. Ainsi, l'échantillonnage répété au fil des jours et la collecte de variables abiotiques telles que les précipitations sont importants pour interpréter les résultats (BUXTON *et al.*, 2017; AKRE *et al.*, 2019).

Conclusion

Les suivis acoustique et d'ADNe ont montré que la saison de reproduction de la Rainette faux-grillon a commencé au tout début du printemps, lorsque la température de l'air était basse et que le marais commençait tout juste à dégeler (WHITAKER, 1971). L'approche ADNe ddPCR s'est avérée efficace pour détecter

la Rainette faux-grillon à faible abondance dans un marais peu profond, même lorsque seuls quelques mâles chantaient. Cependant, la surveillance acoustique reste la méthode la plus efficace pour étudier la phénologie de cette espèce : l'ADNe n'a pas pu révéler la présence de la Rainette faux-grillon avant ou en même temps que les enregistrements acoustiques pour de multiples potentielles raisons : faible biomasse de l'espèce, eau du marais majoritairement gelée, système lentique fragmenté par la végétation, inhibiteurs de PCR (ex. acides humiques provenant des plantes). Nos résultats impliquent cependant qu'avec une couverture d'échantillonnage spatiale suffisante, l'ADNe peut être une approche

efficace pour détecter la Rainette faux-grillon avant la ponte et l'émergence des têtards (BYLEMANS *et al.* 2016; Buxton *et al.*, 2017; DUNN *et al.*, 2017; EVERTS *et al.*, 2021) et serait une alternative intéressante pour des espèces d'amphibiens qui ne vocalisent pas ou dont les cris sont à peine perceptibles (par exemple, la Grenouille à griffes africaine *Xenopus laevis*).

Remerciements

Un très grand merci aux co-auteurs de cette étude : Ying Chen, Haolun Tian et Stephen C. Loughheed.

L'article scientifique est en accès libre en anglais sur le site du journal PeerJ.

L'étude a été financée par une subvention à la Découverte (Conseil de recherche en sciences naturelles et génie du Canada) et une subvention Fonds Nouvelles frontières en recherche (Conseil de recherche en sciences humaines).

Toutes les photos de drone ont été prises par Haolun Tian.

Merci à la Station Biologique de l'Université Queen's (QUBS) pour l'accès au site d'étude, à Jacqueline Monaghan pour l'accès à une machine de PCR quantitative pour des tests préliminaires, et merci à Zhengxin Sun pour ses précieux conseils sur la biologie moléculaire.

Merci beaucoup également à l'équipe d'édition et de mise en page de Plume de naturalistes !

Bibliographie

AKRE, T. S., PARKER, L. D., RUTHER, E., MALDONADO, J. E., LEMMON, L., & ROTZEL McINERNEY, N. (2019). Concurrent visual encounter sampling validates eDNA selectivity and sensitivity for the endangered wood turtle (*Glyptemys insculpta*). *PLoS ONE*, 14(4), e0215586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215586>

BEE, M. A., COOK, J. M., LOVE, E. K., O'BRYAN, L. R., PETTITT, B. A., SCHRODE, K., & VÉLEZ, A. (2010). Assessing acoustic signal variability and the potential for sexual selection and social recognition in boreal chorus frogs (*Pseudacris maculata*). *Ethology*, 116(6), 564-576. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01773.x>

BRY, R., HALFMAERTEN, D., NEYRINCK, S., MAUVISSEAU, Q., AUWERX, J., SWEET, M., & MERGEAY, J. (2021). Reliable eDNA detection and quantification of the European weather loach (*Misgurnus fossilis*). *Journal of Fish Biology*, 98(2), 399-414. <https://doi.org/10.1111/jfb.14315>

BUXTON, A. S., GROOMBRIDGE, J. J., ZAKARIA, N. B., & GRIFFITHS, R. A. (2017). Seasonal variation in environmental DNA in relation to population size and environmental factors. *Scientific reports*, 7(1), 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep46294>.

BYLEMANS, J., FURLAN, E. M., HARDY, C. M., MCGUFFIE, P., LINTERMANS, M., & GLEESON, D. M. (2016). An environmental DNA-based method for monitoring spawning activity: A case study, using the endangered Macquarie perch (*Macquaria australasica*). *Methods in Ecology and Evolution*, 8(5), 646-655. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12709>

CARADONNA, P. J., ILER, A. M., & INOUE, D. W. (2014). Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(13), 4916-4921. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323073111>

COSEWAC. (2008). COSEWIC assessment and update status report on the Western Chorus Frog *Pseudacris triseriata* Carolinian population and Great Lakes/St. Lawrence – Canadian Shield population in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. vii + 47 pp. (www.sararegistry.gc.ca/status/status_e.cfm).

DUNN, N., PRIESTLEY, V., HERRAIZ, A., ARNOLD, R., & SAVOLAINEN, V. (2017). Behavior and season affect crayfish detection and density inference using environmental DNA. *Ecology and Evolution*, 7(19), 7777-7785. <https://doi.org/10.1002/ece3.3316>.

ETHIER, J. P., FAYARD, A., SOROYE, P., CHOI, D., MAZEROLLE, M. J., & TRUDEAU, V. L. (2021). Life history traits and reproductive ecology of North American chorus frogs of the genus *Pseudacris* (Hylidae). *Frontiers In Zoology*, 18(1), 1-18. <https://doi.org/10.1186/s12983-021-00425-w>.

EVERTS, T., HALFMAERTEN, D., NEYRINCK, S., DE REGGE, N., JACQUEMYN, H., & BRY, R. (2021). Accurate detection and quantification of seasonal abundance of American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) using ddPCR eDNA assays. *Scientific Reports*, 11(1), 1-13. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-90771-w>.

FICETOLA, G. F., & MAIORANO, L. (2016). Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia*, 181(3), 683-693. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3610-9>.

GOLDBERG, C. S., TURNER, C. R., DEINER, K., KLYMUS, K. E., THOMSEN, P. F., MURPHY, M. A., SPEAR, S. F., MCKEE, A., OYLER-McCANCE, S. J., CORNMAN, R. S., LARAMIE, M. B., MAHON, A. R., LANCE, R. F., PILLIOD, D. S., STRICKLER, K. M., WAITS, L. P., FRIEMER, A., K., TAKAHARA, T., HERDER, J. E., & TABERLET, P. (2016). Critical considerations for the application of environmental DNA methods to detect aquatic species. *Methods In Ecology and Evolution*, 7(11), 1299-1307. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12595>

GOLDBERG, C. S., STRICKLER, K., & FRIEMER, A. K. (2018). Degradation and dispersion limit environmental DNA detection of rare amphibians in wetlands: Increasing efficacy of sampling design. *Science of the Total Environment*, 633, 695-703. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.02.295>

GRANT, R. A., CHADWICK, E. A., & HALLIDAY, T. (2009). The lunar cycle: A cue for amphibian reproductive phenology? *Animal Behavior*, 78(2), 349-357. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.007>

HIGGINS, S. A., & SWANSON, D. L. (2013). Urea is not a universal cryoprotectant among hibernating anurans: Evidence from the freeze-tolerant boreal chorus frog (*Pseudacris maculata*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 164(2), 344-350. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.11.002>.

KLAUS, S. P., & LOUGHEED, S. C. (2013). Changes in breeding phenology of eastern Ontario frogs over four decades. *Ecology and Evolution*, 3(4), 835-845. <https://doi.org/10.1002/ece3.501>

[org/10.1002/ece3.501](https://doi.org/10.1002/ece3.501)

KLYMUS, K. E., RUIZ RAMOS, D. V., THOMPSON, N. L., & RICHTER, C. A. (2020). Development and testing of species-specific quantitative PCR assays for environmental DNA applications. *Journal of Visualized Experiments*, 165, 1-25. <https://doi.org/10.3791/61825>

LEMMON, E. M., LEMMON, A. R., COLLINS, J. T., LEE-YAW, J. A., & CANNATELLA, D. C. (2007). Phylogeny-based delimitation of species boundaries and contact zones in the trilling chorus frogs (*Pseudacris*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(3), 1068-1082. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.010>

LOUGHEED, S. C., LI, P., CLEMENTE-CARVALHO, R. B., CHEN, Y., HICKOX, M. K., & CAIRNS, N. A. (2020). Using Next Generation Sequencing Data to Test for Distinctiveness of Disjunct Regional Populations of Western and Boreal Chorus Frogs in Canada. [Government Report to Environment and Climate Change Canada]

LYNCH, A. J., MYERS, B. J. E., CHU, C., EBY, L. A., FALKE, J. A., KOVACH, R. P., KRABBENHOFT, T. J., KWAK, T. J., LYONS, J., PAUKERT, C. P., & WHITNEY, J. E. (2016). Climate change effects on North American inland fish populations and assemblages. *Fisheries*, 41(7), 346-361. <https://doi.org/10.1080/03632415.2016.1186016>

NITYANANDA, V., & BEE, M. A. (2011). Finding your mate at a cocktail party: Frequency separation promotes auditory stream segregation of concurrent voices in multi-species frog choruses. *PLoS ONE*, 6(6), e21191. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021191>

OSPINA, O. E., VILLANUEVA-RIVERA, L. J., CORRADA-BRAVO, C. J., & AIDE, T. M. (2013). Variable response of anuran calling activity to daily precipitation and

temperature: implications for climate change. *Ecosphere*, 4(4), 1-12. <https://doi.org/10.1890/ES12-00258.1>

PILLIOD, D. S., GOLDBERG, C. S., ARKLE, R. S., & WAITS, L. P. (2014). Factors influencing detection of eDNA from a stream-dwelling amphibian. *Molecular Ecology Resources*, 14(1):109-16. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12159>

SAENZ, D., FITZGERALD, L. A., BAUM, K. A., & CONNER, R. N. (2006). Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature and season. *Herpetological Monographs*, 20(1), 64-82. [https://doi.org/10.1655/0733-1347\(2007\)20\[64:A-COACP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0733-1347(2007)20[64:A-COACP]2.0.CO;2)

SCHALK, C. M., & SAENZ, D. (2015). Environmental drivers of anuran calling phenology in a seasonal Neotropical ecosystem. *Austral Ecology*, 41, 16-27. <https://doi.org/10.1111/aec.12281>

SHACKLETON, M. E., REES, G. N., WATSON, G., CAMPBELL, C., & NIELSEN, D. (2019). Environmental DNA reveals landscape mosaic of wetland plant communities. *Global Ecology and Conservation*, 19, e00689. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00689>

STILLMAN, J. H. (2019). Heat waves, the new normal: summertime temperature extremes will impact animals, ecosystems, and human communities. *Physiology*, 34(2), 86-100. <https://doi.org/10.1152/physiol.00040.2018>.

VAN BUSKIRK, J., MULVIHILL, R. S., & LEBERMAN, R. C. (2009). Variable shifts in spring and autumn migration phenology in North American songbirds associated with climate change. *Global Change Biology*, 15(3), 760-761. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01751.x>

VISSER, M.E., HOLLEMAN, L.J.M. & GIENAPP, P. SHIFTS in caterpillar biomass phenology

due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* 147, 164–172 (2006). <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0299-6>

WHITAKER JR, J. O. (1971). A study of the western chorus frog, *Pseudacris triseriata*, in Vigo County, Indiana. *Journal of Herpetology*, 5, 127-150. <https://doi.org/10.2307/1562735>

Pour citer cet article :

TOURNAYRE, O. 2023. L'ADN environnemental peut-il remplacer les suivis acoustiques pour étudier la phénologie de reproduction des amphibiens ? Le cas de la Rainette faux-grillon dans l'Est du Canada. *Plume de Naturalistes* 7 : 131-142.

ISSN 2607-0510

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

Communiquer sur les espèces avec des termes faisant communauté.

Par **Jean-Marc CUGNASSE**
jean-marc.cugnasse@orange.fr

Abstract

Communicate about species with terms that make community.

We present in this note elements of reflection on some vernacular denominations attributed to species and on their adequacy to the communication on the biodiversity in society today.

A l'heure où le grand public fait siennes les problématiques environnementales, averti et accompagné par des scientifiques et des naturalistes, le vocabulaire lié à la communication sur le vivant et sa gestion se doit d'être en phase avec la société, et notamment avec les décisions du législateur. Cette démarche devient une exigence forte si la communication biodiversitaire n'est pas seulement préoccupée par la meilleure transmission de ses savoirs, mais si l'objectif profond est de faire communauté avec les vivants.



Moineau domestique
ou Moineau familier ?

Les noms vernaculaires sont importants car ils créent un lien entre les spécialistes et les non-experts. Or, à travers notre expérience, il nous est apparu que certains d'entre eux pouvaient être inappropriés et/ou handicapants eu égard à la perception de certaines espèces.

Dans cette réflexion d'ouverture, nous nous proposons de partager quelques exemples qui ont retenu notre attention afin de stimuler une mise en cohérence de notre langage avec la philosophie biodiversitaire que nous inspire l'observation et l'étude du vivant. Il est à noter que nous ne faisons que suivre ici la recommandation de Buffon : « *Lorsqu'il*

s'agit de nommer un animal, ou (...) de lui choisir un nom parmi tous les noms qui lui ont été donnés, il faut (...) rejeter impitoyablement ceux qui tendent à accréditer les fausses idées et à perpétuer les erreurs » (BUFFON in WALTER & AVENAS, 2007). Plus récemment (1944), c'est Albert CAMUS qui disait : « *Mal nommer un objet, c'est ajouter au malheur du monde* ». Enfin, l'importance sociétale de l'attribution d'un nom ou d'un prénom est confirmée chez le citoyen français par la possibilité que lui offre le Code civil (Livre 1^{er}, Titre II, Chap. II articles 60 et 61) d'en changer s'il présente à ses yeux un handicap, notamment pour son intégration dans sa communauté.



© Jean-Marc CUGNASSE

Figure 1.
Fauvette à tête noire (femelle) ou Fauvette à bérêt ?

La dénomination vernaculaire des espèces

De tous temps et dans chaque langue, les humains ont nommé chaque espèce à l'aide d'un nom dit « vernaculaire » qui la rendait ainsi identifiable au sein de chacun de leurs groupes sociaux sur la base d'un trait propre à l'individu (couleur, comportement, compétence, ...) ou d'une appartenance (région, habitat, ...). Cette appropriation, riche de la diversité des perceptions culturelles ou cultuelles, ne facilitait pas la structuration de la connaissance scientifique du vivant, d'autant qu'un même nom pouvait désigner une espèce différente selon les régions. Celle-ci évolua pour la communauté scientifique avec la nomenclature binominale en latin, également sur la base de particularités (COUTIN, 1992), dont Carl von Linné posa les bases au 18^{ème} siècle et qui devint la référence internationale au 19^{ème} siècle. Nous ne traiterons pas de celle-ci dans la présente note.

La dénomination vernaculaire était diversifiée au plan national et elle a conservé encore des usages vivants, en particulier dans les langues régionales ou dans certains groupes humains (vocabulaire lié à la fauconnerie ou à la vènerie par exemple). Néanmoins et avec le souci pragmatique de pouvoir communiquer sur des bases partagées au sein de la francophonie, elle a été supplantée par des noms vernaculaires harmonisés via la langue majoritaire. Ces derniers ont été diffusés par les publications, notamment par les guides des naturalistes, qui les ont imposés auprès de tous les publics. Cette démarche est ouverte aux espèces nouvelles (CABARD & CHAUVET, 1995) et des évolutions sont encore régulièrement proposées et/ou décidées, notamment en lien avec les résultats des études génétiques. Certaines dénominations inappropriées ou erronées perdurent toutefois encore aujourd'hui (WALTER & AVENAS, 2007).



© Jean-Marc CUGNASSE

Figure 2.
Bondrée apivore ou Bondrée vespivore ?

Des noms ou des qualificatifs erronés ou inappropriés

Chez la Bondrée apivore *Pernis apivorus*, le qualificatif « apivore » (qui se nourrit d'abeilles (<http://www.cnrtl.fr/definition/apivore>)) n'est aucunement validé par son régime alimentaire (CRAMP & SIMMONS, 1980). Il serait plus juste de la nommer Bondrée vespivore, pour prendre exemple sur l'occitan (la Gòila vespatièra ; Père Thouy, com. orale). Pour l'Autour des palombes *Accipiter gentilis*, l'attribut « palombe » appartient au vocabulaire cynégétique du sud-ouest de la France et il n'est pas accessible dans les ouvrages scientifiques.

Le Faucon pèlerin *Falco peregrinus peregrinus* n'est pas un « étranger » qui ne fait que passer en Europe, contrairement à l'avis de Buffon (BUFFON in WALTER & AVENAS, 2007) et à ce qu'indique le qualificatif « *peregrinus* » qui faisait référence à la capture de faucons migrateurs par les

fauconniers du Moyen-Âge. A noter que Paris indiquait également sa présence « estivale dans les régions montagneuses et de grandes forêts, de passage ou erratique ailleurs » (PARIS, 1921). En France, des individus nordiques transitent ou hivernent dans certaines régions mais les couples nicheurs sont sédentaires, se livrant toutefois pour certains à un certain erratisme en hiver. Le qualificatif « pèlerin » est donc inapproprié pour les individus de la population française.

Certains qualificatifs privilégient un des habitats de substitution de l'espèce, comme c'est le cas pour l'Effraie des clochers *Tyto alba* dont les programmes de conservation tendent, de fait, à focaliser les actions sur des habitats anthropisés. En revanche, certains permettent de spécifier pertinemment la terre d'origine d'une espèce qui a fait l'objet d'introductions dans d'autres régions du pays comme c'est le cas de la Marmotte des Alpes *Marmota marmota*.



Figure 3.

Bouquetin des Pyrénées ou Bouquetin ibérique ou Chèvre sauvage ibérique ?

Des espèces se voient confinées à une des régions naturelles où elles sont présentes comme le Lagopède alpin *Lagopus muta* (PARIS, 1921 ; PETERSON et al., 1967) nommé également Lagopède muet (PARIS, 1921 ; MÉNEGAUX, 1932), la Niverolle alpine *Montifringilla nivalis* anciennement Niverolle des neiges (PARIS, 1921 ; MÉNEGAUX, 1939) ou Niverolle (PETERSON et al., 1967), l'Accenteur alpin *Prunella collaris* qui était la Fauvette des Alpes et, localement, le Pégot (MÉNEGAUX, 1937). Ces espèces sont pourtant présentes dans d'autres chaînes montagneuses, comme les Pyrénées. Chez les oiseaux, seule une sous-espèce d'oiseau est rattachée aux Pyrénées, la Perdrix grise des Pyrénées *Perdix p. hispaniensis*. Pour Le Bouquetin des Pyrénées, disparu récemment et qui fait l'objet d'une réintroduction à partir d'individus prélevés dans d'autres populations espagnoles, il est proposé de le nommer « Chèvre sauvage ibérique »

en accord avec les appellations locales (GARCÍA-GONZÁLEZ et al., 2021). Les auteurs de sa réintroduction en France ont choisi quant à eux « Bouquetin ibérique ».

Le Moineau domestique *Passer domesticus* se voit contester son statut d'espèce sauvage. Certes il a appris à vivre avec succès au contact rapproché des humains, souvent dans des environnements que ce dernier domine, mais il n'a fait l'objet d'aucun élevage intentionnel. Ce qualificatif entretient donc la confusion entre le sauvage et le familier, confusion qui perturbe le débat sur la perception du comportement de la faune sauvage. Le terme « familier » (<https://www.cnrtl.fr/definition/familier>), déjà en vigueur chez d'autres passereaux (Rougegorge familier *Erithacus rubecula*, Corbeau familier *Corvus splendens*) nous semblerait plus adapté. Ce débat pourrait être d'actualité dans le contexte de l'emprise croissante



© Jean-Marc CUGNASSE

Figure 4.
Accenteur alpin ou Accenteur montagnard ?

des humains sur les milieux naturels et sur les espèces.

Le nom « Faisan de Colchide » *Phasianus colchicus* désigne une espèce sauvage qui vit naturellement en Asie (le Faisan obscur *P. colchicus mut tenebrosus* est un mutant). Il a été conservé pour désigner les souches domestiquées à des fins ornementales ou « améliorées » à des fins cynégétiques via une sélection zootechnique (souche INRA,...), sans prise en compte de l'appartenance à des sous-espèces (BIADI & MAYOT, 1990). Ainsi, la dénomination « Faisan domestique » restituerait mieux l'histoire de cette espèce allochtone qui, en France, n'a pas vraiment une existence sauvage autonome et pérenne. Le débat est ouvert également pour les rapaces hybridés, notamment pour les faucons de chasse *Falco* sp. (FLEMING et al., 2011 ; CUGNASSE et al., 2017), et pour des espèces allochtones marrons tels le Vison d'Amérique *Neovison vison*, le Raton laveur *Procyon lotor*, le Ragondin *Myocastor coypus* ou le Rat musqué *Ondatra zibethicus*. Le Canard colvert *Anas platyrhynchos* est quant à lui une espèce autochtone qui, bien que faisant l'objet d'un élevage et de lâchers cynégétiques intensifs depuis plus de 30 ans, n'a généré qu'une introgression limitée dans la population sauvage, la contribution démographique et génétique des individus d'élevage à la population sauvage étant faible (CHAMPAGNON, J. (2011). Il a toutefois été constaté un changement dans la morphologie du bec (CHAMPAGNON et al., 2010). Sans doute faut-il raison garder et ne pas appliquer une discrimination vis-à-vis des populations qui ont fait l'objet d'hybridations peu nombreuses et surtout sans démarche zootechnique, comme chez le Cerf élaphe *Cervus elaphus* avec le Cerf sika *Cervus nippon* (LOCATELLI et al., 2018) ou chez le Bouquetin des Alpes avec la

Chèvre domestique *Capra hircus* (MORONI et al., 2022). Une dénomination spécifique pourrait toutefois être envisagée pour éviter les dérives zootechniques les plus significatives et pour clarifier dans la durée le statut des populations faisant l'objet de recherches scientifiques ou sollicitées dans le cadre de projets de conservation, ainsi que cela a été acté pour le Mouflon méditerranéen *Ovis gmelini musimon* x *Ovis* sp. (CUGNASSE, 1994). On notera que le métissage de sous-espèces a été une stratégie assumée pour la réintroduction du Faucon pèlerin en Amérique du Nord (CADE, 2003) et que le débat reste ouvert pour d'autres espèces disparues, comme le Tarpan *Equus ferus gmelini* (AUBERT & MARQUART, 1997 ; ARTHEN, Projet Tarpan, 2012). Pour ce qui concerne l'Auroch *Bos primigenius*, espèce éteinte, la « reconstitution » morphologique est une race zootechnique.

Des qualificatifs peuvent prêter à confusion, voire être préjudiciables à l'image du nommé

Le Fou de Bassan *Morus bassanus* et le Bruant fou *Emberiza cia* sont ainsi surnommés car les prédateurs humains trouvaient leur comportement inadapté face à leurs techniques de capture (CABARD & CHAUVET, 1995) ! La Buse féroce *Buteo rufinus* a été affublée du qualificatif féroce, qui ne se justifie aucunement comme j'ai pu l'observer, et qui signifie en fait « sauvage » (CABARD & CHAUVET, 1995). Nul doute que la subtilité étymologique échappe à la perception logiquement ressentie du fait du sens premier. L'Effraie des clochers *Tyto alba* n'est pas en reste puisque son nom rappelle qu'elle était perçue comme un oiseau effrayant et de mauvais augure, ce qui lui a valu de nombreuses persécutions, et une

réputation de briseuse d'os (déformation d'orfraie), ce qui ne manquera pas de surprendre tous ceux qui analysent ses pelotes de réjection ! (CABARD & CHAUVET, 1995 ; WALTER & AVENAS, 2007). Quant à « apivore », ce terme a affublé la Bondrée d'une réputation de prédateur des ruchers !

Des qualificatifs anthropomorphiques peuvent être perçus comme maladroits

Il serait sans doute bienvenu d'écarter les projections anthropomorphiques, dont l'inspiration peut être parfois singulière, et qui tour à tour attribuent un capital de sympathie à une espèce, telle la référence au charme (Sarcelle élégante *Sibirionetta formosa*, Avocette élégante *Recurvirostra avosetta*, Sterne élégante *Sterna elegans*, Chardonneret élégant *Carduelis carduelis*) ou à la jovialité (Traquet rieur *Oenanthe leucura*), ou au contraire la déprécient (Tourterelle triste *Zenaida macroura*, Martin triste (ou Merle des

Moluques) *Acridotheres tristis*, Traquet deuil *Oenanthe lugens*, Mésange lugubre *Poecile lugubris*).

Des qualificatifs inspirés des classes aristocratiques¹

Le rang hiérarchique de la noblesse n'est plus en accord avec le régime républicain choisi par les français et ne présente plus de repères pertinents aujourd'hui. C'est le cas des adjectifs « royal » (Aigle royal² *Aquila chrysaetos*, Milan royal *Milvus milvus*, Sterne royale *Thalasseus maximus*,...) et « impérial » (Aigle impérial *Aquila heliaca*). On notera que la Grande-Bretagne, qui vit sous régime monarchique, privilégie la couleur pour l'Aigle royal (Golden eagle) et le Milan royal (Red kite). Pour le Milan

1. Nous ne citons pas le cas des hiboux « ducs » car nous nous rangeons à l'avis de Denis Buhot (BUHOT, 2000).

2. L'Aigle royal (BELON in BUFFON, 1828 ; GÉROUDET, 1965) était également nommé Aigle doré (BUFFON, 1828 ; MÉNEGAUX, 1932), Aigle royal, Aigle fauve ou Aigle doré (CANTUEL, 1949). Il avait pour synonymes Aigle royal ou Aigle fauve (MÉNEGAUX, 1932), Aigle fauve ou Aigle doré (GÉROUDET, 1965).



© Jean-Marc CUGNASSE

Figure 5.
Avocette élégante ou Avocette à nuque noire ?

royal, dénomination qui semble attestée en français pour la première fois en 1555 chez Pierre Belon, Buffon nous apprend que cet oiseau « *impudent* » doit son qualificatif au fait qu'il servait aux plaisirs des princes qui le faisaient chasser par les faucons (BUFFON, 1928 ; VAN DEN ABEELE, 2007). Ce qualificatif est pour le moins saugrenu et ne mérite pas de passer à la postérité, d'autant que l'espèce bénéficie d'un Plan National d'Action.

Certains qualificatifs sont liés à une religion³

Saint-Martin (Busard Saint-Martin *Circus cyaneus*) est sans doute peu évocateur pour le grand public et n'est pas vraiment en cohérence avec les objectifs de laïcité définis par le législateur pour favoriser la cohésion au sein de notre société multiculturelle. Les dénominations liées à une fonction (Macareux moine *Fratercula*

3. On peut signaler également le terme « vol en Saint-Esprit » dont la signification n'est pas accessible à tout un chacun, contrairement à « vol sur place ».

arctica, Vautour moine *Aegypius monachus*, Mésange nonnette *Poecile palustris*, Bernache nonnette *Branta leucopsis*) en revanche, peuvent ne pas entrer dans cette catégorie de même que ceux qui renvoient à la mythologie (Ibis sacré *Threskiornis aethiopicus* ou Chevêche d'Athéna *Athene noctua*).

Des qualificatifs pouvant être associés à une culture sexiste

Si le Faucon d'Eléonore *Falco eleonora* a été nommé ainsi en l'honneur d'une femme, curieusement et sauf erreur de notre part, aucune espèce n'est nommée en fonction de caractères phénotypiques propres aux femelles. Des suggestions pourraient être facilement mises en œuvre : la Fauvette à tête noire, par exemple, pourrait être nommée comme en occitan : la « Fauvette à béret » (lo Bartairòl de berret ; Pèire Thouy, com. orale), les deux sexes en portant un... de couleur différente !



© Jean-Marc CUGNASSE

Figure 6.
Milan royal ou Milan rouge ?

Le qualificatif remplacé par le nom de l'inventeur de l'espèce

A l'exception peut-être du Faucon d'Eléonore, nommé ainsi en honneur d'Eléonore d'Arborée de Sardaigne (vers 1350-1404) qui avait décrété la première législation en faveur de la protection des rapaces⁴, la question pourrait être posée sur le principe d'honorer un ornithologue en accolant son propre nom à celui d'une espèce, qui plus est lorsque cette personne obtenait sa découverte par un acte de destruction. Dans ce dernier cas, si la démarche est recontextualisée dans son époque et non jugée à l'aune de la perception actuelle, il convient de rappeler que l'accès à la connaissance des espèces ne pouvait passer que par la capture, faute de matériel d'observation

4. Si certains voient dans cette initiative une démarche intéressée en faveur de la fauconnerie (https://fr.wikipedia.org/wiki/Faucon_d%27%C3%89l%C3%A9onore), il convient de préciser que ce faucon n'a jamais été utilisé pour la fauconnerie.

adéquat et des méthodes non invasives dont nous disposons aujourd'hui. Pour mémoire, il avait été recommandé encore en 1969 de prélever les espèces peu courantes observées en France afin de certifier leur identification (HEIM DE BALSAC, 1969). Les collections constituées par les prélèvements de certains chasseurs-naturalistes sur des populations pour la plupart en meilleur état qu'elles ne sont actuellement, sont aujourd'hui précieuses scientifiquement. Le débat reste ouvert et il est particulièrement sensible à l'endroit des personnalités discutables à l'encontre desquelles une démarche d'effacement a été entreprise par l'AOS⁵ (<https://birdnamesforbirds.wordpress.com/>).

Dans tous les cas, il nous semble que les choix récents d'adjoindre au nom vernaculaire l'aire d'origine comme pour la Sittelle kabyle *Sitta ledanti* (VIEILLARD, 1976) ou de le constituer avec une

5. American Ornithological Association.



Figure 7.
Aigle royal ou Aigle doré ?

dénomination ayant cours au sein de son aire de répartition naturelle, comme pour l'Aoudad *Ammotragus lervia* (WILSON & MITTERMEIER, 2011 ; CUGNASSE, 2022), seraient à privilégier. Des évolutions pourraient être ainsi étudiées, par exemple pour l'Aigle de Bonelli *Aquila fasciata*, dont le nom d'Aigle méditerranéen (ou d'Aigle des garrigues) serait plus évocateur, sans méjuger de l'ornithologue Franco Andrea Bonelli.

Notons au rang des curiosités que les noms qui lient une espèce à un prénom généralement réservé à l'être humain, comme Martin (Martin-pêcheur *Alcedo atthis*) ou Guillaume (Guillemot de Troil *Uria aalge*), serait une spécificité française (Walter & Avenas, 2007).

Conclusion

L'essor de la communication naturaliste et scientifique sur les thèmes de l'écologie, et plus particulièrement de la biodiversité, justifie un débat et nécessite parfois des ajustements sémantiques raisonnables comme nous avons tenté de l'illustrer à travers un certain nombre d'exemples concernant les dénominations vernaculaires. Une telle démarche a été entreprise par des universitaires afin de toiletter les noms attribués pour personnaliser la faune d'Amérique du Nord. Quelques-unes des dénominations examinées dans la présente note, notamment, gagneraient sans doute à être reprises en France. Une démarche pourrait initiée en puisant par exemple dans la richesse des langues régionales.



Figure 8.
Bruant fou ou Bruant furtif ?

Bibliographie

AUBERT M. & MARQUART J.J. (1997). Le Konik Polski, cheval primitif polonais : ses origines et les raisons de son utilisation pour la gestion des sites naturels. *Bull. Soc. Neuchâteloise Scienc. Nat.*, 120 (2) : 55-70.

BIADI F. & MAYOT P. (1990). *Les faisans*. Hatier, Paris.

BUFFON, G.L.L.C. DE (1828). *Œuvres complètes de Buffon*, tome 18. Eymery, Fruger et Cie, Libraires.

BUHOT D. (2000). Une hypothèse étymologique sur le nom du Hibou grand-duc *Bubo bubo* comme indice de sa répartition méridionale préférentielle sur la longue durée. *Meridionalis*, 2 : 20-26.

CABARD P. & CHAUVET B. (1995). *L'étymologie des noms d'oiseaux*. Eveil Editeur.

CADE T.J. (2003). Starting the Peregrine Fund at Cornell University and Eastern Reintroduction: 73-103. In: CADE T.J & BURNHAM W. (2003). *Return of Peregrine*. The Peregrine Fund, Boise, USA.

CANTUEL P. (1949). *Faune des vertébrés du massif Central de la France*. Paul. Lechevalier, Paris.

CHAMPAGNON, J., GUILLEMAIN, M., ELMBERG, J., FOLKESSON, K., & GAUTHIER-CLERC, M. (2010). Changes in Mallard *Anas platyrhynchos* bill morphology after 30 years of supplemental stocking. *Bird study*, 57(3) : 344-351.

CHAMPAGNON, J. (2011). Conséquences des introductions d'individus dans les populations exploitées : l'exemple du canard colvert *Anas platyrhynchos*. Doctoral dissertation, Montpellier 2.

COUTIN R. (1992). Les noms scientifiques des êtres vivants et leur signification. *Insectes*, 85 : 6-9.

CRAMP S. & SIMMONS K.E.L. (1980). *The Birds of the Western Palearctic*. Vol.II. Oxford University Press. 695p.

CUGNASSE J.M. (1994). Révision taxinomique des mouflons des îles méditerranéennes. *Mammalia*, 58 (3) : 507-512.

CUGNASSE J.M., DAVID F., COZIC E., GOSSMAN F. & LAGADEC P. (2017). Réflexion sur la présence de rapaces hybrides dans la nature en France et en Europe. *Ornithos*, 24-1 : 1-11.

CUGNASSE J.M. (2022). A propos de la dénomination française du Mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*, Pallas, 1777). *Plume de Naturalistes*, 6 : 11-14.

FLEMING L.V., DOUSE A.F. & WILLIAMS N.P. (2011). Captive breeding of peregrine and other falcons in Great Britain and implications for conservation of wild populations. *Endangered Species Research* 14 : 243-257.

FORSTER, J. R. (1767). Specimen Historiae Naturalis Volgensis. Auctore JR Forster. *Philosophical Transactions*, 57 : 312-357.

GARCÍA-GONZÁLEZ, R., HERRERO, J., NORES, C., 2021. The names of southwestern European goats: is Iberian ibex the best common name for *Capra pyrenaica*? *Animal Biodiversity and Conservation*, 44.1: 1–16, Doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2021.44.0001>

HEIM DE BALSAC H. (1969). A propos de l'observation d'espèces peu courantes. *Alauda*, 4 : 346-347.

LOCATELLI Y., MAILLARD J.F. ET SAINT-ANDRIEU C. (2018). L'hybridation entre cerf sika et cerf élaphe. *Faune sauvage*, 321 : 28-33.

MÉNEGAUX A. (1932). *Les oiseaux de France*, vol. I. Paul Lechevalier édit., Paris.

MÉNEGAUX A. (1937). *Les oiseaux de France*, vol. III. Paul Lechevalier édit., Paris.

MÉNEGAUX A. (1939). *Les oiseaux de France*, vol. IV. Paul Lechevalier édit., Paris.

MORONI B., BRAMBILLA A., ROSSI L., MENEGUZZI P. G., BASSANO B. ET TIZZANI P. (2022). Hybridization between Alpine Ibex and Domestic Goat in the Alps: A Sporadic and Localized Phenomenon ? *Animals*, 12(6), 751.

PARIS P. (1921). *Faune de France*. 2 : Oiseaux. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles.

PETERSON, R., MOUNTFORT G., HOLLOWAY P.A.D., & GÉROUDET P. (1967). *Guide des Oiseaux d'Europe*. Delachaux & Niestlé, Neuchatel.

VAN DEN ABEELE, B. (2007). Le milan, un bien royal vaurien. *Aves*, 44 : 119-123.

VEILLARD J. (1976). La Sittelle kabyle. *Alauda*, 44 : 351 - 352.

WALTER, H., & AVENAS, P. (2007). *La mystérieuse histoire du nom des oiseaux : du minuscule roitelet à l'albatros géant*. Laffont.

WILSON, D.E. & MITTERMEIER, R.A. EDS. (2011). *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 2. Hoofed Mammals : 714-715. Lynx Edicions, Barcelona.

Pour citer cet article :

CUGNASSE, J-M. 2023.

Communiquer sur les espèces avec des termes faisant communauté. *Plume de Naturalistes* 7 : 143-154.

ISSN 2607-0510

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

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

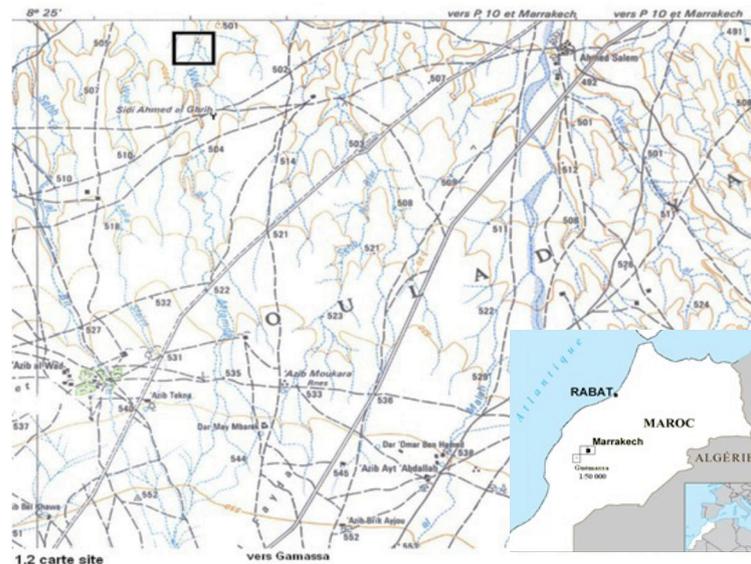


Figure 1. Localisation du site de nidification du Grand-duc ascalaphe à proximité de la route menant de Marrakech à Guemassa, situé dans le sud de la plaine du Haouz (Maroc). Extrait carte Gamassa, 1/50 000, NH 29XXII.

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 Mérione (*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

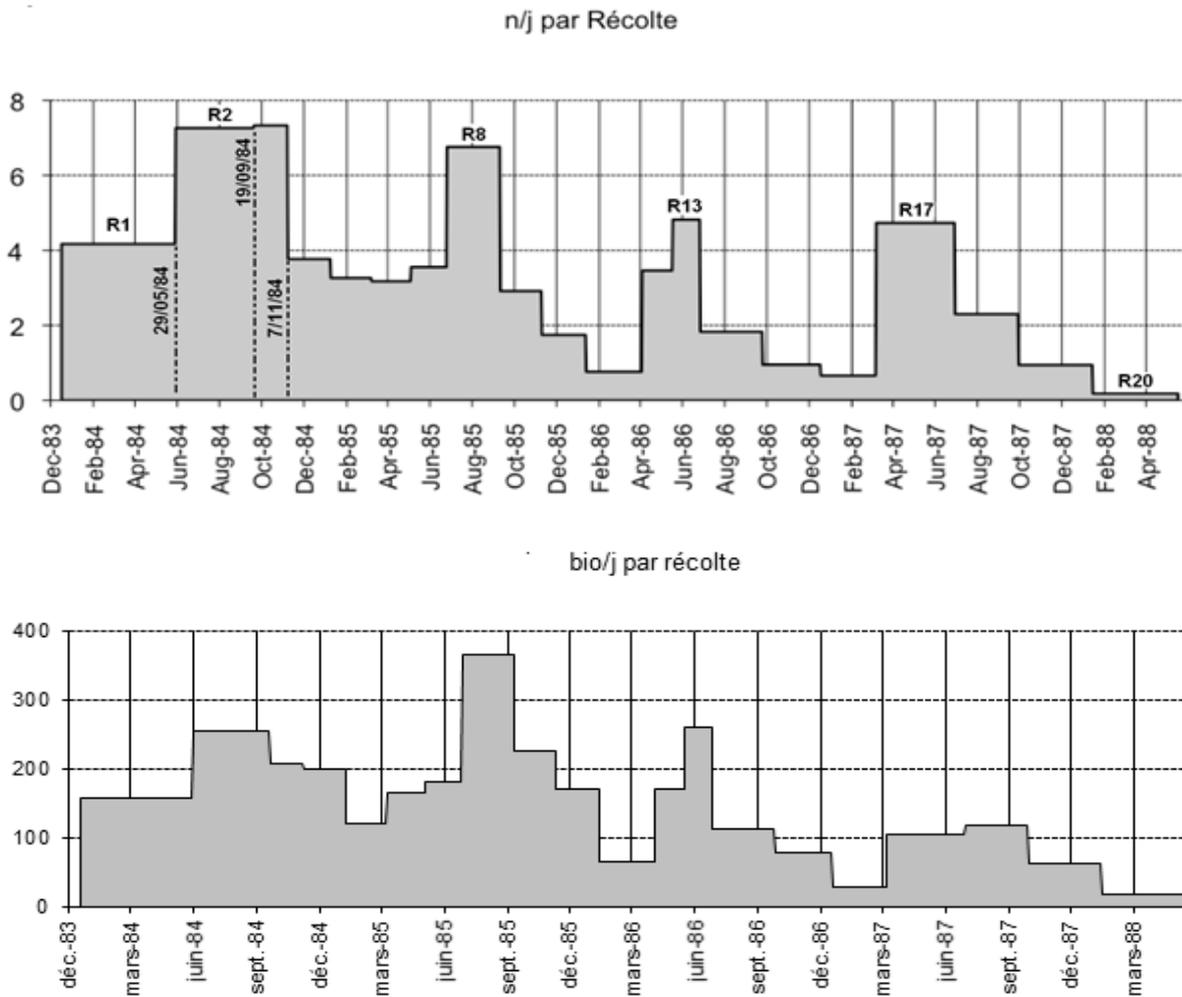


Figure 2.1 (haut) et 2.2 (bas).

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, ajoutée 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

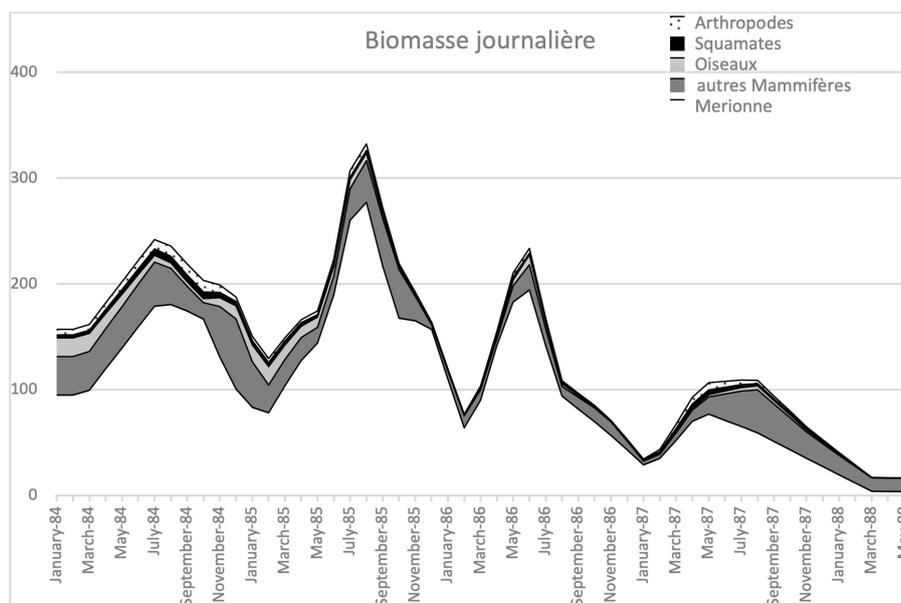


Figure 2.3. Biomasse journalière en grammes : été comme hiver la mérione est la proie principale.

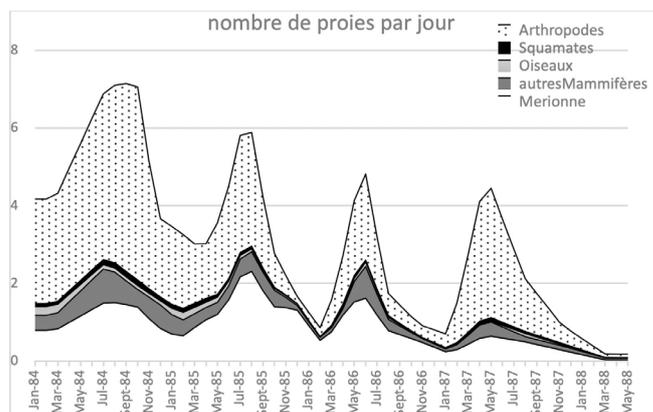


Figure 2.4. Évolution mensuelle (interpolée) du nombre de proies par jour (n/j) du Grand-duc ascalaphe : les arthropodes, en particulier les scorpions, sont dominants

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

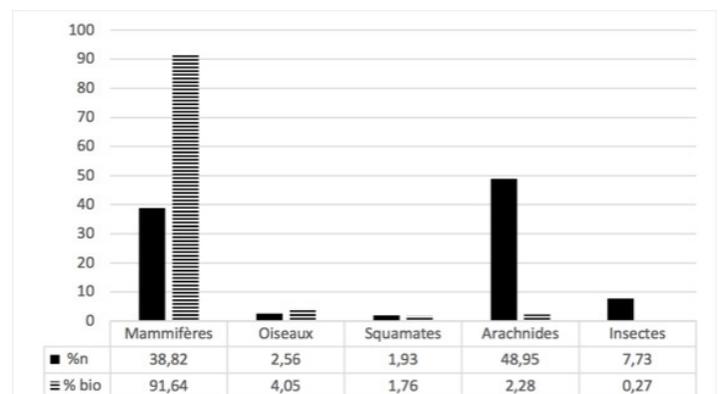


Figure 3.

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.

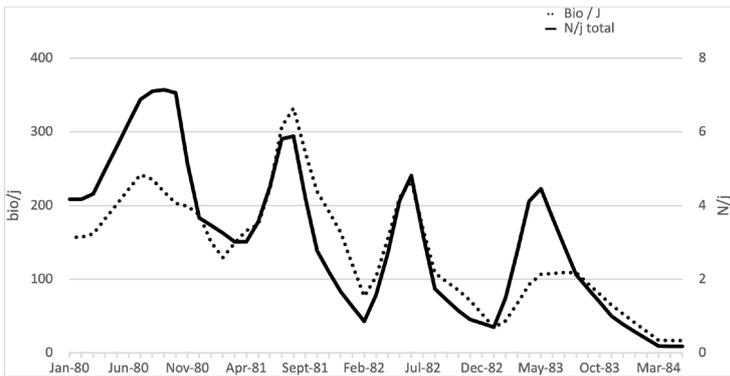


Figure 4. Évolution mensuelle (interpolée) du nombre (par jour, n / j) et de la biomasse journalière (bio / j) des proies du Grand-duc ascalaphe pour les quatre années de suivi. Les variations saisonnières montrent une alternance régulière été versus hiver.

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).

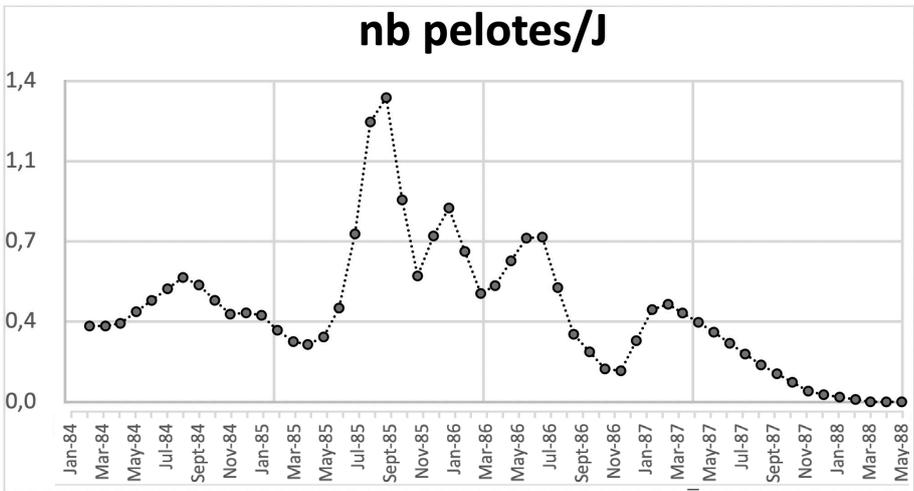


Figure 5. Nombre de pelotes de Grand-duc ascalaphe récoltées rapporté par jour pendant les quatre années de suivi.

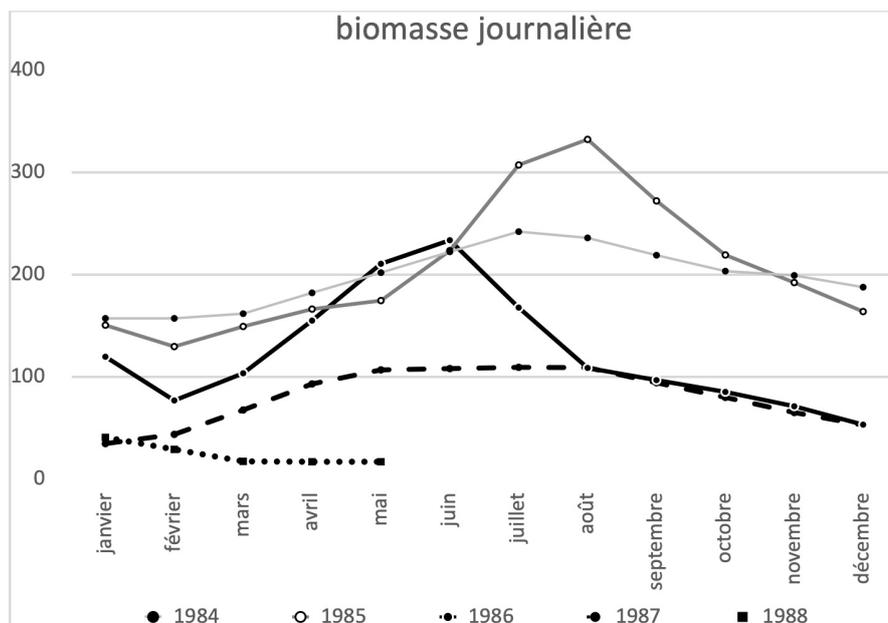


Figure 6.

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

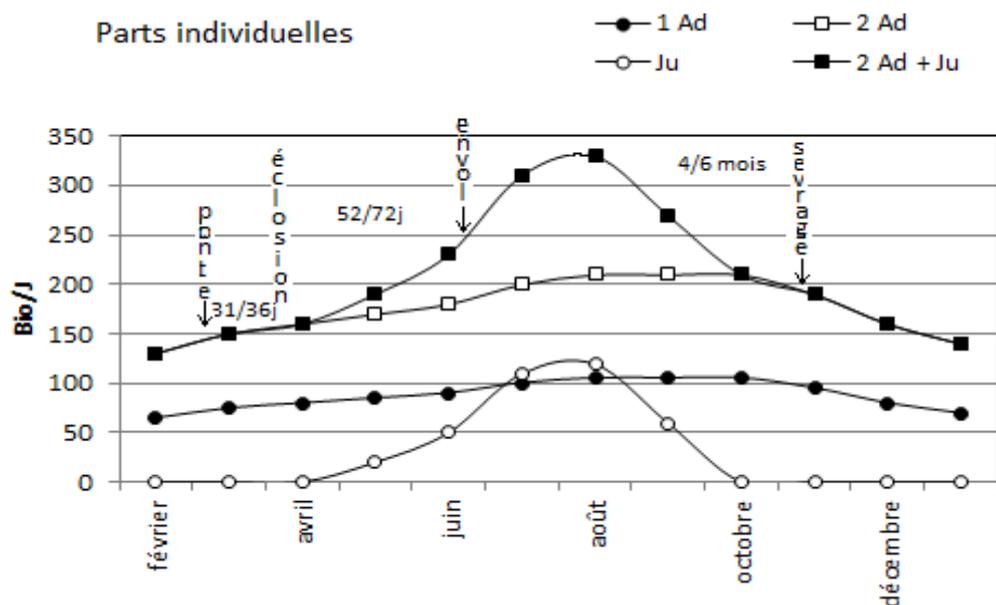


Figure 7.

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).

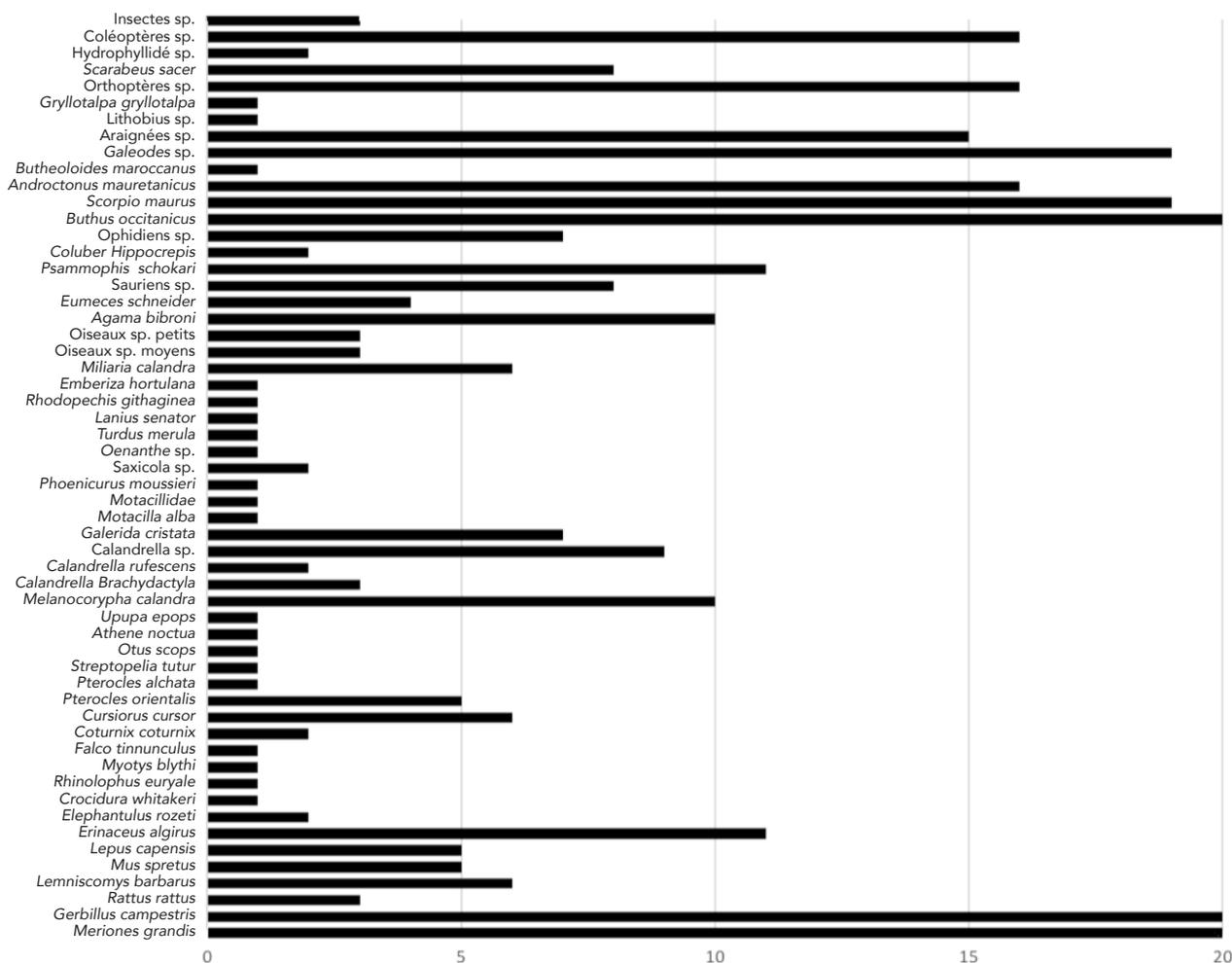


Figure 8.

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

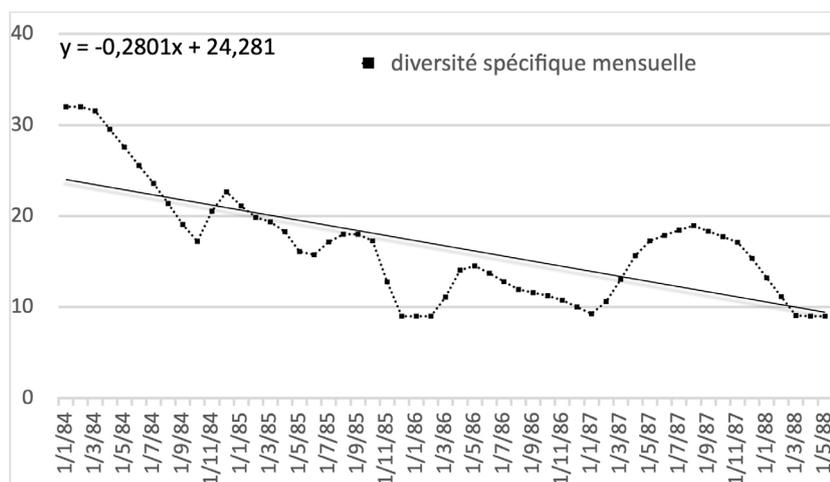


Figure 9.

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

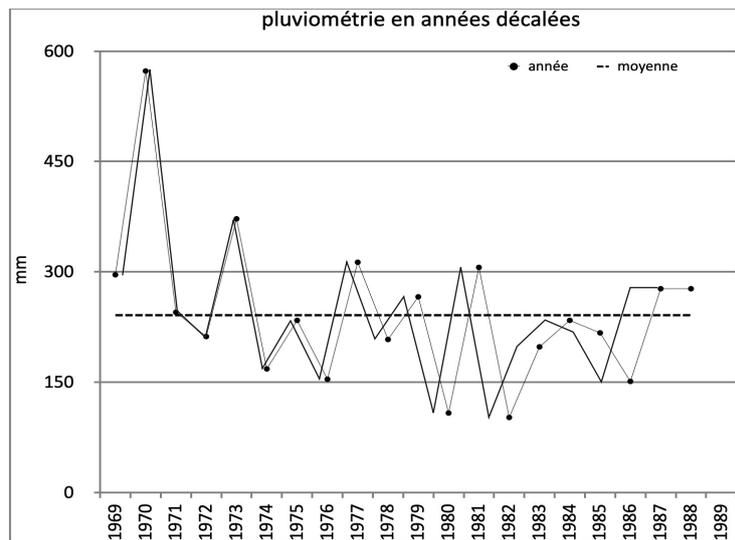


Figure 10. Pluviométrie en année décalée (septembre à août) de la région de Marrakech de 1969 à 1989.

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

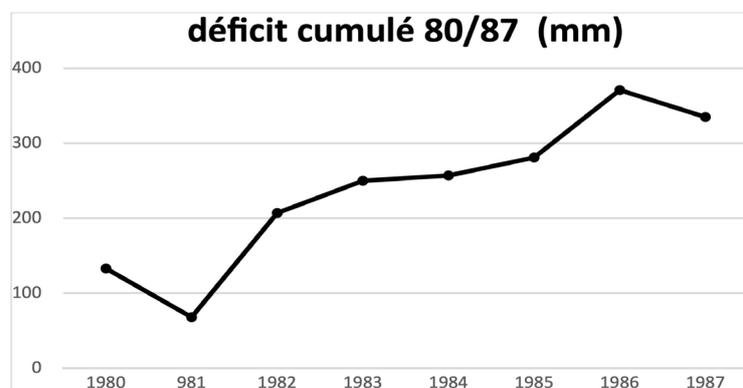


Figure 11. Déficit pluviométrique annuel cumulé dans la région de Marrakech de 1980 à 1987.

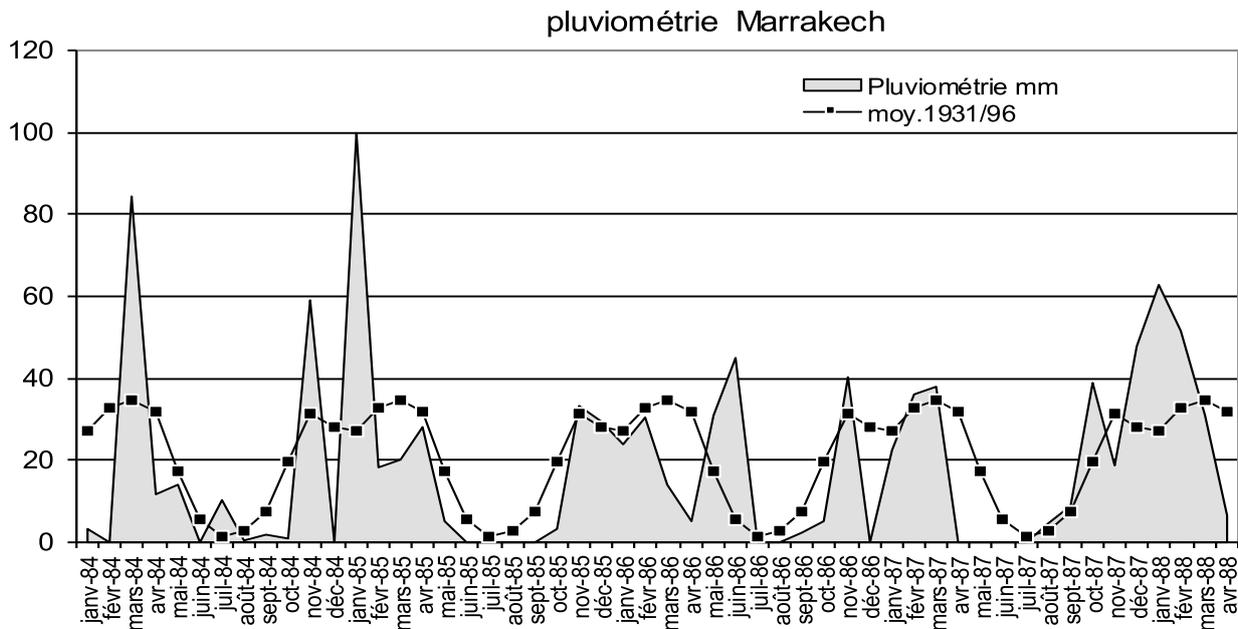


Figure 12.

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

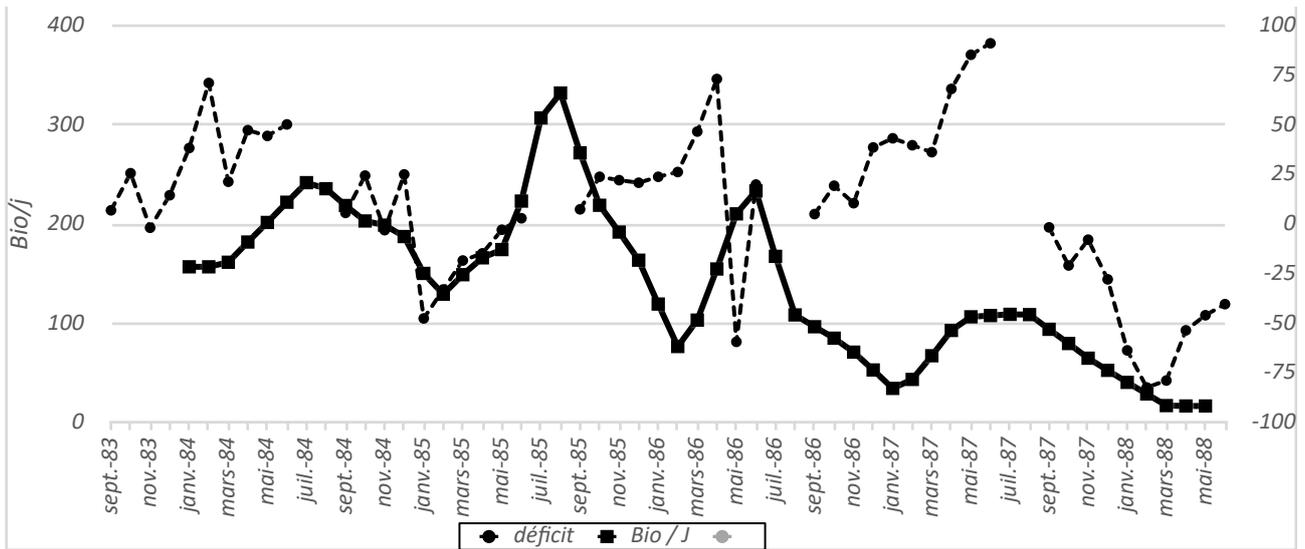


Figure 13. Déficit pluviométrique cumulé mensuel dans la région de Marrakech d'août 1979 à février 1984.

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

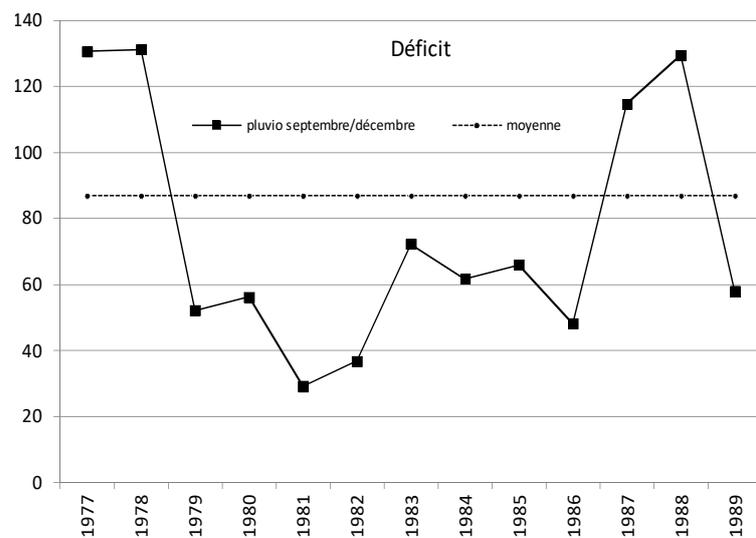


Figure 14. Déficit pluviométrique pour les mois de septembre à décembre cumulés dans la région de Marrakech de 1977 à 1989.

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'accentue 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

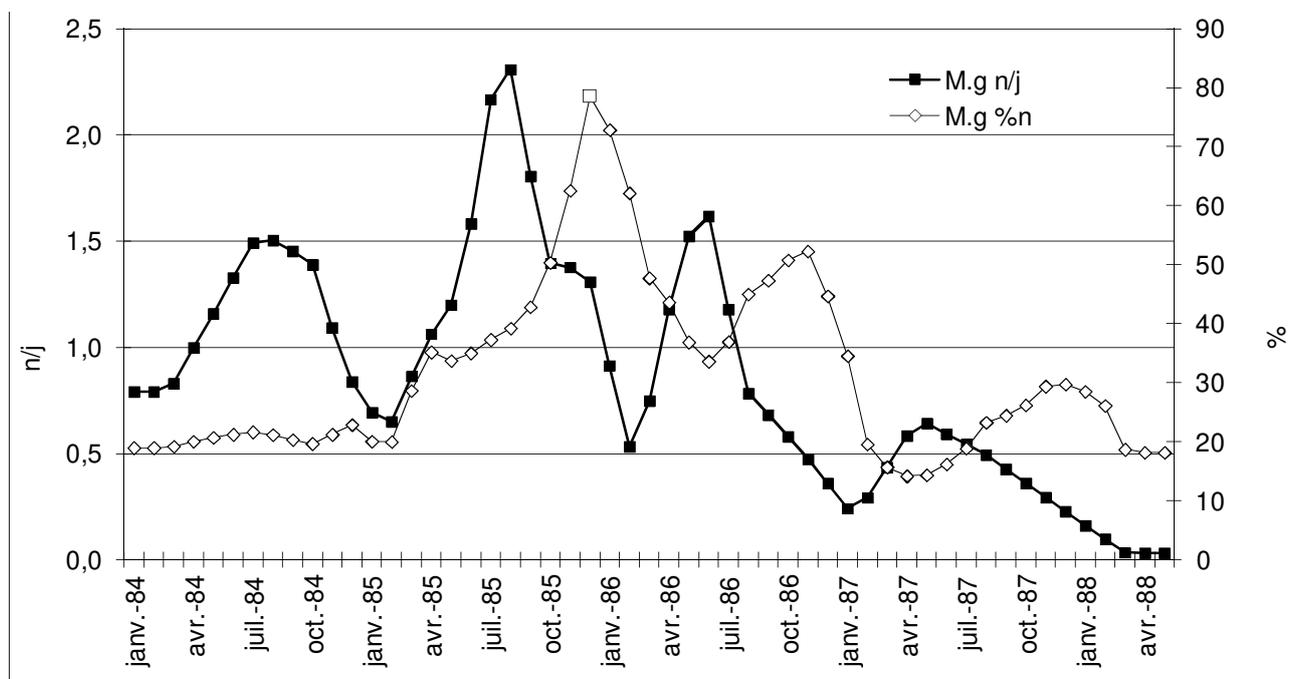


Figure 15.

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.

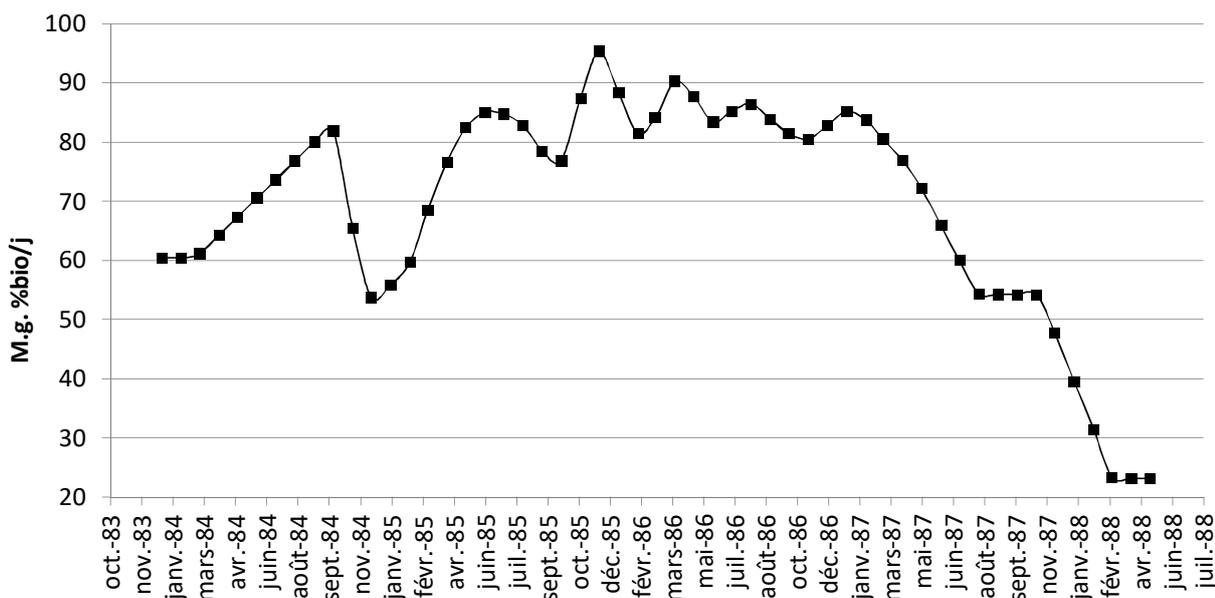


Figure 16.

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 Mérione, 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 mérione, 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 Mérione 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 mériones par des gerbilles ? La forte augmentation du pourcentage de gerbilles en 1988 correspondrait à l'effondrement de la population de mériones.

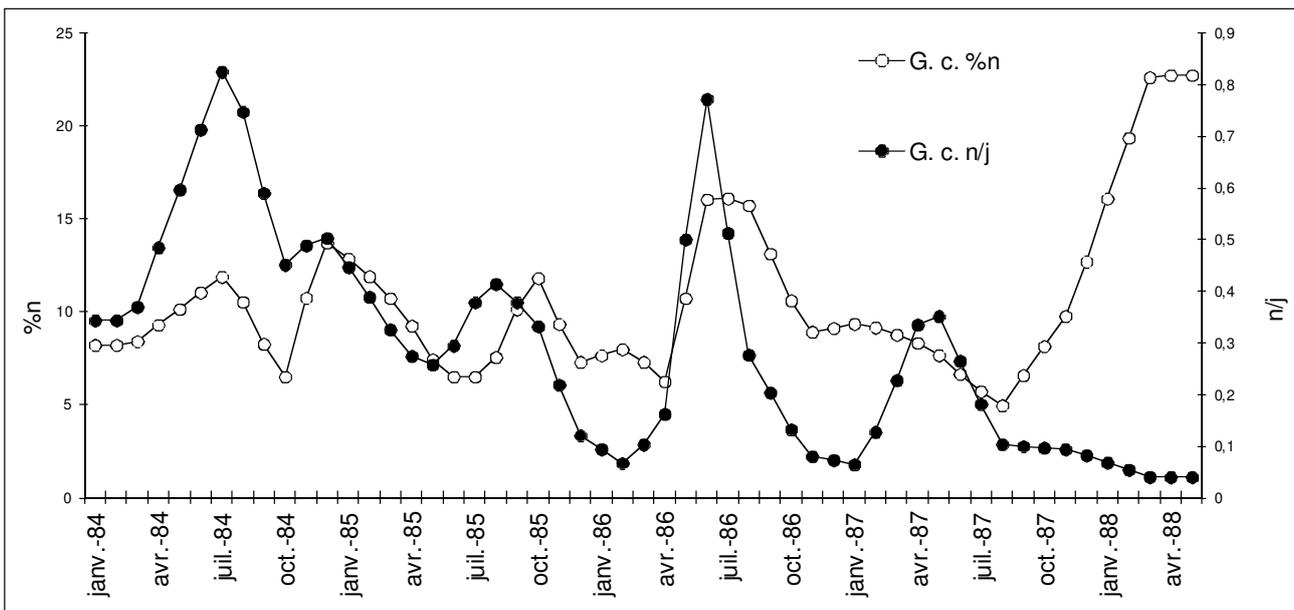


Figure 17.

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

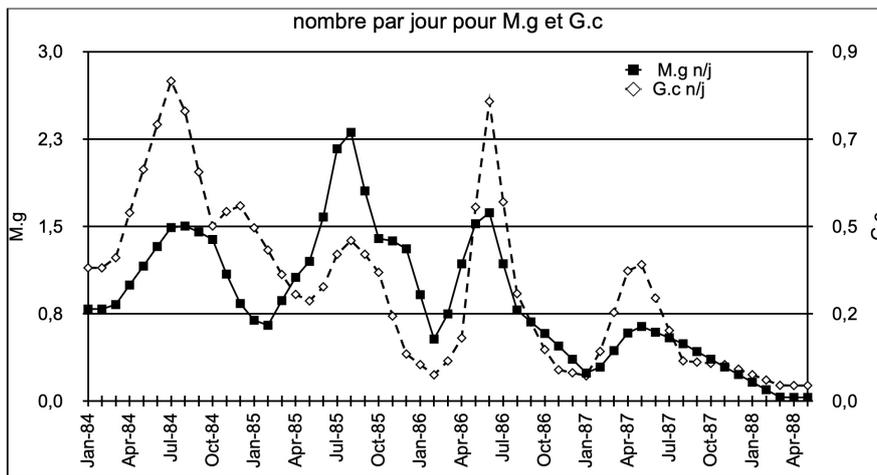


Figure 18. Nombre de grandes mériones (M.g) et de gerbilles champêtres (G.c) capturées par jour (n/j) par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

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.

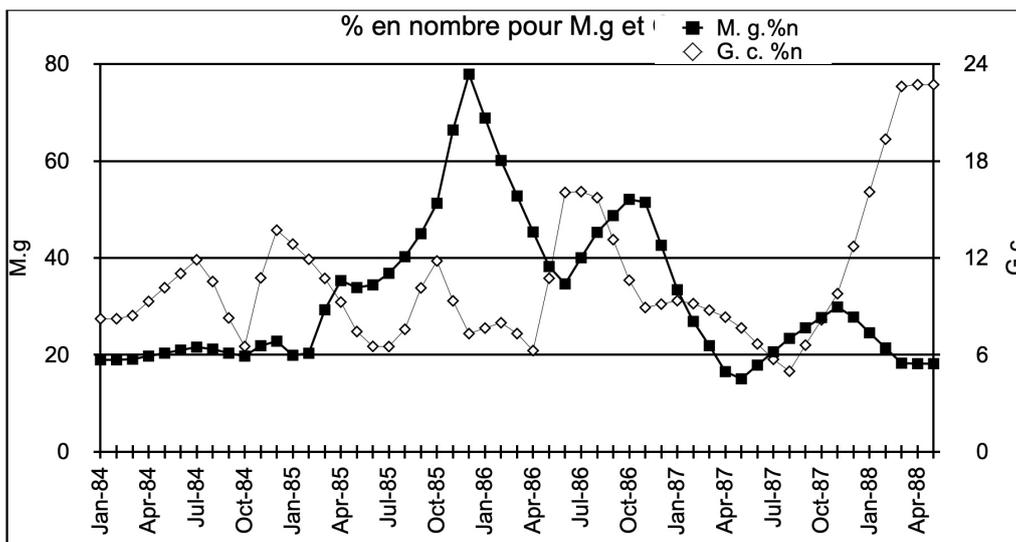


Figure 19. Pourcentage (%n) de grandes mériones (M.g) et de gerbilles champêtres (G.c) dans les proies capturées par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

M.g classes d'âge en %n

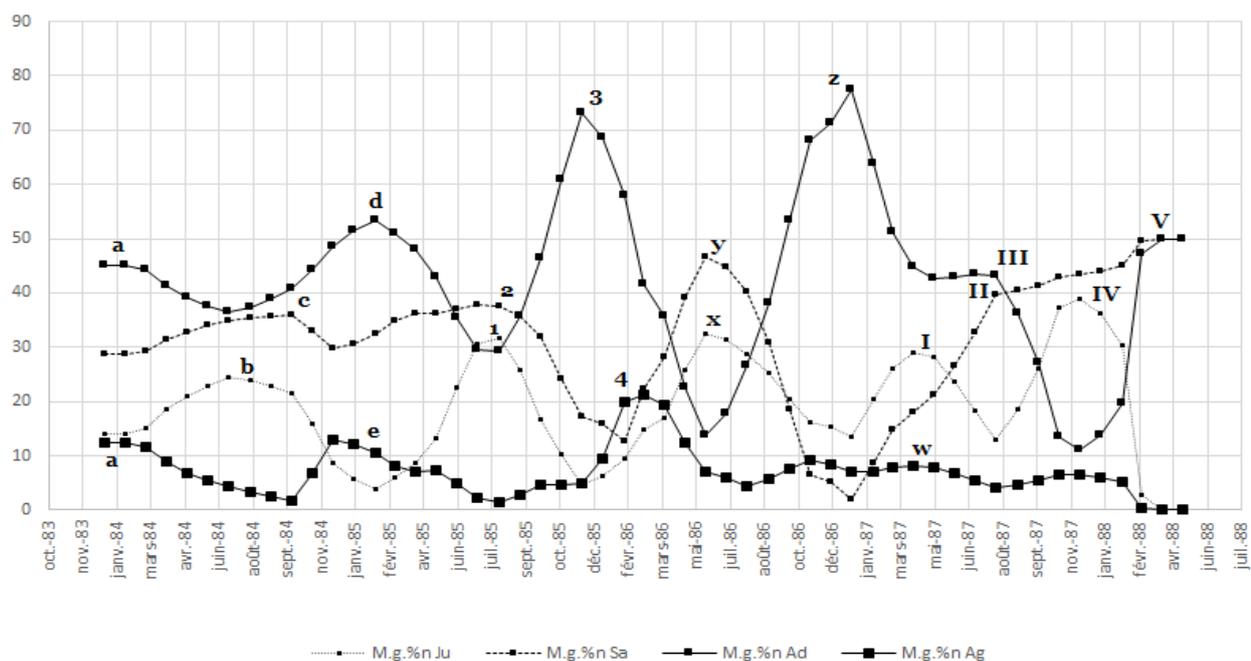


Figure 20.

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

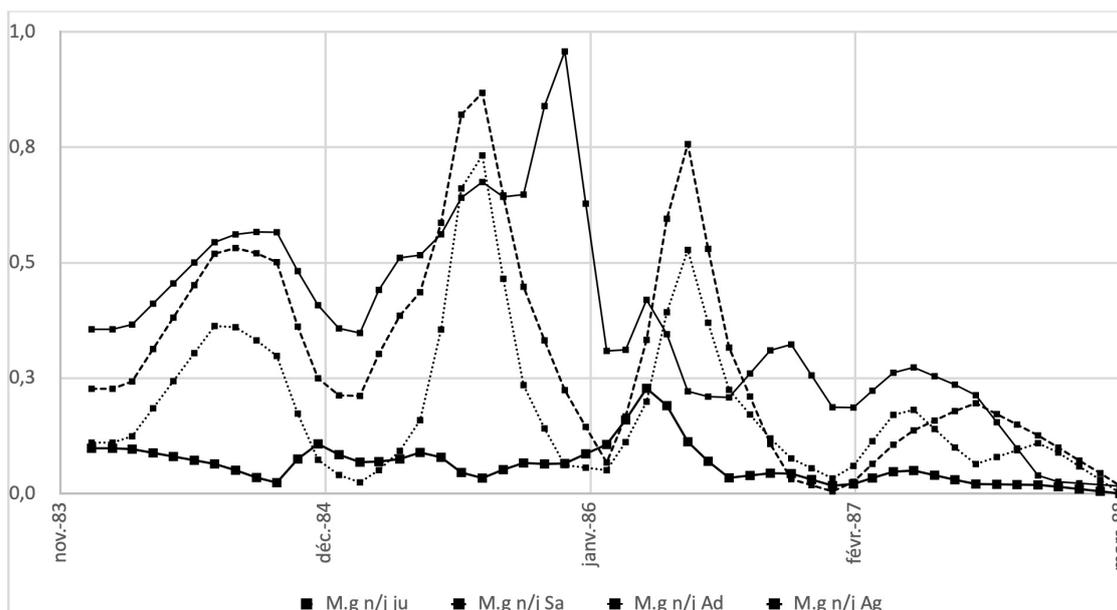


Figure 21.

Nombre de grandes mériones (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 mériones-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).

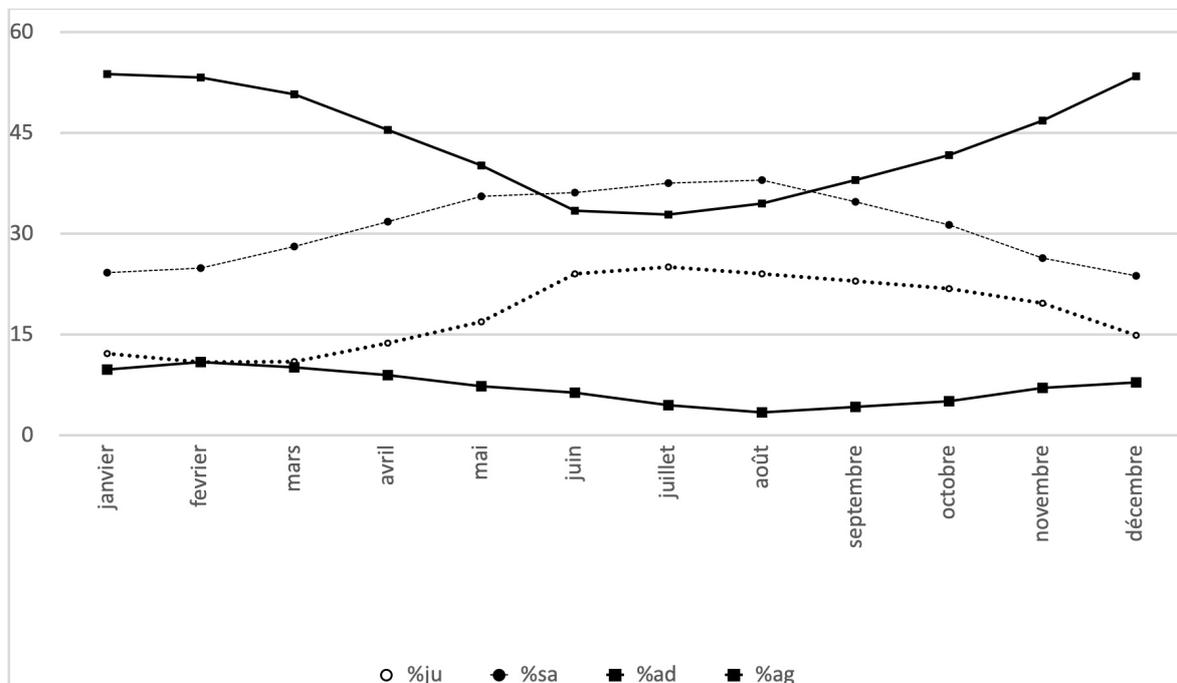


Figure 22.

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 %),

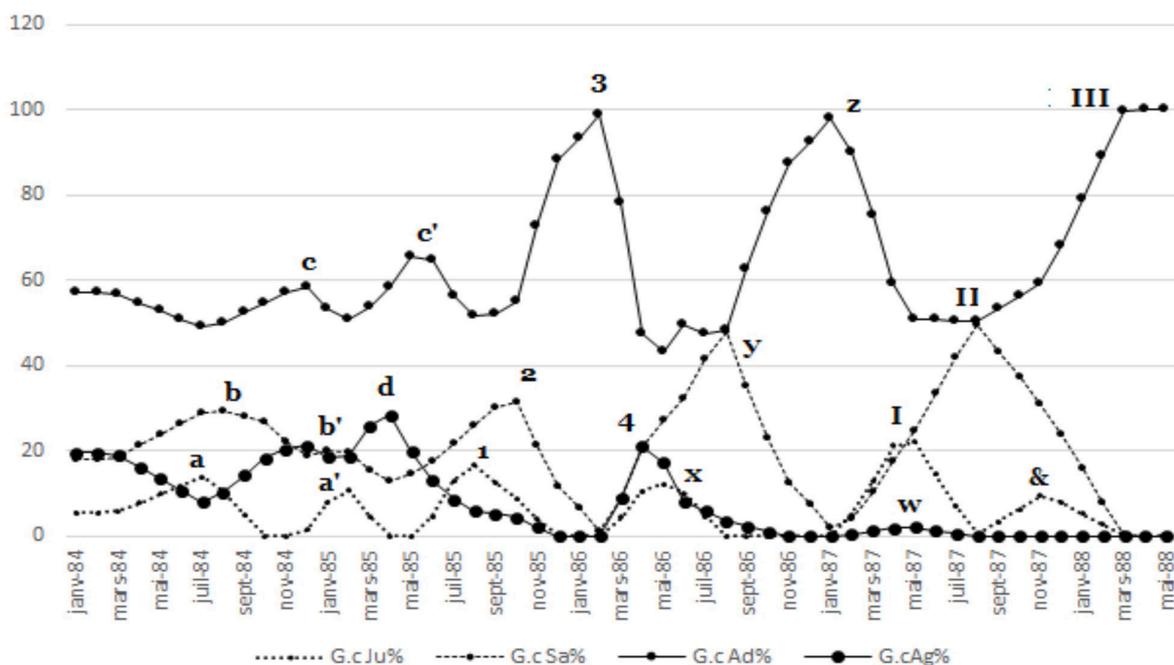


Figure 23.

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.

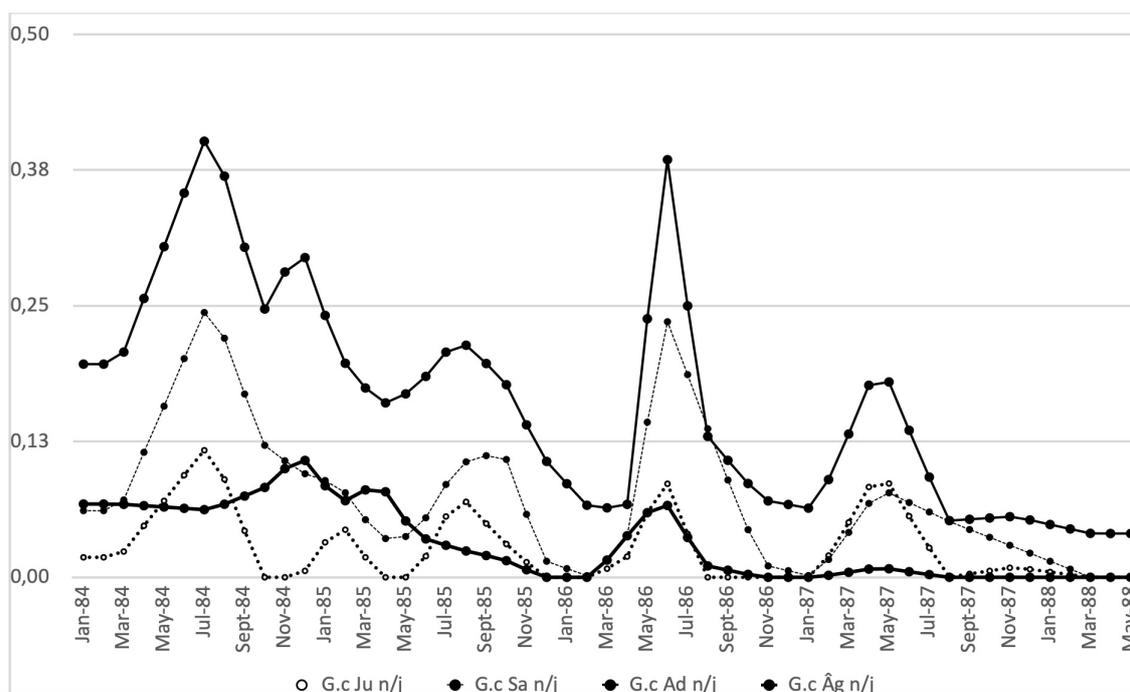


Figure 24.

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

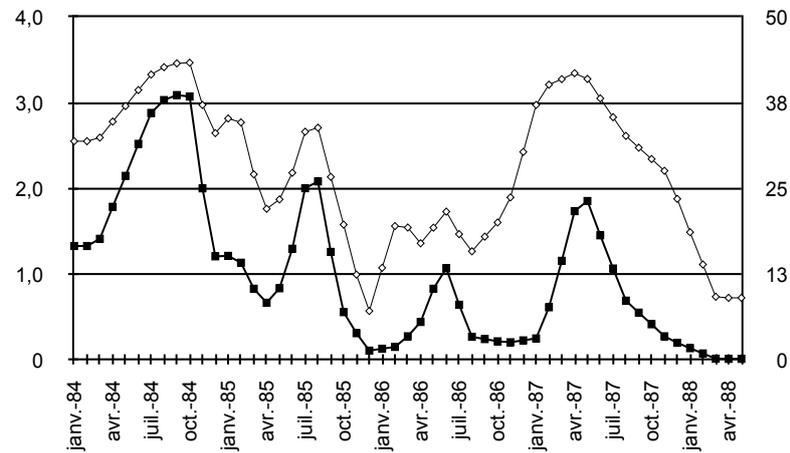


Figure 25. Nombre de *Buthus occitanus* (B.o) capturées par jour (n/j) par le Grand-duc ascalaphe pour chaque mois pendant les quatre années de suivi.

(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-SAÏD 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

Sénégal : le Parc National des Oiseaux du Djoudj, un réservoir de biodiversité conservé en intégrant les besoins des populations locales.

Par **Patrick TRIPLET** (Institut européen pour la conservation des oiseaux migrateurs et de leurs habitats ; Patrick.triplet1@orange.fr)
Seydina Issa SYLLA ; (issawet@gmail.com)



Résumé

Le Parc National des Oiseaux du Djoudj (PNOD) figure parmi les plus grands quartiers d'hivernage des espèces d'oiseaux d'eau paléarctiques en Afrique. Dans le delta du fleuve Sénégal fortement modifié par la gestion hydraulique et le développement de la riziculture, il constitue une enclave ayant conservé de nombreux aspects naturels. La richesse et la diversité des espèces, la facilité d'accès et les conditions de circulation en font un site important pour la découverte des oiseaux. Le PNOD souffre cependant de menaces à court terme (développement de la végétation aquatique) et à long terme (comblement progressif des plans d'eau. La mise en œuvre d'actions prévues dans le cadre du plan de gestion vise au moins à prolonger de quelques décennies le fonctionnement actuel du site. Longtemps rejetées, les populations locales jouent désormais un rôle important dans la gestion et profitent des bénéfices générés par le parc et son exploitation.

Introduction

Le delta du fleuve Sénégal, quartier d'hivernage majeur et d'importance internationale pour de nombreuses espèces d'oiseaux d'eau, tire aujourd'hui l'essentiel de son attrait du Parc National des Oiseaux du Djoudj (PNOD) où, grâce à la conservation de zones humides naturelles, se concentrent d'octobre à avril d'importants effectifs d'oiseaux d'eau d'une multitude d'espèces, tant paléarctiques qu'afro-tropicales (Figure 1).

Le PNOD est également un des moteurs de l'économie touristique de la région de Saint-Louis, avec des visiteurs venus d'Europe et d'Amérique du Nord, voire d'Asie, pour profiter d'un des rares sites au monde où des effectifs de plusieurs centaines de milliers d'oiseaux peuvent être observés par le plus grand nombre en toute sécurité et sans avoir besoin de parcourir de longues distances de pistes.

Sa création en 1971 a été motivée par

le souci des autorités sénégalaises et d'organisations internationales de conservation de la nature de mettre en défens un sanctuaire naturel d'hivernage pour plusieurs centaines d'espèces, regroupant parfois des centaines de milliers d'individus. Depuis la fin de l'année 2005, des efforts considérables ont été entrepris afin de remédier aux problèmes environnementaux qui ont émergé, en particulier à la suite de la fermeture du barrage de Diama. Ce barrage, situé sur le fleuve Sénégal à 27 km en amont de Saint-Louis, a été mis en service en 1986. Le niveau de retenue a ensuite été considérablement élevé à partir de 1992 avec le rehaussement des digues de la rive gauche. Les modifications fondamentales du régime hydrique du fleuve ont constitué un élément initiateur ou accélérateur de dérèglements écologiques importants.

Les efforts consentis pour atténuer ces changements ont permis au PNOD de retrouver sa place dans le concert des sites d'intérêt majeur au plan international.

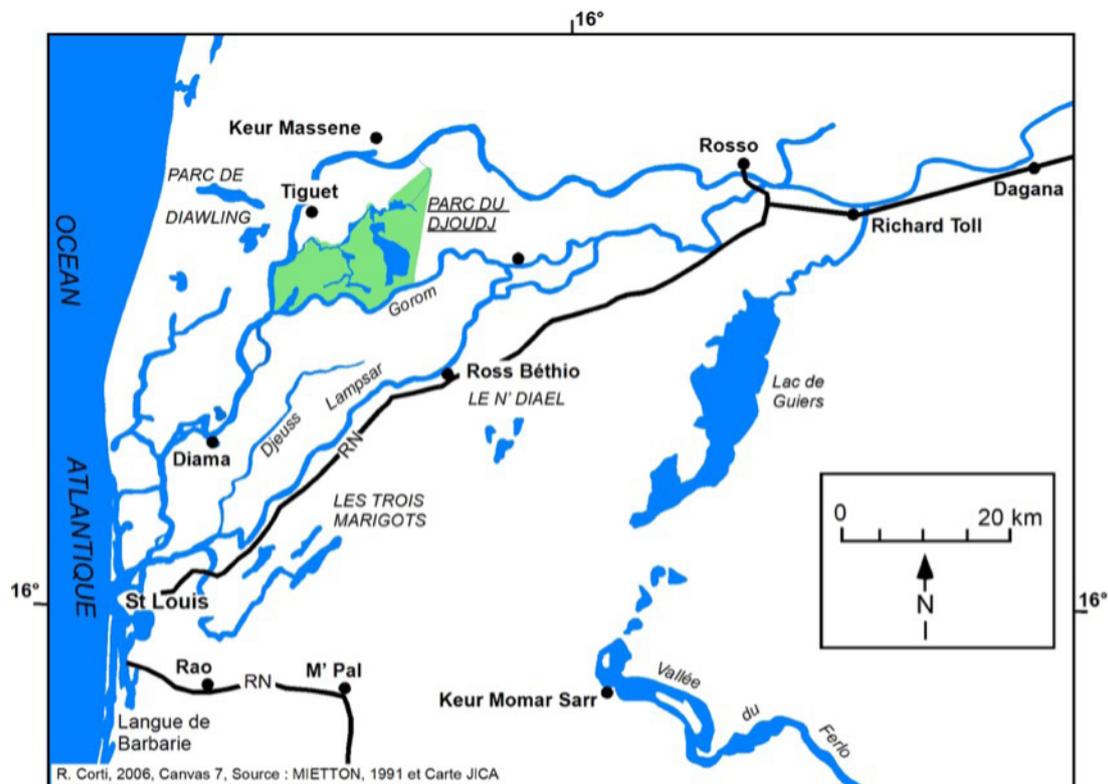


Figure 1. Localisation du Parc National des Oiseaux du Djoudj dans le delta du fleuve Sénégal.

Le site

Description générale

Le PNOD a été créé par décret en avril 1971. Sa superficie est passée de 12000 à 16000 hectares par un décret supplémentaire de décembre 1975. Une zone tampon de 1 km de large ceinture le noyau central à l'exception de sa limite naturelle ouest constituée par le fleuve Sénégal. Elle couvre une superficie de 6423 hectares, formant ainsi avec le noyau central un complexe protégé totalement ou partiellement d'une superficie de 22423 hectares (Figure 2). Il se présente sous la forme d'un ensemble de terres basses, sans relief marqué. Les terrains qui le constituent sont récents et résultent de l'action simultanée du fleuve (alluvions), de la mer et du vent. L'ensemble est parcouru d'un réseau de marigots.

L'inscription du PNOD comme site Ramsar (Zone humide d'importance internationale) en 1977 montre la richesse ornithologique de la zone humide qu'elle constitue. De plus, son exemplarité comme échantillon unique du delta du fleuve Sénégal lui confère une valeur écologique universelle exceptionnelle, ce qui lui a valu son inscription comme site du Patrimoine mondial naturel de l'UNESCO depuis 1981.

Le PNOD constitue, par ailleurs, un des noyaux centraux de la Réserve de Biosphère Transfrontière du Delta du Fleuve Sénégal (RBTDS), créée en juin 2005 avec l'ensemble des parcs, réserves et aires marines protégées (AMP) du nord Sénégal ainsi que le Parc National du Diawling et le Chott Boul dans la partie mauritanienne.

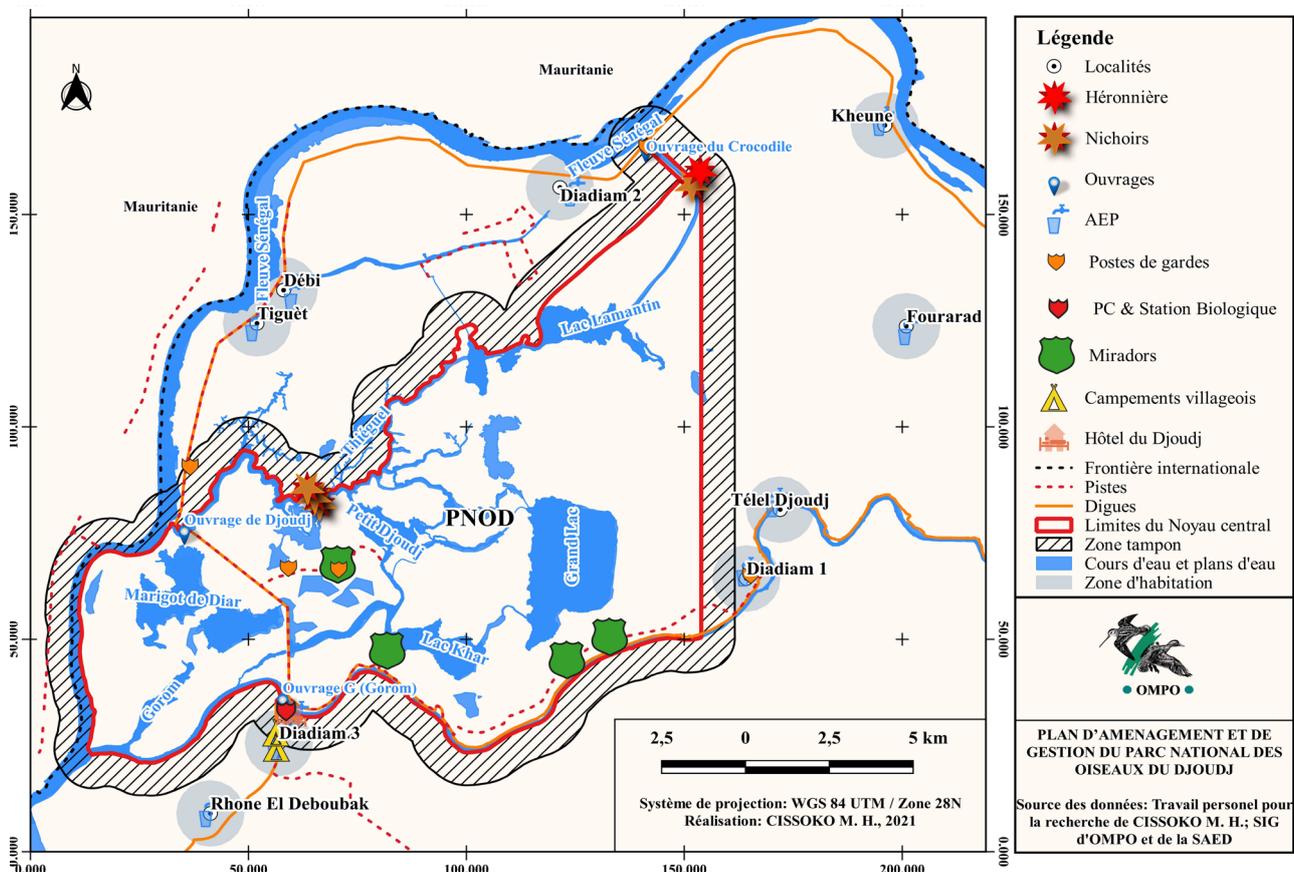


Figure 2. Limites du noyau central et de la zone tampon du PNOD (source : Direction des Parcs Nationaux, modifié).

L'intensification de la mise en valeur des terres sous forme de périmètres rizicoles constitue l'une des causes principales de la dégradation de l'environnement naturel du Delta (Figure 3). La pratique de la riziculture a démarré en 1964 avec la Mission d'Aménagement du Fleuve Sénégal. Depuis lors, elle a pris de l'ampleur avec l'avènement des grands aménagements hydro-agricoles, notamment dans le cadre du projet « En route vers l'autosuffisance alimentaire en riz en 2017 » relatif au programme national de développement, Plan Sénégal Emergent (PSE).

Les derniers aménagements hydro-agricoles, notamment la construction sur le fleuve Sénégal des barrages de Diama en amont de Saint-Louis et de Manantali au Mali, n'ont pas manqué d'induire des changements profonds sur le plan hydrologique (modification du régime

du fleuve et modification de la qualité des eaux), économique (développement exponentiel de la riziculture, non prise en compte des aspects de drainage dans les aménagements, eutrophisation, apparition de plusieurs espèces végétales à caractère envahissant, etc.). Les superficies emblavées sont passées de 5500 ha entre 1974 et 1984 à 16966 ha entre 1985 et 1995 pour se situer à 22466 ha entre 1996 et 2016.

Dans la plus grande illégalité, des rizières ont empiété sur la zone tampon et occupent aujourd'hui plus de 20% de sa superficie. Les eaux de drainage des rizières situées dans les parties Est, Nord et Centre-Ouest du parc étaient rejetées jusqu'en 2020 dans des canaux qui se déversent dans le parc (Figure 4), apportant des fertilisants qui favorisent notamment le développement excessif des typhas (TRIPILET et al., 2018).

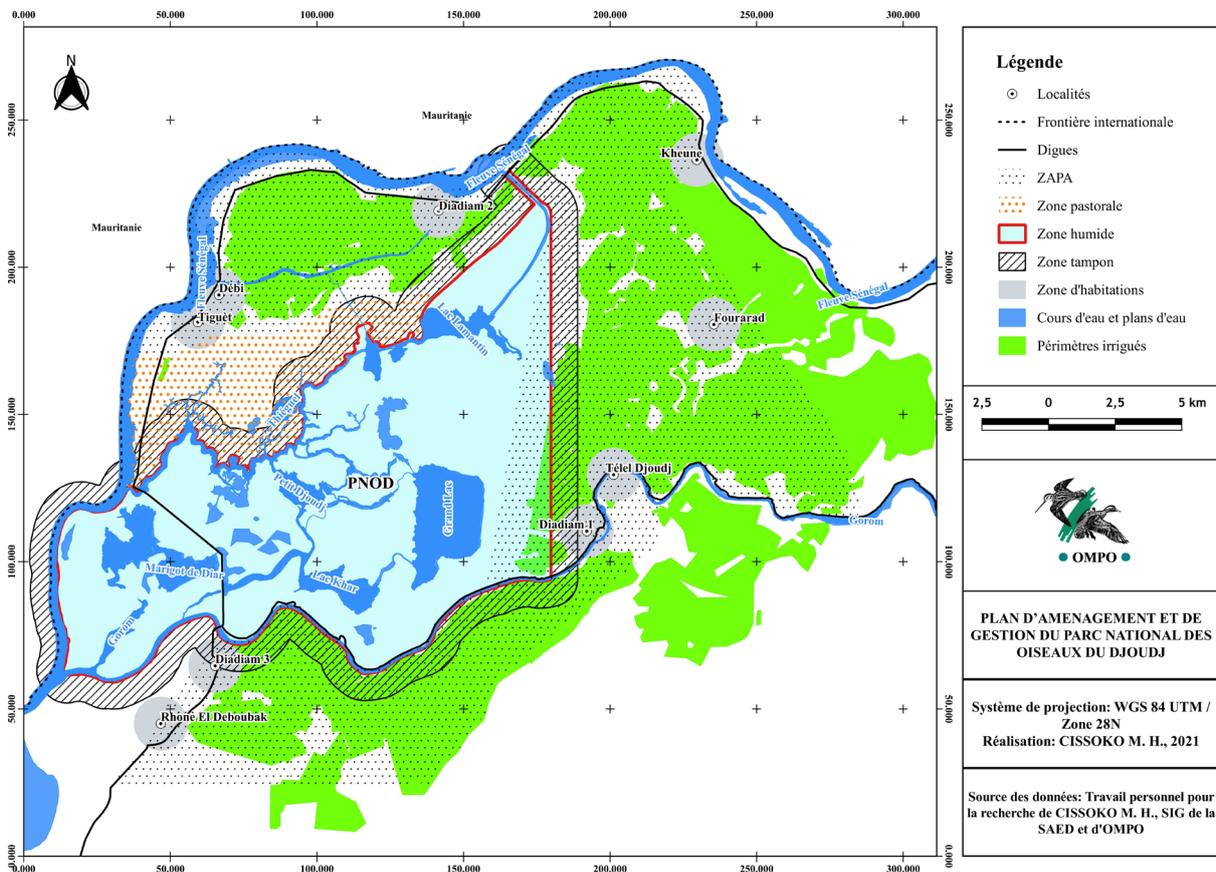


Figure 3. Encerclement du PNOD par l'agriculture..

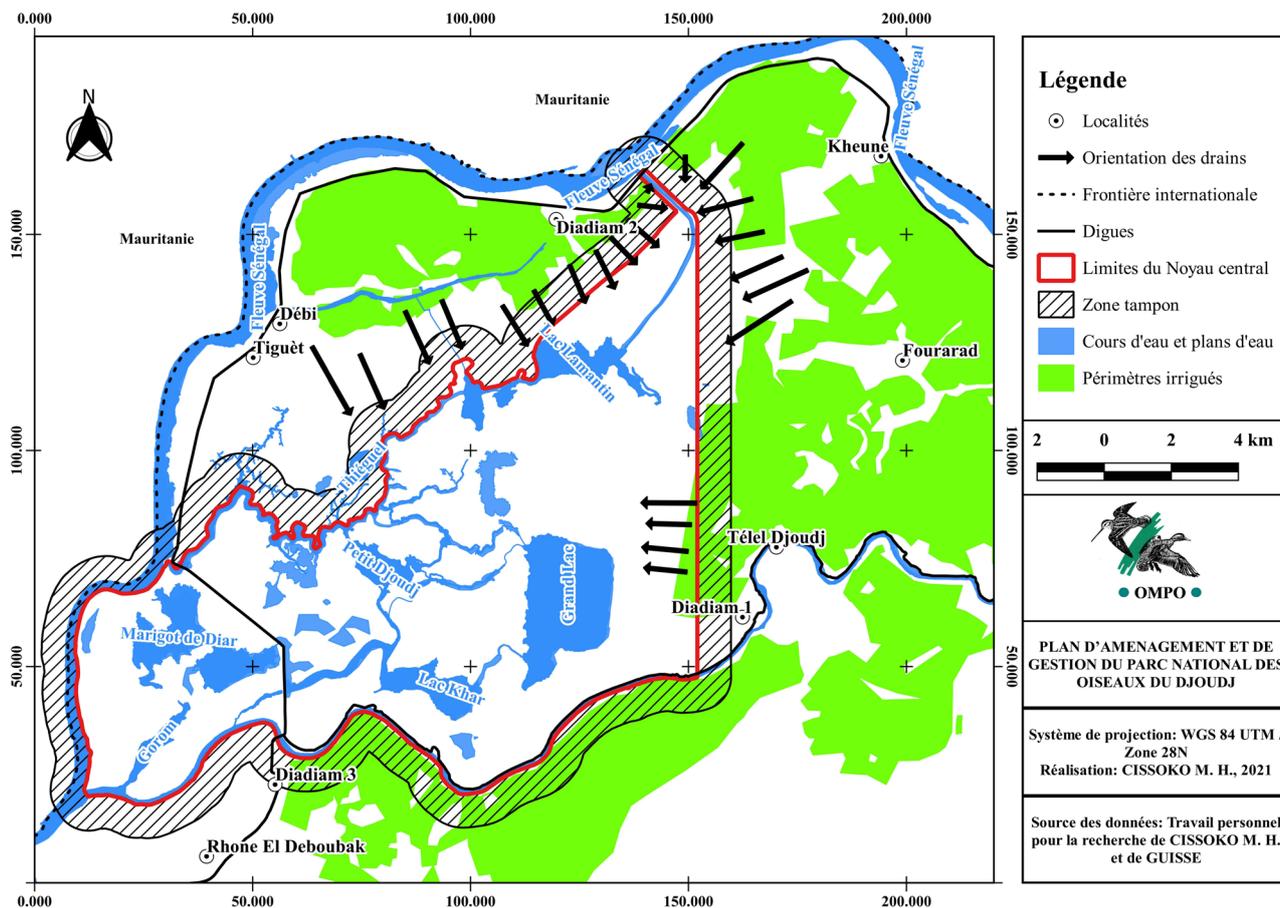


Figure 4. Représentation des entrées d'effluents agricoles dans le parc (GUISSE, 2016).

La diminution des pâturages en périphérie, en raison de la création de rizières, augmente la pression des troupeaux de bovins que les éleveurs n'hésitent pas à faire entrer dans le parc en toutes saisons, alors que par tolérance, les bovins ne sont acceptés qu'entre avril et juillet, pour l'entretien de la végétation sèche.

La sédimentation

Les eaux entrant par les ouvrages donnant sur le fleuve Sénégal sont chargées de matériaux fins qui sédimentent et exhausent les fonds progressivement. Le vent apporte également, chaque année, de grandes quantités de matériaux dans les lacs et les marigots. Un atterrissement (ensablement important et développement de végétation terrestre) est ainsi noté au niveau du grand Lac, qui se traduit par

une diminution des superficies d'eau libre accessibles aux Anatidés, Pélicans et grands échassiers tels que les Flamants roses). La présence d'un mirador à plus de 500 mètres de l'eau démontre un recul de l'eau de près de 10 mètres par an. La sédimentation atteint 3,5 cm par an et ce lac sera comblé, à ce rythme, d'ici 30 ans, ne permettant plus le stationnement des centaines de milliers de canards qui s'y remettent chaque période diurne de l'hiver européen. Du plan d'eau il ne restera alors que les zones les plus profondes dans un marais qui aura d'autres fonctions pour d'autres espèces.

Le développement de la végétation

Les niveaux d'eau très hauts du fleuve en amont du barrage empêchent

l'assèchement, pourtant naturel et nécessaire pour un fonctionnement normal de l'écosystème) saisonnier du site, adoucissent les eaux et favorisent le développement de la végétation et notamment des espèces considérées comme envahissantes.

La stagnation et l'adoucissement des eaux douces ont permis l'apparition et le développement d'espèces exogènes : *Salvinia molesta*, *Pistia stratiotes*, qui ont heureusement été contrées par la lutte biologique reposant sur l'utilisation d'insectes prédateurs spécialisés. Cependant, un mal plus insidieux menace le parc à long terme. Il s'agit du développement des espèces végétales locales sur lesquelles la lutte biologique n'a pas d'effet. Ces espèces sont nombreuses et favorisées par des conditions

écologiques modifiées par l'Homme. Comme dans l'ensemble de la vallée du Sénégal, le typha (*Typha domingensis*) a envahi les marigots et les dépressions peu profondes, ce qui nécessite un contrôle constant afin de faciliter les écoulements en enlevant, chaque année, une partie des bouchons occasionnés par l'accumulation de la matière organique de ces typhas. Les plans d'eau sont progressivement fractionnés par des tamaris qui, en diminuant la surface d'eau libre, empêchent l'accueil et l'alimentation des anatidés. Le contrôle de la prolifération des typhas est une des actions innovantes qui permet de montrer aux populations locales qu'un parc national peut les aider au plan financier par l'embauche chaque année de volontaires pour couper cette végétation.



© Patrick TRIPILET

Bord de la digue, montrant la végétation morte de tamaris. Les dépôts blancs correspondent à des graines ailées de typhas.

Les actions entreprises

Les plans de gestion 2017-2021 et 2022-2026 ont mis en évidence ces menaces à court, moyen et long terme et insisté sur la nécessité d'entreprendre des actions dans un délai le plus rapproché possible afin de freiner voire de stopper le processus de comblement des plans d'eau.

Grâce à un financement apporté par le ministère de l'environnement, du climat et du développement durable du Grand-Duché de Luxembourg, il a été possible de créer en 2020 un canal périphérique au parc afin d'empêcher les entrées d'eau chargées de polluants et d'engrais en provenance des rizières dans le parc. Pour réduire ou éviter les tensions, son tracé sur près de 40 km a tenu compte des rizières et les exclut de la zone protégée (TRIPLET et al., 2021). Depuis cette année,

plus aucune eau polluée n'entre dans le parc. Contrairement aux craintes initiales, ce canal est suffisamment profond pour ne pas déborder et les eaux polluées ne rejoindront pas l'océan mais s'infiltreront dans le sol qui ne fournit pas d'eau potable, ce qui évite donc les pollutions dans les zones exploitées par les communautés locales.

Une partie importante du site, le lac du Lamantin, alimenté par le canal du Crocodile, n'était plus accessible depuis plus de vingt ans en raison du développement de la végétation. Un nouveau financement luxembourgeois a permis, au cours de la saison sèche 2023, de curer le canal sur 8 km, sans pour autant détruire les arbres utilisés par une héronnière. Ceci devrait donc permettre d'accéder de nouveau à ce lac et d'affiner les résultats des dénombrements.



© Patrick TRIPLET

Salinité en surface, interdisant toute forme de vie.

Comme l'indique le plan de gestion 2022-2026 (DIAGNE *et al.*, 2021), une opération de curage, destinée à diminuer la profondeur des sédiments sur de vastes surfaces (500 ha) est désormais à l'étude et, si l'ensemble des contraintes sont levées, le grand Lac devrait voir son existence prolongée de quelques dizaines d'années, ce qui est autant de gagné pour les populations d'oiseaux d'eau.

La participation des communautés locales

Le Parc National des Oiseaux du Djoudj a été créé dans la douleur, avec le déplacement de deux villages et une rancœur tenace qui laisse encore quelques traces actuellement. Le décret de création est très clair, aucune activité autre que la découverte de la nature n'y est possible. Exit donc le pâturage, la pêche, la coupe de bois, toutes activités pourtant essentielles à la survie des communautés rurales riveraines du parc. Toutefois, le Plan Quinquennal de Gestion Intégrée de 1995 a souligné pour la première fois la nécessité de prendre en compte la périphérie et d'apporter des solutions à cette situation conflictuelle. C'est à cette époque que fut créé le corps d'écogardes en charge de contribuer, bénévolement la plupart du temps, aux travaux de gestion du parc.

Initialement, les oiseaux d'eau, en particulier les Anatidés, se nourrissent hors du PNOD qu'ils quittent chaque soir pour rejoindre les zones humides périphériques. Le développement des rizières, au détriment des zones humides naturelles, réduit l'accès aux ressources.

Comme les plaines d'inondation du PNOD jouent un rôle devenu essentiel car, avec la régression des zones humides dans la périphérie du parc, il est nécessaire

de veiller à ce que les oiseaux disposent toujours de zones d'alimentation. Depuis le début des années 2000, des financements divers (UNESCO, Convention de Ramsar, Fondation pour les habitats de la Faune sauvage, Fédération départementale des chasseurs de la Somme, Institut européen pour la conservation des oiseaux migrateurs et de leurs habitats, Ministère de l'Environnement, du Climat et du Développement durable du Grand-Duché du Luxembourg), permettent pratiquement chaque année de financer des villageois et écogardes (femmes et hommes) issus des sept villages périphériques pour couper les Tamaris et conserver ainsi des espaces ouverts. Outre le financement à la journée de ces personnes, chacune d'elle est autorisée à prendre le bois pour son usage personnel, ce qui permet à de nombreuses familles de disposer d'un combustible gratuit pour leur autoconsommation car la cuisine autour du parc est toujours faite au bois. Cette façon d'œuvrer a été préférée à l'usage d'engins mécaniques afin de permettre aux populations locales de tirer des revenus du parc national. Ce faisant, cela évite les coupes dans des zones où le reboisement est nécessaire et a permis de dégager désormais plus de 40 ha, et cette opération va se poursuivre en fonction des financements qui seront mis à disposition.

De même, comme l'indique le plan de gestion (DIAGNE *et al.*, 2021), ces communautés peuvent faire paître leur bétail pendant la période délicate d'avant les pluies, entre avril et juillet, et ramasser le poisson piégé dans les flaques d'eau, plutôt que de le laisser pourrir au soleil. Les populations locales tirent ainsi plusieurs avantages du site et voient désormais dans le Parc non plus uniquement une contrainte, mais la garantie qu'elles pourront en sortir des revenus, pourvu qu'elles respectent les règles.

La cueillette des nénuphars

Nymphaea lotus et *Nymphaea maculata* sont les deux espèces de nénuphars identifiées dans les eaux du PNOD. La récolte de leurs graines est pratiquée depuis des temps immémoriaux dans le delta du fleuve et était destinée à l'autoconsommation en période de disette. La reconnaissance des qualités nutritives des graines de nénuphars suscite, depuis quelques années, un engouement pour leur récolte, ce qui a eu pour effet d'en doubler le prix, passant de 5 à 10 euros le kg. Pour les personnes qui récoltent plus ou moins légalement dans le parc et sa périphérie, cela correspond à une sérieuse amélioration de leurs conditions de vie.

Ces graines sont également la base de l'alimentation de nombreuses espèces d'oiseaux, en particulier du Canard

pilet *Anas acuta* et de la Sarcelle d'été *Spatula querquedula*. Il ne peut être envisagé dans un parc national que les ressources naturelles soient collectées pour les êtres humains au détriment des oiseaux. Le projet RESSOURCE cherche à mieux connaître la demande en graines de nénuphars et tente de renverser la tendance de régression des zones humides en transformant des rizières abandonnées en zones productives de graines de nénuphars. Cette phase est encore expérimentale, mais si elle aboutit à un résultat positif, elle permettra d'envisager un partage équitable des ressources alimentaires entre les oiseaux d'eau et les populations humaines locales. Pour le moment, la cueillette se fait sur autorisation et sous contrôle des autorités du parc.



© Patrick TRIPLETT

Ramassage de fruits de nénuphars dont on extrait ensuite les graines.

Valeur ornithologique

Le PNOD accueille, selon les années, environ 300 000 oiseaux d'eau en janvier (minimum 133 000, maximum 568 000, base de données DPN/OMPO/ONCFS¹, TRIPLET *et al.*, 2014 et données inédites). Il se situe en troisième position derrière le delta intérieur du Niger au Mali et le lac Tchad, pour la quantité d'oiseaux d'eau présents en période hivernale dans ce qu'il est convenu d'appeler l'Afrique de l'Ouest (TROLLIET *et al.*, 2007). S'y ajoutent de très nombreux passereaux, dont un effectif important d'Hirondelles de rivage *Riparia riparia*, permettant d'estimer que le site accueille, chaque mois de janvier, plus d'un million d'oiseaux. 328 espèces ont été vues au moins une fois sur le site au cours des 40 dernières années (GUEYE *et al.*, 2017) et le PNOD est d'importance internationale, au titre de la Convention de Ramsar, pour une vingtaine d'entre elles. Les espèces présentes sont principalement originaires d'Afrique et d'Europe mais également d'Asie, et quelques individus égarés d'espèces d'Amérique du Nord. Le PNOD est le site d'hivernage principal, ou tout au moins le seul connu à ce jour, pour le Phragmite aquatique (*Acrocephalus paludicola*) considéré comme le passereau nicheur en Europe le plus menacé au plan mondial (BARGAIN *et al.*, 2008 ; ARBEITER & TEGETMEYER, 2011 ; TEGETMEYER *et al.*, 2014).

Les effectifs d'oiseaux d'eau sont dénombrés chaque mois, mais comme dans de nombreux sites à travers l'hémisphère nord, le dénombrement du 15 janvier, coordonné au plan international par Wetlands International, sert de référence pour évaluer l'abondance des

1 Direction des Parcs Nationaux/Institut européen pour la conservation des oiseaux migrateurs et de leurs habitats/Office National de la Chasse et de la Faune sauvage, devenu Office Français de la Biodiversité.

espèces et la tendance de chacune d'elles au fil du temps. Le Parc est découpé en sept secteurs qui sont chacun dénombrés par une équipe comprenant au minimum 4 personnes, dont un responsable qui est pratiquement le même depuis 1989, ce qui garantit l'application du même protocole depuis cette date. Il n'est pas possible de décrire et de commenter ici la liste exhaustive de l'ensemble des espèces dénombrées le 15 janvier. Seules les plus abondantes sont ici commentées.

Parmi les espèces afro-tropicales, le Dendrocygne veuf (*Dendrocygna viduata*) est le plus abondant (Figure 5) avec un effectif qui avoisine 80 000 individus. La bonne santé de son effectif est probablement liée à sa capacité d'adaptation à la situation locale. Il profite en effet des ressources alimentaires fournies par les rizières où des miroirs (parcelles sur lesquelles le riz ne pousse pas) lui permettent de se nourrir du riz à différents stades de sa croissance. N'étant pas une espèce fortement chassée, il ne craint pas les êtres humains et revient sur ses zones d'alimentation dès qu'il le peut après un dérangement. Il s'agit donc d'une espèce dont l'avenir ne fournit pas d'inquiétude au moins à moyen terme.

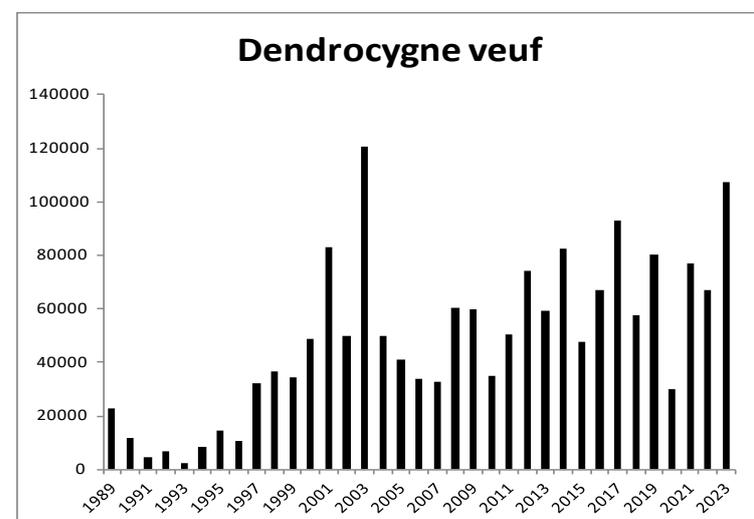


Figure 5. Effectifs de dendrocygnes veufs lors des dénombrements de la mi-janvier, de 1989 à 2023.

Le pic d'effectif du Canard pilet *Anas acuta* (217 392 en janvier 2006) est suivi d'un des effectifs les plus bas de ces trente années de dénombrement (28 026 individus, à peine plus que l'effectif le plus bas de 18 400 oiseaux en 2016 ; **Figure 6**). Le caractère erratique de cette espèce est bien connu et manifestement de mêmes oiseaux peuvent hiverner en Europe une saison hivernale et en Afrique la saison suivante. Les raisons en sont encore mal connues : succès de la reproduction ? conditions météorologiques ? Localement, un lien a été mis en évidence avec le niveau d'inondation des grands plans d'eau utilisés lors du repos diurne. Mais de nombreuses incertitudes demeurent encore quant aux réalités de ces hypothèses d'autant que l'effectif semble pouvoir être divisé en cycles d'abondance et de diminution qui n'ont peut-être pas (qu')une origine locale.

les effectifs sont excessivement réduits, l'effectif minimum ayant été enregistré en 2004 avec 8 968 oiseaux (**Figure 7**).

Ces fluctuations ne signifient pas pour autant des variations des effectifs à un niveau régional ou mondial. Il se peut en effet qu'elles soient liées à l'exploitation de zones apparaissant plus favorables au moment de l'arrivée des oiseaux sur le continent africain et les résultats des dénombrements doivent donc être regardés à l'échelle du continent afin de mieux cerner les éventuelles variations significatives des effectifs. La dispersion des oiseaux le soir est très importante et ne permet pas une étude détaillée de leur exploitation des zones alimentaires. Seule l'analyse des contenus stomacaux a pu mettre en évidence le rôle important des graines de nénuphars dans le régime alimentaire.

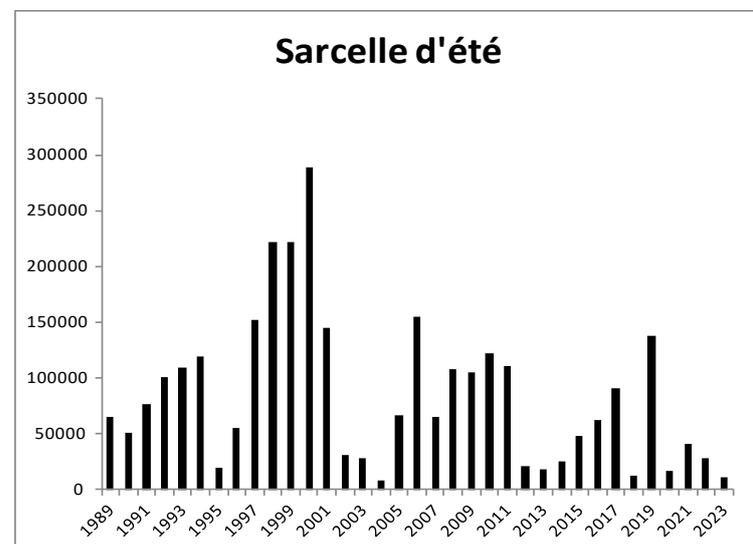
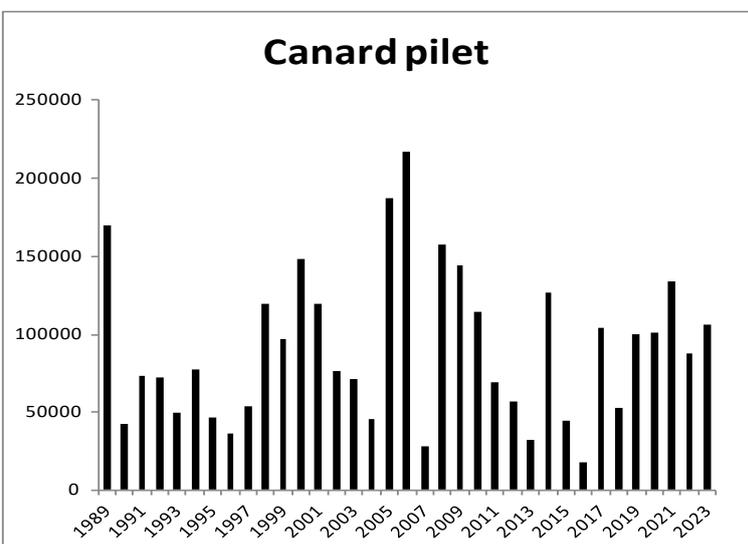


Figure 6. Effectifs de canards pilets lors des dénombrements de la mi-janvier, de 1989 à 2023.

Figure 7. Effectifs de sarcelles d'été lors des dénombrements de la mi-janvier, de 1989 à 2023.

Chez la Sarcelle d'été (*Spatula querquedula*), le pic a été obtenu en 2000 avec 288 000 oiseaux. Depuis cette année, des phases d'abondance alternent avec des années pendant lesquelles

Le site est également fréquenté par le Flamant nain (*Phoeniconaias minor*), (**Figure 8**) dont la population d'Afrique de l'Ouest fréquente le seul bas delta du fleuve Sénégal (rives droite et gauche) (GUEYE et

al., 2017). L'espèce se reproduit de l'autre côté du fleuve, en Mauritanie de manière semble-t-il irrégulière. Quoiqu'il en soit, son effectif séjournant en janvier au PNOD est en augmentation. Ses déplacements avec la Mauritanie sont quotidiens car les oiseaux trouvent de l'autre côté du fleuve les plans d'eau saumâtres où ils recherchent leur nourriture.

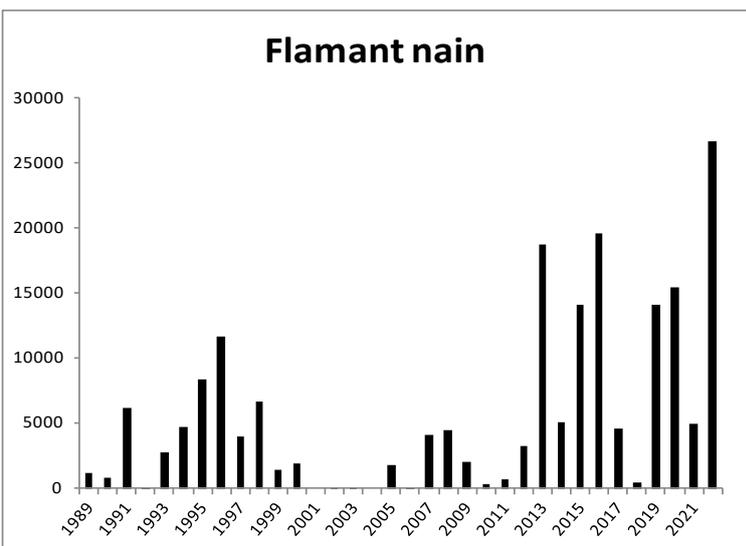


Figure 8. Effectifs de flamants nains lors des dénombrements de la mi-janvier, de 1989 à 2023.

Le Pélican blanc (*Pelecanus onocrotalus*) compte ici 3000 à 4000 couples (Figure 9), mais son effectif réel est difficile à évaluer, tant la concentration d'oiseaux sur l'îlot de reproduction est importante. L'espèce est en grande partie sédentaire, les oiseaux occupant les différents sites restant en eau en dehors de la saison de reproduction, en particulier les lagunes périphériques à Saint-Louis. Une très forte mortalité liée au virus de la grippe aviaire hautement pathogène H5N1 a concerné essentiellement de jeunes oiseaux au début de l'année 2022.

Dix-huit espèces d'oiseaux sont en augmentation au cours de la période 1989-2021, dernière année utilisée dans le calcul des tendances), 10 sont en diminution dont

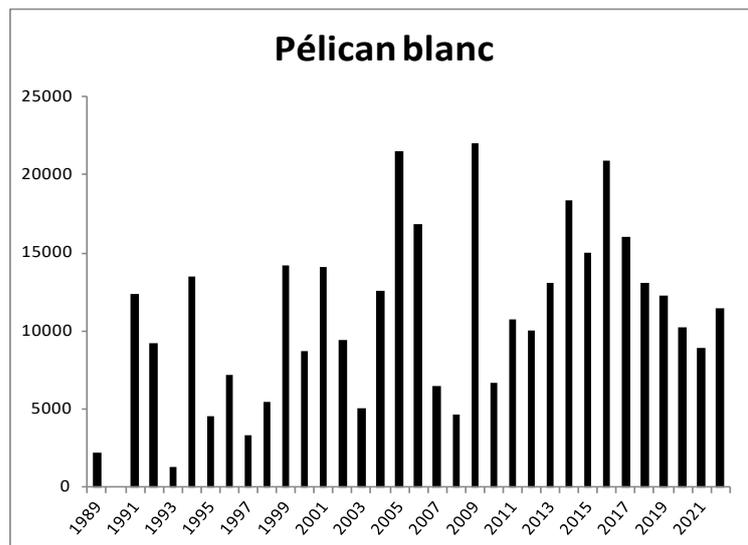


Figure 9. Effectifs de pélicans blancs lors des dénombrements de la mi-janvier, de 1989 à 2023.

une seule d'origine africaine (le Canard à bosse) et 79 sont stables ou présentent des fluctuations. L'analyse, en cours, des effectifs sur les autres mois, ne montre pas plus de tendances négatives.

La diminution des effectifs des neuf espèces paléarctiques s'explique de différentes façons :

Le Canard siffleur, la Sarcelle d'hiver, le Canard souchet, le Fuligule milouin, le Fuligule morillon pourraient profiter de l'adoucissement des hivers en Europe qui inciterait les oiseaux à se déplacer sur de moins grandes distances.

La Sarcelle d'été montre une diminution importante mais non significative sur le long terme. Il est possible que cette diminution soit le résultat de la compétition en sa défaveur avec le Canard pilet qui partage la même ressource alimentaire principale, les graines de nénuphars.

La diminution importante des effectifs de Combattant varié et de Barge à queue noire a été attribuée au changement dans la récolte de riz, avec une coupe plus proche des épis que par le passé, laissant ainsi des chaumes trop hauts et impénétrables pour ces oiseaux.

Les espèces en augmentation non significative :

Anserelle naine ; Pélican gris ; Bihoreau gris ; Crabier chevelu ; Héron garde-bœufs ; Tantale ibis ; Ibis falcinelle ; Ibis sacré ; Flamant nain ; Râle à bec jaune ; Jacana à poitrine dorée ; Avocette élégante ; Pluvier pâtre ; Chevalier sylvain ; Mouette à tête grise.

Les espèces en augmentation significative :

Cormoran africain ; Anhinga d'Afrique ; Échasse blanche.

Les espèces en diminution non significative :

Canard à bosse ; Canard siffleur ; Sarcelle d'hiver ; Sarcelle d'été ; Fuligule milouin ; Fuligule nyroca ; Fuligule morillon ; Combattant varié ; Barge à queue noire.

L'espèce en diminution significative :

Canard souchet.

Les espèces présentant des fluctuations :

Dendrocygne fauve ; Dendrocygne veuf ; Oulette d'Égypte ; Oie-armée de Gambie ; Canard pilet ; Grèbe castagneux ; Aigrette ardoisée ; Aigrette à gorge blanche ; Cigogne blanche ; Spatule d'Afrique ; Flamant rose ; Cigogne noire ; Gallinule poule-d'eau ; Foulque macroule ; Rhynchée peinte ; Glaréole à collier ; Petit gravelot ; Grand Gravelot ; Bécasseau minute ; Bécasseau cocorli ; Bécasseau variable ; Chevalier arlequin ; Chevalier gambette ; Chevalier stagnatile ; Chevalier aboyeur ; Chevalier cul-blanc ; Chevalier guignette ; Goéland railleur ; Goéland brun ; Sterne naine ; Sterne hansel ; Sterne caspienne ; Guifette moustac ; Guifette leucoptère ; Sterne caugek.

Les espèces aux effectifs stables :

Cormoran à poitrine blanche ; Pélican blanc ; Aigrette garzette ; Aigrette intermédiaire ; Héron

cendré ; Héron pourpré ; Spatule d'Europe ; Talève d'Afrique ; Grue couronnée ; Oedicnème du Sénégal ; Vanneau à éperons.

Les espèces au statut indéfini en raison de leur rareté sur le site :

Tadorne de Belon ; Canard d'Amérique ; Canard chipeau ; Marmaronette marbrée ; Grèbe à cou noir ; Héron strié ; Héron mélanocéphale ; Héron pâle ; Héron goliath ; Ombrette africaine ; Jabiru d'Afrique ; Marabout d'Afrique ; Courvite isabelle ; Gravelot à collier interrompu ; Gravelot de Leschenault ; Pluvier doré ; Pluvier argenté ; Vanneau du Sénégal ; Vanneau huppé ; Bécasseau maubèche ; Bécasseau sanderling ; Bécasseau de Temminck ; Bécassine sourde ; Bécassine des marais ; Barge rousse ; Courlis corlieu ; Courlis cendré ; Tournepière à collier ; Mouette rieuse ; Goéland leucophée ; Guifette noire ; Sterne royale.

En conclusion

Le Parc du Djoudj ne peut se permettre une diminution de ses possibilités d'accueillir des oiseaux d'eau, tant en ce qui concerne sa fonction de remise que sa fonction de gagnage. En effet, les études menées depuis 1989 mettent en évidence son rôle prépondérant dans les stationnements diurnes et comme zone de gagnage pour de nombreuses espèces d'oiseaux d'eau dans les zones de faible inondation riches en nénuphars. Ceci est d'autant plus important que les zones humides périphériques sont fortement menacées par l'assèchement (par blocage des voies d'eau) ou par la reconversion des espaces naturels pour des raisons économiques.

Le parc doit donc sauvegarder voire restaurer ses zones humides et sa possibilité d'accueillir des oiseaux. Il faut pour cela que les zones humides fonctionnent normalement, que les milieux aquatiques ne soit pas affectés par le développement d'espèces végétales envahissantes et que des solutions soient apportées pour éviter que la sédimentation ne réduisent les surfaces d'eau libre et la capacité d'accueil des oiseaux.

Les plans de gestion 2017-2021 et 2022-2026 proposent des solutions qui permettent de remédier à l'essentiel des menaces. Le coût de leur application est estimé à quelques 2,7 millions d'euros, une somme importante mais nécessaire pour garantir que les canards paléarctiques et afro-tropicaux, les flamants roses et nains et le Phragmite aquatique trouvent encore dans les années à venir les conditions propices à leur séjour.

Au regard de ces enjeux, la concertation et la coopération entre tous les acteurs, bénéficiaires, décideurs et bailleurs restent primordiales pour assurer un avenir radieux au PNOD et des conditions viables aux nombreux oiseaux d'eau qu'il accueille.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Projet RESSOURCE (Renforcement d'Expertise au Sud du Sahara sur les Oiseaux et leur Utilisation Rationnelle en faveur des Communautés et de leur Environnement ; Voir <https://www.swm-programme.info/fr/ressource-project>) co-financé par le Fonds Français pour l'Environnement Mondial (FFEM) et la Commission Européenne à travers le Programme de gestion durable

de la faune sauvage (SWMP – Sustainable Wildlife Management Programme). Les opinions qui y sont exprimées ne doivent en aucun cas être considérées comme reflétant la position officielle du FFEM ou de l'Union européenne. Grands mercis à Bruno Portier, coordinateur du projet, pour ses utiles commentaires.

Bibliographie

ARBEITER S. & TEGETMEYER C. 2011. Home range and habitat use by the Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* on their wintering grounds in Northwestern Senegal. *Acta Ornithologica* 46: 117–126.

BARGAIN B., LE NEVE A. ET GUYOT G. 2008. Première zone d'hivernage du Phragmite aquatique *Acrocephalus paludicola* découverte en Afrique. *Ornithos*. 6 : 411–425.

DIAGNE C. GUEYE A. B., GUEYE I., SYLLA S. I., CISSOKO M. H. & TRIPLET P. 2021. Plan d'aménagement et de gestion du Parc National des Oiseaux du Djoudj (2022-2026). Direction des Parcs Nationaux. 215 p.

GUEYE I., KANE M. D., SYLLA S. I., TRIPLET P. 2017. Plan d'aménagement et de gestion du Parc National des Oiseaux du Djoudj (2017-2021). Direction des Parcs Nationaux, Tropis. 150 p.

GUISSE S. S. 2016. Effets de la riziculture sur le fonctionnement écologique du Parc National des Oiseaux du Djoudj (PNOD). Mémoire de Master ISFAR/UT, 80 p.

NOBA K., MBAYE M. S., COUNDOUL M., KANE A., HANE P. D., BA N., MBAYE N., GUISSE A., FAYE M. N. & BA A. T. 2010. La flore du Parc national des oiseaux de Djoudj – une zone humide du Sénégal. *Sécheresse* 21: 71-78.

TEGETMEYER C., FRICK A. & N. SEIFERT 2014. Modelling habitat suitability in the Aquatic Warbler wintering ground Djoudj National Park in Senegal. *The Ostrich*. p: 57-66.

TRIPLET P., SCHRICKE V. & TRECA B. 1995. L'exploitation de la Basse Vallée du Sénégal par les anatidés paléarctiques.

Une actualisation des données. *Alauda*, 63(1) : 15-24.

TRIPLET P., DIOP I., SYLLA S. I., SCHRICKE V. 2014. Les oiseaux d'eau dans le delta du fleuve Sénégal (rive gauche). Bilan de 25 années de dénombrements hivernaux (mi-janvier 1989-2014). OMPO, ONCFS, DPN, SMBS, 125 p.

TRIPLET P., GUEYE I. & GUISSÉ S. S. 2018. Sénégal : le Parc national des oiseaux du Djoudj, un monument naturel menacé. *Faune sauvage* 319 : 43-48.

TRIPLET P., SYLLA S. I., ORIGER C. 2021. La nécessité de la coopération internationale pour la sauvegarde du Parc National des Oiseaux du Djoudj (Sénégal). Liaison Énergie-Francophonie. 2021. 4 p.

TROLLET B., GIRARD O., BENMERGUI M., SCHRICKE V. & TRIPLET P. 2007. Oiseaux d'eau en Afrique subsaharienne. Bilan des dénombrements de janvier 2006. *Faune Sauvage* 279 : 4-11.

Pour citer cet article :

TRIPLET, P. & S. ISSA SYLLA. 2023. Sénégal : le Parc National des Oiseaux du Djoudj, un réservoir de biodiversité conservé en intégrant les besoins des populations locales. *Plume de Naturalistes* 7 : 195-210.

ISSN 2607-0510

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



© Patrick TRIPILET

Sur un comportement adaptatif inédit du Lézard des murailles *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (Squamata : Lacertidae) dans un jardin Toulousain en conditions météorologiques extrêmes lors de l'été 2022.

Par **Pierre-Olivier COCHARD*** (po.cochard@natureo.org)

(* Chargé d'étude entomologie, herpétologie à Nature en Occitanie,
Maison de l'Environnement, 14 rue de Tivoli, 31 000 Toulouse)



Mots-clés : *Podarcis muralis*, frugivorie, stress hydrique, changement climatique, comportement.

Résumé

Le Lézard des murailles est connu pour être occasionnellement frugivore. Pendant les canicules et la sécheresse de l'été 2022, cette espèce a été quotidiennement observée dans un jardin toulousain en train de grimper dans un Pommier d'amour afin d'y attaquer les fruits. Les lézards les ouvraient avec vigueur dans le but d'en lécher le suc, mais sans chercher à manger la pulpe. Sur la même période il a été remarqué que ces lézards étaient également en recherche constante d'eau. Il se pourrait que ce comportement ait été une réponse adaptative pour survivre aux conditions météorologiques extrêmes.

Abstract

On a particular and novel adaptive behavior of the wall lizard Podarcis muralis (Laurenti, 1768) (Squamata: Lacertidae) in a Toulouse garden in extreme weather conditions during the summer of 2022.

The wall lizard is known to be occasionally frugivorous. During the heat waves and the drought of the summer of 2022, this species was daily observed in a Toulouse garden climbing a Jerusalem Cherry in order to attack the fruits. The lizards vigorously opened them in order to lick the juice, without trying to eat anything else. Over the same period it was noticed that these lizards were also in constant search of water. It could be that this behaviour was an adaptative response to extreme weather conditions in a battle to survive.

Key-words: *Podarcis muralis*, frugivory, water stress, climate change, behaviour.

Introduction

Le Lézard des murailles *Podarcis muralis* est une espèce commune et abondante dans une grande partie de la France métropolitaine continentale. Il occupe pratiquement toutes les gammes d'habitats rencontrés en dehors du domaine méditerranéen : rochers littoraux, boisements clairiérés, pelouses sèches comme zones humides (au moins dans le sud), versants rocheux de montagnes parfois à plus de 2000 m d'altitude, voies ferrées, villages ou zones urbaines y compris au cœur des villes, zones industrielles, etc.

De tous les squamates recensés en Occitanie, le lézard des murailles est de

loin l'espèce la plus souvent rencontrée et notée dans les bases de données. On le rencontre quasiment partout et en abondance dans la région, sauf dans une zone au climat thermo-méditerranéen situé dans les plaines entre Perpignan et Béziers, où il n'existe qu'en de rares points (BIODIV-OCCITANIE 2022 ; GENIEZ & CHEYLAN 2012).

Ce petit lézard hyperactif, souvent curieux, a un régime alimentaire essentiellement basé sur les arthropodes. Seuls certains insectes semblent le laisser indifférent, sans doute non comestibles. L'opportunisme du Lézard des murailles est tel qu'il peut aller jusqu'à venir lécher/manger des restes de fruits dans un composteur (obs. pers.) ou, si l'occasion se présente, capturer un très jeune individu de sa propre espèce (obs. pers. ; GENIEZ & CHEYLAN 2012). Plus récemment, des lézards des murailles ont même été observés léchant des fleurs pour en recueillir le nectar (CHEYLAN & RIVIÈRE 2020).

Avec un tel opportunisme, il apparaît que le Lézard des murailles puisse, lorsque des circonstances particulières l'y contraignent, s'adapter de ressources habituellement non consommées. C'est ce qui sera relaté dans le présent article.

Description du lieu des observations

Les observations ont été réalisées dans un jardin du centre-ville de Toulouse (Occitanie, Haute-Garonne). Ce jardin, d'une taille modeste (94 m² en comptant des surfaces minérales), s'intègre toutefois dans un îlot vert plus important, car juxtaposé à plusieurs autres jardins. Il fait l'objet d'une gestion écologique (pas de

produits de traitement, pas d'entretien autre que des coupes ponctuelles manuelles, forte majorité de plantes indigènes). Il est une grande partie du temps ensoleillé, en été de 9h du matin jusqu'à 18h, avec quelques murets, façades fissurées et zones de dalles offrant des conditions xéro-thermophiles. Des tas de bois et tas de pierres, un compost imposant, ont de plus été créés dans ce jardin.

Deux espèces de reptiles s'y rencontrent :

- la tarente de Maurétanie *Tarentola mauritanica*, apparue à la suite de sa colonisation progressive mais rapide dans les rues environnantes. Absente sur la période 2010-2014 dans le jardin, cette espèce fut découverte en juin 2015 avec l'observation d'un individu sub-adulte. Elle est aujourd'hui présente sur tous les pourtours du jardin (murs, tas de bois, derrière des jardinières) pour un total oscillant sans doute entre 10 et 20 adultes. Replacée dans un contexte plus large, l'apparition de la Tarente de Maurétanie dans ce jardin est le fruit d'une expansion généralisée et forte à Toulouse depuis au moins le milieu des années 2000 ;
- le Lézard des murailles *Podarcis muralis*, qui ne survivait qu'en quelques unités au début des années 2010 en raison d'un à deux chats évoluant librement et en permanence dans le jardin, cumulés à des habitats moins favorables, est aujourd'hui estimé à une cinquantaine d'adultes (comptage à vue fin mai 2022), ce qui donne un effet de densité remarquable pour un jardin de centre-ville. Le nombre de lézards a été démultiplié en quelques années à partir du moment où les chats ont disparu du jardin (et des jardins voisins) et où l'offre en abris terrestres

a été augmentée.

Dans les quelques plantes exotiques présentes dans ce jardin, se trouve un pied de *Solanum pseudocapsicum* (assez connu sous le nom vernaculaire de « Pommier d'amour »). Cette espèce originaire d'Amérique du Sud tend à se naturaliser dans les régions d'Europe à climats chauds, avec une extension probable dans les prochaines décennies (TISON & DE FOUCAULT 2014). Ce pied, germé spontanément, est devenu robuste au fil des années (hauteur 130 cm, diamètre environ 80 cm) avec une fructification abondante et étalée sur tout l'été (juin à septembre), tous les ans.

Conditions météorologiques rencontrées pendant l'été 2022

En France, l'été 2022 a été qualifié « d'été de tous les extrêmes » (MÉTÉO-FRANCE 2022), tant les phénomènes violents liés au dérèglement climatique sont restés constants et étendus. La période mai à août 2022 est marquée par des vagues de chaleur successives, une sécheresse absolue (et persistante depuis les saisons précédentes), et ponctuellement de puissants phénomènes d'instabilité.

À Toulouse (données de la station de Toulouse Blagnac, située à 8km au nord-ouest du site d'observation), les principaux faits marquants en matière de chaleur et de sécheresse enregistrés pour les trois mois d'été météorologique (juin à août) peuvent être résumés ainsi (MÉTÉO-OC 2022 ; MÉTÉO-FRANCE 2022) :

- juin : 24 jours du mois voient leurs maximales être supérieures aux

normales, donnant une moyenne des maximales supérieures de 3,5°C à la normale de juin (29,2°C contre 25,7°C normalement), dont 12 jours supérieurs à 30°C incluant 5 jours au-dessus de 35°C (équivalent à juin 2003) et une journée avec 40°C atteints ; environ 40 mm de pluie tombés surtout pendant une période orageuse autour du 23 juin ;

- juillet : 28 jours du mois voient leurs maximales être supérieures aux normales, donnant une moyenne pour 2022 de 32,5°C (normale de 28,2°C), dont 24 jours supérieurs à 30°C incluant 9 jours supérieurs à 35°C (record ex-æquo avec 2006), cumul de 357 heures de soleil (record absolu, ancien record 343 heures en 1975), et moins de 3 mm de pluie, enregistrés en une seule fois le 29 juillet ;
- août : 27 jours du mois voient leurs températures maximales dépasser la normale (28,5°C), les quatre jours « au-dessous » restant tout de même entre

26 et 27°C, et même les températures minimales nocturnes sont chaudes (29 jours supérieurs à la moyenne d'août de 17,1°C, le minimum absolu sera de 15,8°C). Sur les 31 jours du mois, 10 verront leurs températures maximales dépasser les 35°C. Les seules pluies notables du mois (20 mm au total) seront enregistrées en un seul événement, 14 mm le 16 août, les quelques mm restant se répartissant ici là sous forme de précipitations inférieures à 1 mm.

Le volume total des précipitations enregistrés à Toulouse entre le 1^{er} mai et le 31 août s'élève à 66 mm, battant largement le record sur la même période en 2003 de 88 mm.

De juin à août, ce sont au total 24 jours supérieurs à 35°C qui auront été enregistrés à Toulouse (4,9 jours normalement sur les trois mois d'été).

Un résumé des valeurs enregistrées de juin à août 2022 à Toulouse est présenté dans le **Tableau 1**.

Tableau 1.

Résumé des valeurs enregistrées de juin à août 2022 à la station météorologique de Toulouse Blagnac, avec entre parenthèses un rappel des normales mensuelles sur la période 1991-2020.

	Juin	Juillet	Août
T° mini	17,5°C (15°C)	18,4°C (17°C)	19,6°C (17,1°C)
T° max	29,2°C (25,7°C)	32,5°C (28,2°C)	33°C (28,5°C)
Nbr jours >35°C	5 (0,56 jour)	9 (1,72 jours)	10 (2,62 jours)
Précipitations	40,5 mm (64,2 mm)	2,6 mm (40,1 mm)	19,8 mm (44,6 mm)

Observations réalisées

C'est après déjà deux mois de fortes chaleurs et de sécheresse qu'un comportement inhabituel du Lézard des murailles a été remarqué, initialement à partir d'une observation fortuite

réalisée le 24 juillet. Ce jour là vers 11h (température 29°C, grand soleil, minimale de la nuit 19°C, pas de rosée), un mâle est observé au sol, se déplaçant vivement en transportant un fruit mûr de Solanum.

Cette scène paraissant a priori anecdotique, insolite, un fruit mûr fut détaché de cette plante et jeté en



Figure 1.

Mâle ayant « capturé » et déchiré un fruit jeté volontairement au sol, le 24 juillet 2022.

direction d'un autre lézard. La réaction fut immédiate : « capture » du fruit, secoué vigoureusement, mastiqué, puis fuite plus loin en l'emportant (**Figure 1**).

Suite à ces comportements intrigants, le buisson de cet arbrisseau a été observé plus attentivement. En effet, il avait été remarqué à plusieurs reprises depuis quelques semaines que des passages à proximité déclenchaient la fuite précipitée d'un, de deux voire de trois lézards simultanément se laissant tomber au sol depuis les hautes branches de ce buisson ; ceci sans faire un quelconque rapprochement avec une éventuelle attirance pour les fruits.

Dans les jours qui suivirent, les observations étonnantes furent donc faites simplement en restant immobile à proximité jusqu'à gagner la confiance des lézards, pour regarder leurs comportements vis-à-vis du buisson de *Solanum*. Ces « affûts » de 15 à 30 minutes ont été réalisés aux dates et conditions suivantes (d'autres obs. ponctuelles, ayant été recueillies à

d'autres moments, sont non consignées ici) :

- 25 juillet vers 14h (Tmin 20,2°C ; Tmax 29°C ; Tobs 27°C) ;
- 2 août vers 12h / 12h30 (Tmin 19,7°C ; Tmax 36,9°C ; Tobs 31°C) ;
- 3 août vers 11h30 (Tmin 18,2°C ; Tmax 37,8°C ; Tobs 33°C) ;
- 8 août vers 11h30 (Tmin 20,2°C ; Tmax 35,2°C ; Tobs 31°C).

À chacune de ces quatre dates, un ou plusieurs lézards des murailles ont été régulièrement observés dans le *Solanum*, y montant visiblement dans le but de trouver des fruits mûrs.

Pour y accéder, ils grimpent très rapidement et agilement depuis le « tronc », de branche en branche, et parfois sautent même depuis les branches d'un Sureau noir *Sambucus nigra*, situées à proximité et en contact avec le feuillage du *Solanum*. L'agilité des sauts est parfois assez impressionnante, rappelant même la façon de faire de petits primates arboricoles.



Figure 2.
Mâle en cours d'inspection de fruits, 3 août 2022.

Après avoir accédé aux rameaux fructifères, les lézards inspectent visuellement plusieurs fruits (**Figure 2**), puis en choisissent un parmi les plus rouges et le mordent vigoureusement. Une fois un fruit attaqué, un lézard peut rester plusieurs longues minutes à essayer

de le déchiqueter (**Figure 3**) puis, une fois ouvert, en lèche consciencieusement l'intérieur charnu (**Figure 4**), en mordant parfois de nouveau mais sans chercher à manger particulièrement la chair (pour faire sortir le jus a priori).



Figure 3.
Femelle en train de déchiqueter, d'arracher la chair épaisse du fruit pour accéder au jus. Notez les acrobaties et contorsions pour réussir à se maintenir sur des brindilles en équilibre (8 août 2022).



Figure 4.
Femelle en train de récupérer le jus d'un des fruits qu'elle a au préalable déchiqueté. Notez les acrobaties et contorsions pour réussir à se maintenir sur des brindilles en équilibre (8 août 2022).

L'action se termine de façon souvent inattendue, par dérangement soit extérieur (passage d'une personne par exemple), soit l'arrivée d'un autre lézard voulant profiter du fruit déjà ouvert. Plus rarement lorsqu'aucune perturbation ne survient, le lézard termine l'exploitation du fruit et repart au sol assez rapidement.

L'ensemble de ces observations a été documenté au fil des jours par environ 40 photographies et six séquences vidéos d'une durée allant de 19 secondes à 2 minutes (durée totale des vidéos 5 minutes).

Discussion

Une réaction face au manque d'eau et aux canicules ?

La frugivorie des lézards, et même accessoirement leur rôle dans la dispersion des graines est un phénomène assez régulièrement documenté à travers le monde, concernant de nombreuses espèces de différentes familles, sous tous les climats. Une synthèse des connaissances sur ce sujet a été réalisée par VALIDO & OLESEN (2019).

Les articles et notes de synthèses relatant la frugivorie de lézards en Europe ne sont donc pas non plus nouveaux, ni rares. Elle semble même parfois dominante (et pouvant être alors accompagnée d'une nectarivorie) chez d'autres espèces du genre *Podarcis* vivant en conditions d'insularité, sur le pourtour méditerranéen (PÉREZ-CEMBRANOS & PÉREZ-MELLADO, 2022 ; MACAT *et al.*, 2015).

Sur le continent, ces articles montrent le caractère complémentaire d'un tel apport alimentaire pour le Lézard des murailles, qui reste majoritairement insectivore. En Bulgarie, une étude sur le spectre

alimentaire de cette espèce a révélé qu'il se composait à 8 % de fruits (KABISCH & ENGELMANN 1969, cités par SCHULTE 2008).

Les cas les plus spectaculaires chez le Lézard des murailles, ou en tout cas les plus volontiers rapportés, semblent concerner la frugivorie occasionnelle mais qui peut se révéler très pratiquée pendant une courte période, lorsqu'un fruit mûr et juteux vient à être disponible et abondant. Ainsi une population d'un vignoble du canton de Enz a été observée se nourrissant de raisins tombés au sol (ZIMMERMANN 1989, cité par SCHULTE 2008). Au sud de l'Allemagne, dans le Bade Wurtemberg, sont rapportées des observations de lézards des murailles se nourrissant de prunes très mûres (LAUFER *et al.* 2007).

Cet article pourrait donc simplement confirmer, par une observation a priori peu surprenante, le caractère frugivore du Lézard des murailles à certaines occasions. Néanmoins des éléments troublants laissent à penser que, dans le cas des observations de 2022 rapportées ci-avant, ce comportement a peut-être été guidé par un besoin vital plutôt que par une recherche de simples compléments alimentaires ou d'un « plaisir » sucré. Les indices en sont les suivants :

- des successions de vagues de chaleur extrêmes, doublées d'une sécheresse record, sévissent depuis début mai ;
- sauf à avoir échappé au regard du naturaliste, ce comportement n'avait pas été remarqué les années précédentes dans ce jardin et semble donc nouveau (le *Solanum* ayant pourtant déjà fructifié les années précédentes) ;
- les lézards ne se contentent pas de collecter les quelques fruits de *Solanum pseudocapsicum* çà et là au sol, mais grimpent dans l'arbrisseau dans le but unique de rechercher des

fruits mûrs, passant plusieurs minutes à les inspecter puis les déchiqeter minutieusement ;

- les fruits attaqués ne sont pas consommés, mais mastiqués et surtout léchés longuement (**Figure 4**) une fois déchiqetés pour en rendre l'intérieur accessible ;
- un gain énergétique sans doute faible pour les lézards qui doivent d'abord grimper dans le buisson, passer de longues minutes à tenter de déchiqeter le fruit pour simplement le lécher après, sans en manger l'intérieur (sans compter les plus grands risques de prédation auxquels ils s'exposent lorsque grimpés dans le buisson (même si cette prédation est théorique dans ce jardin urbain) en raison de leur faible agilité une fois perchés) ;
- ce comportement ne concerne pas un ou deux lézards, mais plusieurs adultes distincts de cette population (élément pouvant être affirmé à partir des reconnaissances individuelles : dimorphisme sexuel, patterns ou particularités physiques, queue coupée...).

Il est donc possible que ce comportement soit en réponse à un fort stress hydrique associé à des chaleurs records, les animaux étant possiblement pendant de longues périodes de l'été 2022 dans la limite des conditions climatiques leur permettant de survivre.

Cette hypothèse d'un stress hydrique et thermique anormalement fort est confortée par trois autres observations comportementales faites à de nombreuses reprises sur la même période juillet août :

- lors de séances d'arrosage du jardin tôt le matin ou tard le soir (restrictions par arrêté préfectoral), arrosage ayant pour effet de créer un rideau de « pluie » trempant le sol, les lézards se

précipitaient sous le rideau de pluie et y restaient, se mettant alors à lécher les gouttelettes au sol et sur les feuilles ; un naturaliste habitant une commune limitrophe de Toulouse, Norbert Delmas, a indépendamment de ces observations remarqué la même chose dans son jardin, et a fait part de son grand étonnement ;

- en bordure d'un bassin surélevé d'une piscine municipale dans un autre quartier de Toulouse, quelques fuites tombaient en goutte à goutte sur un trottoir à proximité d'un jardin voisin. Des lézards des murailles provenant de ce jardin ont été régulièrement observés venir au pied du muret du bassin, là aussi pour boire l'eau tombant au sol (**Figure 5**).
- les lézards des murailles restaient actifs au crépuscule, quasi à la nuit noire. Une activité importante était également notée à l'aube avant même le lever du soleil, par des températures minimales autour de 22°C et grande



Figure 5.

Lieu d'observation d'un autre comportement inhabituel du Lézard des murailles, un rebord de bassin de piscine. Le long de ce corridor large de 2 m environ, des lézards ont été fréquemment observés en juillet et août sous les rebords de la piscine (flèche bleue) buvant les gouttes issues de fuites ou débordements. Les lézards venaient des jardins situés à gauche (flèche rouge), où ils retournaient se réfugier prestement dès qu'un piéton passait.

sécheresse. Les individus observés se comportaient alors comme en plein journée (nombreux déplacements, rapidité des mouvements, recherches actives dans la végétation...). Ces phases d'activités quasi nocturnes ont parfois été rapportées dans le passé, au moins de façon anecdotique, sous climat méditerranéen (GENIEZ & CHEYLAN 2012).

En résumé, à partir de tous les points qui viennent d'être énumérés, il y a une forte probabilité que les conditions météorologiques extrêmes de l'été 2022 soient l'explication de ce comportement jamais remarqué les années précédentes, alors même que le *Solanum* fructifiait déjà en abondance. Le comportement a d'ailleurs été remarqué à partir du plus fort et du plus extrême de l'été : les fortes chaleurs (températures max. supérieures à 30°C depuis plus d'un mois) quasi quotidiennes, dépassant 35°C un jour sur trois en juillet) et aucune pluie notable (à peine 3 mm entre le 24 juin et le 15 août), ont certainement contraint les lézards à se rabattre sur la seule « source d'eau » disponible dans le jardin en permanence.

Autres remarques pouvant être faites à partir de ces observations

Sur la toxicité de *Solanum pseudocapsicum*

En dehors de quelques plantes bien connues des potagers (tomate, pomme de terre, etc.), le genre *Solanum* (et plus largement la famille des Solanacées) est représenté par de nombreuses espèces toxiques, au moins pour les humains. *S. pseudocapsicum* n'échappe pas à la règle, même si « pour [les humains] la pulpe est juste laxative (...). Ce sont surtout les graines qui sont chargées en

alcaloïdes » (B. Presseq, comm. pers.). Rappelons par ailleurs que les lézards observés en train d'ouvrir les fruits de *Solanum* ne faisaient qu'en lécher le contenu. Ils ne consommaient donc ni la pulpe ni les graines. Qui plus est, toujours selon B. Presseq, il est probable que si le Lézard des murailles a un « *tractus digestif rapide* [il n'y ait] *aucun souci* ».

S. pseudocapsicum étant par ailleurs une plante exotique, peu répandue à l'état spontané et dont l'aire de répartition originelle se trouve en Amérique, il n'est pas possible d'émettre l'hypothèse d'une co-évolution ancienne entre *Podarcis muralis* et cette plante.

Chose curieuse aussi, et contrairement aux autres publications rapportant l'observation de lézards des murailles frugivores, les fruits de *Solanum* ne semblent pas particulièrement sucrés ou nourrissants. Ils sont d'ailleurs également peu juteux, le test à l'écrasement entre deux doigts n'ayant par exemple rien à voir avec un raisin en termes de quantité de liquide expulsé.

La présence d'un Sureau noir à proximité immédiate, avec des branches couvertes de fruits mûrs juteux en juillet/août et suffisamment basses pour être en contact avec le *Solanum*, n'a jamais provoqué d'intérêt envers ces fruits de la part des lézards (alors qu'ils passaient même dans certaines infrutescences de sureau pour accéder au *Solanum*, ces fruits étaient totalement ignorés). Cette observation permet de penser qu'il y a tout de même de la part des lézards des murailles une sélection des fruits de *Solanum* vs *Sambucus* pour soit leur goût et leur appétence, soit leur couleur vive, soit leur odeur indiquant une « non-toxicité ».

Modification du comportement, apprentissage ?

Même si le *Solanum* a produit en 2022 sans

doute une centaine de fruits, peu sont en réalité déchiquetés à un moment donné, ce qui correspond sans doute à un choix réfléchi d'attaquer seulement les fruits très mûrs, sans doute pour deux raisons : plus juteux et aussi plus facile à ouvrir. Ces fruits charnus sont en effet coriaces (peau épaisse), et restent durs jusqu'à la maturité. Ce choix s'observe assez facilement lorsqu'un lézard commence à inspecter de branche en branche, observant de près de nombreux fruits avant d'en choisir un, généralement le plus rouge.

Les pédicelles fructifères ne se détachant pas facilement, les fruits mâchés et ouverts sont donc devenus au fil des semaines de plus en plus nombreux et visibles sur l'arbrisseau, et même sans avoir fait de comptage précis, ils étaient majoritaires à partir de mi-août, très peu de fruits étant restés intacts (**Figures 6 et 7**).

Sur les temps d'observation dédiés, une compétition entre individus pouvait être notée. Assez souvent, un lézard en train de lécher le suc d'un fruit éventré est dérangé voire chassé dans les minutes qui suivent par un autre lézard qui va venir sur le même fruit. Sans doute faut-il y voir là le côté « facilité » puisque comme évoqué ci-

avant les fruits sont difficiles à déchiqeter afin d'accéder au suc, et que peu de fruits très mûrs sont disponibles à un moment donné.

Il aurait été intéressant de repérer quand et comment ce comportement « arboricole » et frugivore a commencé. Même sans avoir fait de comptage précis, jusqu'à une dizaine d'individus distincts semblent avoir été vus dans cet arbrisseau attaquer les fruits au fil des jours. La couleur rouge vif des fruits aurait-elle incité les lézards à grimper par attirance, ou connaissaient-ils déjà leur « appétence » à partir des quelques fruits tombés au sol ? Est-il possible qu'il y ait eu un apprentissage par certains lézards, puis une copie de ces comportements ensuite par d'autres individus ayant observé la scène ?

Ces comportements assez atypiques peuvent être aussi élargis aux actions entreprises avant l'attaque du fruit. En effet les individus grimpent agilement sur des petites branches souples, qu'ils ont pourtant du mal à saisir entre leurs griffes et doigts, et n'hésitent pas à sauter pour rejoindre d'autres branches et aller au plus vite sur les fruits repérés.



Figure 6.
Une branche fructifère du Pommier d'amour le 25 juillet. La plupart des fruits mûrs sont encore intacts.



Figure 7.
Une branche fructifère du Pommier d'amour le 2 août. On constate de nombreux fruits ouverts, déchiquetés par les lézards des murailles.

Enfin pour terminer, signalons un rôle, a priori anecdotique mais sans doute non négligeable dans un milieu clos comme ce jardin, de dispersion des graines d'une plante par le Lézard des murailles. En effet les fruits de *Solanum* tombés au sol (généralement déjà déchirés en partie) sont également léchés, mais à plusieurs reprises les lézards ont été observés les saisir et les secouer vigoureusement comme des proies, avant de partir avec plusieurs mètres plus loin se cacher dans des herbes.

Même si les distances restent modestes, le Lézard des murailles pratique donc lui aussi occasionnellement, comme d'autres lézards dans le monde (VALIDO & OLESEN 2019), la zoochorie. Cette zoochorie est d'autant plus inhabituelle que dans ce cas les graines ne sont pas ingérées et relâchées plus tard dans les fèces, seuls les fruits étant transportés.

Conclusion

Chaleurs et sécheresses aussi fortes, et de durées au moins équivalentes à celles vécues en 2022, auront un temps de retour de plus en plus fréquent dans les années qui viennent et même devenir la norme à partir de 2050 (MÉTÉO-FRANCE 2022a). Avec de telles projections, il est probable que les comportements ici évoqués comme anecdotiques deviennent plus fréquents dans ce jardin, tant que la ressource en fruits subsistera.

En 2023, si les conditions météorologiques avaient été rencontrées de nouveau avec la même violence, il était envisagé la mise en place dans ce jardin d'un petit protocole expérimental avec par exemple une coupelle d'eau à disposition au pied de l'arbrisseau. Ceci aurait pu permettre de

voir si les lézards s'épargnaient la grimpe en se satisfaisant de l'eau disponible au sol ; et aurait donc confirmé que les observations faites en 2022 étaient avant tout liées à une détresse hydrique.

Néanmoins, la finalisation de cet article arrivant à l'automne 2023, cette opération n'a pas pu être réalisée, l'été 2023 étant plus proche d'un été « normal » même si assez chaud et sec. La seule période de canicule correspondant à une vague de chaleur s'est produite à partir du 18 août et aura duré une semaine. Pendant cette période les comportements des lézards ont été surveillés. Aucun n'a été vu grimper dans le Pommier d'amour, pourtant couvert de fruits bien rouges et gorgés à cette date. À la fin de cette vague de chaleur, les fruits étaient toujours intacts, visiblement non attaqués. Il est donc encore plus certain que les lézards des murailles, dont les effectifs d'adultes étaient sensiblement les mêmes en 2023, montaient dans l'arbrisseau pour y mastiquer les fruits afin de survivre face à l'absence d'eau et la chaleur extrême.

Plus largement, ces comportements, liés à cette détresse en eau conjuguée à de trop fortes chaleurs, soulèvent la question des seuils de survie que ne pourra pas dépasser le Lézard des murailles en conditions urbaines ou plus largement dans certaines zones d'Occitanie déjà normalement très chaudes et sèches en été. La température létale pour les adultes de cette espèce serait de 44,2°C (VAN DAMME *et al.*, 1992). Et même, au-delà, d'autres espèces animales vont elles aussi se retrouver affaiblies, fragilisées lors des « événements extrêmes », qui seront de plus en plus durables et fréquents. Ces événements seront sans doute de nature à faire disparaître en quelques jours à quelques semaines des populations entières de certaines espèces déjà fragiles,

en limite d'aire de répartition, dans des secteurs donnés (par exemple, pour la Vipère péliade *Vipera berus* : MADSEN et al., 2023).

Plus sournoisement, fortes vagues de chaleur cumulées avec sécheresse pourront aussi provoquer une forte mortalité des juvéniles. Ainsi en 2022 dans le jardin objet de cet article, aucun lézard des murailles « de l'année » n'a été vu, alors que généralement ces très petits individus sont facilement détectables, et en abondance, dans les semaines qui suivent des éclosions. Au contraire en 2023, d'assez nombreux juvéniles de l'année ont pu être observés. Il est donc possible que l'été 2022 ait non seulement poussé dans leurs limites les adultes de Lézard des murailles, mais également réduit à néant leur reproduction cet année là. Ceci semblerait d'autant plus plausible les nouveaux-nés de *Podarcis* pèsent moins d'un gramme à la naissance et sont certainement beaucoup plus sensibles encore que les adultes à une déshydratation ou un coup de chaud, à moins que les œufs ne soient même jamais arrivés à l'éclosion. VAN DAMME et al. (1992) ont montré qu'une température d'incubation des œufs de *Podarcis muralis* devenant trop élevée avait une influence non seulement sur le taux d'éclosion (devenant très bas au dessus de 30°C), mais également sur l'état physique ultérieur des nouveaux-nés (individus plus petits, moins rapides).

À défaut de pouvoir agir facilement, toutes les observations naturalistes sur des anomalies de comportements, de changement d'aires, de migration d'espèces, de mortalité, etc. sont cruciales à recueillir, si possible de façon standardisée et répétée, pour documenter le plus en détail possible la catastrophe en cours, sa rapidité d'évolution, ainsi que les

impacts en cascade qu'elle peut générer. En Occitanie, le programme « les Sentinelles du climat » mis en place depuis juin 2021 et piloté par l'association Nature en Occitanie, étudient les impacts sous plusieurs angles : phénologie, chorologie, écophysiologie. Le programme suit, sur des sites équipés de stations météo, une dizaine d'espèces ou cortèges d'espèces indicateurs du changement climatique. Dans les espèces de ce programme, se trouvent des reptiles : genre *Iberolacerta* dans les Pyrénées, *Zootoca vivipara* dans diverses tourbières, *Malpolon monspessulanus* dans la plaine méditerranéenne...

Plusieurs « anomalies » pour la faune (comportements anormaux, mortalité, dépérissement)... ont d'ores et déjà été recueillies pour 2022 (SENTINELLES DU CLIMAT 2022), comme par exemple un déplacement vers les sommets pour les espèces observées en altitude (incluant des observations sur plusieurs années de *Podarcis muralis*).

Dans les années qui viennent, si certains groupes faunistiques commencent à être bien documentés (lépidoptères, oiseaux...), des observations et suivis attentifs sur les reptiles et les amphibiens, animaux discrets mais sans doute pour certains fragiles face au dérèglement climatique, seront à mener partout, afin de pouvoir renseigner les vitesses d'effondrement de nos écosystèmes, et les réactions diverses des espèces. Les observations consignées dans ce présent article en sont une première contribution.

Remerciements

Philippe Geniez (CEFE CNRS, Montpellier), Éric Graitson (Université de Liège, faculté des sciences ; Natagora, département Études), Gilles Pottier (Nature en Occitanie), Boris Presseq (Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse), Jean-Pierre Vacher (CEBC CNRS, Écophy, Chizé) sont ici remerciés pour les discussions,

échanges d'informations et apports bibliographiques en amont de la rédaction. Merci aussi au collègues de Nature en Occitanie (NEO), Jean-Michel Catil, Justine Gay-des-Combes et Camille Jouneau pour leurs relectures, corrections et propositions d'amélioration de cet article.

Bibliographie

BIODIV-OCCITANIE. (2022). répartition du Lézard des murailles *Podarcis muralis*.

<https://biodiv-occitanie.fr//espece/77756>

CHEYLAN, M. & RIVIÈRE, V. (2020) Premier cas de nectarivorie chez *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) dans une population micro-insulaire française (île du Grand Rouveau, Var). *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 174 : 101-103.

GENIEZ, P. & CHEYLAN, M. (2012) *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes*. Atlas biogéographique. Biotope, Mèze. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Collection inventaires et biodiversité), 448 p.

KABISCH, K. & ENGELMANN, W. E. (1969) Zur Nahrung von *Lacerta muralis* (Laurenti) in Ostbulgarien. *Zoologische Abhandlungen des Staatlichen Museums für Tierkunde Dresden*, 30: 90-92.

LAUFER, H., FRITZ, K. & SOWIG, P. (2007) Die Amphibien und Reptilien Baden-Württembergs. Ulmer Verlag, 807 p.

MACAT, Z., VESEL, M. & JABLONSKI, D. (2015) New case of fruit eating observation in *Podarcis siculus* (Rafinesque-Schmaltz, 1810) (Lacertidae) from Croatia. *Biharean Biologist*, 9 : 158-159.

MADSEN, T., LOMAN, J., BAUWENS, D., STILLE, B., ANDERBERG, H., ANDERBERG, L. & UJVARI, B. (2023) The impact of an extreme climatic event on adder (*Vipera berus*) demography in southern Sweden. *Biological Journal of the Linnean Society*, 138: 282-288.

MÉTÉO-FRANCE (2022) Été 2022 : l'été de tous les extrêmes.

https://meteofrance.fr/sites/meteofrance.fr/files/files/editorial/Bilan_complet_ete_2022_12102022.pdf

MÉTÉO-FRANCE (2022A) Changement climatique : l'été 2022 et ses extrêmes météorologiques pourraient être la norme après 2050.

<https://meteofrance.com/actualites-et-dossiers/actualites/changement-climatique-lete-2022-et-ses-extremes-meteorologiques>

MÉTÉ'OC (2022) Bulletins climatiques mensuels pour l'Occitanie.

http://meteoc.free.fr/acces_archive.htm

PÉREZ-CEMBRANOS, A. & PÉREZ-MELLADO, V. (2022) Scat piling and strong frugivory of the Balearic lizard, *Podarcis lilfordi* (Günther, 1874). *BMC Zoology*, 7: 9 pages.

SCHULTE, U. (2008) Die Mauereidechse. Beiheft der Zeitschrift für Feldherpetologie 12. Laurenti Verlag. 160 p.

SENTINELLES DU CLIMAT (2022) Impact des évènements climatiques 2022 sur la biodiversité en Occitanie.

<https://www.naturemp.org/-Les-sentinelles-du-climat.html>

TISON, J. M. & DE FOUCAULT, B. (COORDS) (2014) *Flora Gallica. Flore de France*. Biotopie, Mèzes, xx + 1196 p.

VAN DAMME, R., BAUWENS, D., BRANA, F. & VERHEYEN, R. F. (1992) Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the Lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, 48(2): 220-228

VALIDO, A. & OLESEN, J. M. (2019) Frugivory and Seed Dispersal by Lizards: A Global Review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7 : 49.

ZIMMERMANN, P. (1989) Zur Ökologie und Schutzproblematik der Mauereidechse (*Podarcis muralis*). – *Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg*, 64/65: 221-236.

Pour citer cet article :

COCHARD, P-O. 2023.

Sur un comportement adaptatif inédit du Léopard des murailles *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768) (Squamata : Lacertidae) dans un jardin Toulousain en conditions météorologiques extrêmes lors de l'été 2022. *Plume de Naturalistes* 7 : 211-224.

ISSN 2607-0510

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

Réintroduction d'une sauterelle en déclin : le Dectique verrucivore

Decticus verrucivorus L., 1758

(Orthoptera, Tettigoniidae)

Premier test et perspectives

Par **Julien Barataud**
(julien.barataud@gmail.com)



Résumé

Le Dectique verrucivore est une grande sauterelle liée aux prairies naturelles diversifiées. Elle est en déclin dans beaucoup de régions françaises, notamment à basse altitude où ses habitats sont souvent détruits par la mise en culture des prairies naturelles. Un test de réintroduction a été réalisé en Corrèze sur une parcelle potentiellement favorable à l'espèce. Les résultats positifs de cette expérimentation sont présentés, et les questionnements liés à ce genre d'action de préservation sont discutés.

Abstract

The Wart-biter is a large bush-cricket linked to natural grasslands. It is in decline in many French regions, particularly at lower altitudes where its habitats are often destroyed by the cultivation of natural grasslands. A re-introduction test was carried out in Corrèze on a potentially favourable site. The positive results of this experiment are presented, and the questions linked to this type of conservation action are discussed.

Introduction

Le Dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus* L., 1758) est une espèce très largement répandue dans une grande partie de l'Eurasie, depuis l'Europe occidentale jusqu'à la côte pacifique asiatique. Il est noté dans la plupart des pays européens, au nord jusqu'en Angleterre et dans le sud de la Scandinavie. En France, *D. verrucivorus* est surtout présent dans les massifs montagneux (Pyrénées, Massif Central, Alpes, Jura...), avec des populations relictuelles en plaine, de plus en plus réduites et fragmentées par l'intensification des pratiques agricoles. Il était ainsi considéré par CHOPARD (1951) comme « commun dans les prés, les champs, les clairières des bois, fréquentant aussi bien les endroits secs que les marécages, la plaine que la montagne, dans toute la France ». Il a maintenant disparu de la plupart des zones de basse

altitude et même complètement de la région Normandie où la dernière donnée date de 2001 (SIMON & CHEREAU, 2022). Ailleurs en plaine, son statut reste très précaire et il est par exemple considéré comme « En danger critique d'extinction » en Ile de France (HOUARD & JOHAN, 2021) ou « En danger » en Picardie (Picardie Nature, 2016) et en Poitou-Charentes (PCN, 2019). Il bénéficie par ailleurs d'un statut de protection régionale en Île-de-France.

Il apprécie les prairies naturelles riches en espèces végétales, avec une diversité importante de strates herbacées (Figure 1). Il a besoin à la fois de zones thermophiles d'herbes rases, affleurements rocheux ou sol nu favorables à la thermorégulation et à la ponte, ainsi que de touffes d'herbes plus hautes et plus denses qui lui servent de poste de chant et dans lesquelles il se réfugie pour éviter la prédation (CHERRIL & BROWN, 1990).



Figure 1. Habitat favorable au Dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus*) sur le plateau de Millevaches en Limousin : mosaïque de pelouses maigres acidiphiles et de landes à bruyères, avec présence de sol nu et d'une importante diversité de strates de végétation

Il est ainsi très lié en plaine aux pratiques de pâturage extensif ou de fauche tardive des prairies naturelles diversifiées. Le labour de ces prairies pour l'implantation de cultures annuelles ou de prairies temporaires semble entraîner une disparition immédiate et irrémédiable des populations concernées (observations personnelles). A l'inverse, l'abandon pastoral des prairies naturelles les moins productives entraîne une fermeture des milieux qui lui est vite défavorable. Cette vulnérabilité est accentuée par une faible capacité de dispersion (40 m en moyenne et au maximum quelques centaines de mètres d'après TERRET, 2016).

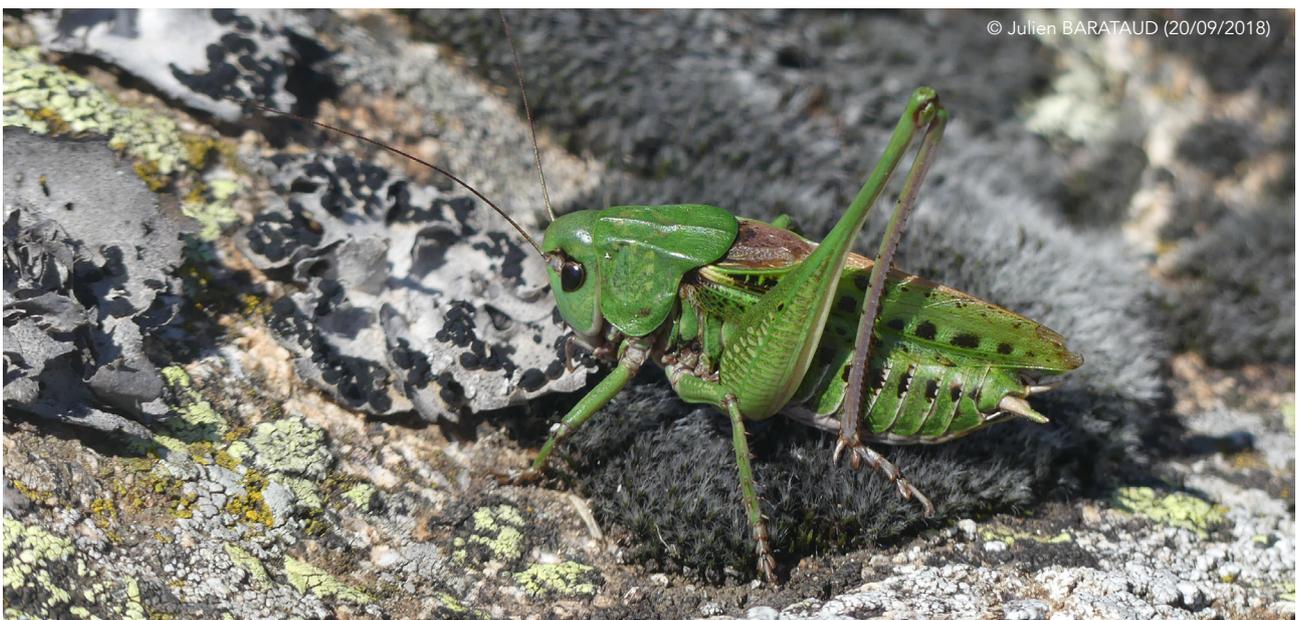
Le pâturage hivernal bovin ou équin, ainsi que la fauche tardive semblent être les modes de gestion les plus adaptées à la conservation de l'espèce. Le pâturage ovin qui a tendance à produire un tapis herbacé plus ras et uniforme semble moins favorable, notamment en cas de pâturage estival (SUTTON, 2015). En montagne où il est encore beaucoup plus abondant, le surpâturage semble avoir un impact négatif important sur certaines populations (CATIL & COCHARD, 2022).

Un exemple de réintroduction tentée avec succès en Angleterre (PEARCE-KELLY *et al.*, 1998 ; SUTTON, 2015) permet d'envisager de renforcer certaines populations en s'appuyant sur des réseaux d'espaces protégés avec des pratiques de gestion favorables.

Contexte local et questions préalables

En Limousin, le Dectique verrucivore a une répartition très morcelée (Figure 3), avec un noyau principal sur le plateau de Millevaches, et de petites populations périphériques, notamment le long de la vallée de la Dordogne et ses affluents, dans les Combrailles creusoises ainsi que sur le causse corrézien en lien avec les populations de basse altitude du Quercy. Il semble au bord de l'extinction en Haute-Vienne où il n'y a quasiment pas de données récentes.

Sur les plateaux du pays de Tulle, quelques petites populations ont été identifiées entre 2013 et 2017 sur les communes de



© Julien BARATAUD (20/09/2018)

Figure 2. Le Dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus*), une grosse sauterelle emblématique des prairies naturelles – Corsavy (66)

Chanteix, Saint-Germain-les-Vergnes et Tulle.

Comme dans beaucoup d'endroits en Limousin, les activités agricoles sont dans ce secteur principalement concentrées sur l'élevage bovin de race limousine. Si les surfaces de prairies sont encore importantes, il s'agit souvent de prairies temporaires entrant dans des rotations plus ou moins longues avec des cultures de céréales, de maïs ou de tournesol. Les surfaces cultivées en maïs pour ensilage ont notamment beaucoup augmenté ces dernières années, en partie grâce à des aides agri-environnementales régionalisées dans le cadre du Plan Régional de l'Agriculture Durable du Limousin. En effet, la filière bovine limousine est en grande majorité délocalisée puisque la plupart des jeunes bovins sont envoyés à l'engraissement dans la plaine du Pô en Italie, avant de revenir dans nos magasins sous l'appellation «viande bovine limousine». Face à cette situation peu rémunératrice pour les éleveurs, la région a fléchi une partie des aides du second pilier de la Politique Agricole Commune pour relocaliser la filière, en incitant les éleveurs à engraisser leurs bovins localement, pour mieux les valoriser. Intéressantes sur le principe, ces aides se sont malheureusement concrétisées par un subventionnement des cultures de maïs ensilage pour engraisser localement les bovins, en complément de tourteaux de soja, généralement importés du Brésil. Difficile de faire admettre aux lobbys agroalimentaires que les vaches pourraient se contenter de brouter des prairies naturelles, cela ne rapporterait pas assez d'argent... De nombreuses prairies naturelles ont donc été retournées ces dernières années pour installer des cultures gourmandes en eau et coûteuses pour les éleveurs en semences et produits phytosanitaires.

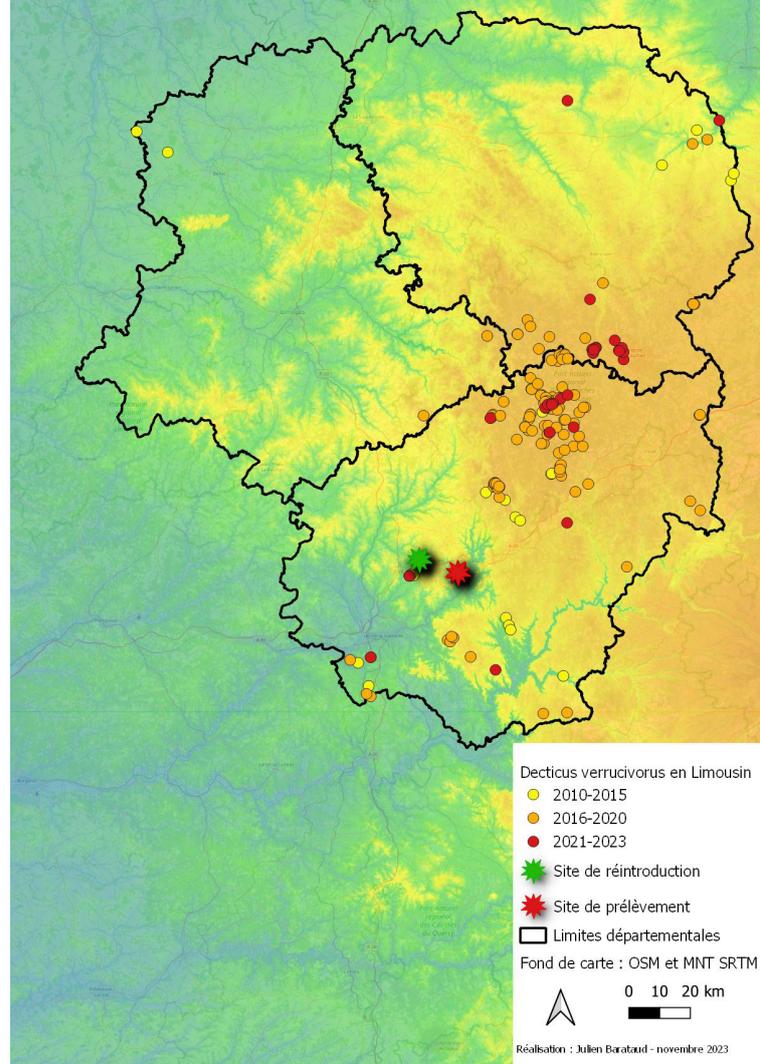


Figure 3. Répartition connue de *Decticus verrucivorus* en Limousin en fonction de l'ancienneté des données, avec la localisation des sites de prélèvement et de réintroduction (source : base de données faune-limousin)

C'est donc dans ce contexte que plusieurs populations de *Dectique verrucivore* ont récemment disparu en Corrèze, suite à la mise en culture des prairies naturelles sur lesquelles l'espèce était présente. En 2020, seuls deux petits noyaux de population étaient encore connus dans ce secteur du pays de Tulle, où la survie de l'espèce semblait fortement compromise.

C'est de ce triste constat qu'est née l'idée de tenter une réintroduction sur des parcelles favorables, gérées depuis plusieurs années en faveur de la biodiversité des prairies naturelles. La ferme **Melilotus**, installée à Chanteix depuis 2013 produit des plantes médicinales selon le cahier des charges **SIMPLES** et dans la démarche **Paysans de Nature**.

Parmi les différentes parcelles de la ferme, une prairie de 1,5 ha présentait des caractéristiques semblant favorables au Dectique verrucivore. Cette parcelle bien exposée, sur un sol maigre et sableux a été acquise par la ferme en 2014. Elle était à l'époque peu diversifiée puisqu'elle avait été labourée et cultivée en céréales en 2011, avant d'être resemée avec un mélange à base de Dactyle aggloméré et Trèfle blanc.

Elle est depuis gérée avec une fauche hivernale et un export de la matière végétale pour le paillage des cultures et l'autoproduction de terreau. Quelques arbres fruitiers et cultures de médicinales (lavandes, hélichryses, sarriettes...) sont insérées dans la prairie qui a également étéensemencées avec quelques espèces médicinales locales (Millepertuis, Carotte sauvage, Aigremoine, Bruyère cendrée...). Ce mode de gestion s'est avéré très intéressant et a permis en quelques années de retrouver une prairie avec une importante diversité végétale (**Figure 4**),

dont plusieurs espèces caractéristiques des prairies naturelles qui sont revenues spontanément (Rhinante, Polygale, Lin bisannuel...). Quelques touffes de chaméphytes ou petits arbustes se sont également implantées (Callune, Ajonc nain, Genêt à balais...) et le broyage hivernal maintient des zones de sol nu ou de végétation très rase.

En plus de cette diversité de strates de végétation favorable au Dectique verrucivore, les densités d'Orthoptères particulièrement importantes après quelques années de cette gestion permettait de garantir une ressource alimentaire importante pour cette espèce en grande partie insectivore. Des relevés réalisés régulièrement ces dernières années ont en effet permis d'identifier pas moins de 26 espèces d'Orthoptères sur cette prairie, avec des densités particulièrement importantes en début de saison de *Pseudochorthippus parallelus*, *Roeseliana roeselii*, *Omocestus rufipes*, ou encore *Gryllus campestris*.



Figure 4. Prairie de la ferme Melilotus à Chanteix (19) sur laquelle une population de Dectique verrucivore a été réintroduite en 2020

Test de réintroduction

Afin de mener à bien cette expérience de réintroduction, des captures ont été effectuées en juin 2020 sur l'une des deux populations encore connue dans le secteur. C'est la population du Masmazel à Tulle (**Figure 5**) qui a été choisie puisque c'est celle qui est la plus importante en surface (environ 5 ha), et également celle qui présente les densités les plus importantes. Ces captures ont permis de prélever 8 mâles et 6 femelles adultes qui ont été aussitôt relâchés à Chanteix.

L'année suivante, en 2021, au moins deux mâles chanteurs ont été entendus sur la parcelle, prouvant une première réussite de la reproduction, avec des émergences dès la première année. D'après INGRISCH (1986), les oeufs peuvent rester viables pendant 6 ans mais l'éclosion a généralement lieu au deuxième printemps après la ponte (en conditions de laboratoire). Ces observations montrent donc que des éclosions peuvent avoir lieu dès le premier printemps suivant la ponte.

En 2022, l'espèce est à nouveau présente mais avec des densités qui semblent toujours assez faibles (seulement 3 mâles chanteurs entendus simultanément).

Par contre, en 2023, les densités de population augmentent très nettement et au moins 16 mâles chanteurs ont pu être contactés de manière simultanée en parcourant la parcelle. Les observations d'adultes se sont étalées entre le 30 mai et le 19 juillet, avec un effectif maximal comptabilisé le 8 juin, ce qui est cohérent avec la phénologie particulièrement précoce des populations de basse altitude déjà mise en évidence dans le sud-ouest de la France par CATIL *et al.* (2020). Ces effectifs sont sans doute largement sous-évalués puisque les mâles ne chantent pas en permanence. Il a notamment été remarqué que les mâles proches les uns des autres ont tendance à se relayer et à ne pas forcément chanter de manière simultanée. Il est par ailleurs très difficile de réaliser des comptages visuels pertinents puisque l'espèce a tendance à se glisser au sol et à s'enfouir dans la végétation à la moindre alerte. Il est alors quasiment



Figure 5. Prairie naturelle de fauche au Masmazel sur les hauteurs de Tulle (19), abritant encore une belle population de *Dectique verrucivore* et sur laquelle les individus ont été prélevés

impossible de repérer les individus, malgré leur taille imposante. Seul un protocole de capture-marquage-recapture pourrait permettre d'évaluer plus précisément la taille de la population, à l'instar de ce qui a déjà pu être réalisé en Angleterre (CHERRIL & BROWN, 1996) ou en Franche-Comté (TERRET, 2016). Mais un tel programme très chronophage n'a pas pu être mis en place, faute de suffisamment de temps disponible en cette période déjà bien chargée au niveau des activités agricoles de récoltes de plantes médicinales.

Ces premiers résultats sont toutefois prometteurs, avec une population bien installée au bout de la 3ème année, et des mâles chanteurs qui semblent bien répartis sur la partie la plus ensoleillée de la parcelle, représentant une surface d'environ 1 ha.

Questions éthiques et perspectives

La réintroduction d'espèces animales ou végétales est une technique assez peu utilisée par les gestionnaires d'espaces naturels, à part dans le cadre de grands programmes pour des espèces emblématiques (rapaces, grands mammifères...).

Il existe tout de même quelques exemples ponctuels de réintroduction d'Orthoptères en Europe, notamment en Angleterre avec *Decticus verrucivorus* et *Gryllus campestris* (PEARCE-KELLY *et al.*, 1998 ; SUTTON, 2015), en Allemagne avec *Gryllus campestris* (HOCHKIRCH *et al.*, 2006) ou en Suisse avec *Oedipoda caerulesecens* (BAUR *et al.*, 2017) et *Epacromius tergestinus* (WERNER, 2005), cette dernière ayant d'ailleurs fait l'objet de controverses de la part de la communauté naturaliste (WERNER, 2006).

Ces rares exemples ont généralement donné de bons résultats, et montrent que ces mesures pourraient jouer un rôle non négligeable pour participer à la sauvegarde d'espèces en déclin, notamment pour celles qui ont une faible capacité de dispersion et ont ainsi du mal à recoloniser rapidement et par leurs propres moyens de nouveaux habitats favorables.

Pourquoi ces techniques de conservation sont-elles alors si peu utilisées, notamment en France où il ne semble exister aucun exemple pour le groupe des Orthoptères ? Il existe sans aucun doute des freins éthiques pour de nombreux naturalistes et gestionnaires d'espaces naturels qui ne souhaitent pas interférer de manière directe dans la dispersion des espèces animales et végétales. Ces réticences sont sans doute alimentées par la problématique des espèces exogènes envahissantes qui sont souvent considérées comme un des facteurs majeurs d'érosion de la biodiversité (UICN France, 2015). Même si cette problématique diffère de celle de la réintroduction d'espèces menacées, une prise de recul pourrait être intéressante pour changer notre regard sur ces espèces particulièrement adaptables, qui ont su exploiter les déséquilibres des écosystèmes dégradés par les activités humaines (voir par exemple CLÉMENT, 2002 ou THEVENIN, 2021). Si elles peuvent ponctuellement aggraver de manière importante la situation d'espèces ou d'habitats en péril, la lutte est souvent vaine et les effets à plus long terme sur les écosystèmes sont généralement atténués, voire parfois bénéfiques (comme le Robinier qui aide à reconstituer des sols forestiers en enrichissant la litière et permettant aux forêts de se réimplanter plus rapidement et avec moins d'érosion à la suite d'une coupe rase ou de travaux de terrassement...).

Nos écosystèmes sont souvent dans un tel état de dégradation, avec des déclin d'espèces tellement importants du fait des activités humaines (pratiques agricoles ou sylvicoles, pollutions, artificialisation des sols, réchauffement climatique...), qu'il est sans doute important de lever ce genre de blocages éthiques, afin de tenter des interférences plus positives que négatives entre l'Homme et le reste des espèces vivantes.

Il semble néanmoins primordial de se poser un certain nombre de questions importantes avant d'envisager ce genre d'expérimentations :

- la présence de l'espèce est-elle attestée de manière plus ou moins ancienne sur la zone de réintroduction ?
- des populations sources sont-elles identifiées à proximité immédiate ou tout au moins dans un contexte bioclimatique et écologique le plus proche possible du site de réintroduction ?
- la survie des populations sources ne risque-t-elle pas d'être remise en question par les prélèvements ?
- la pérennité des conditions favorables sur le site de réintroduction peut-elle être garantie par une maîtrise foncière et des pratiques de gestion adaptées ?

Dans le cas présent, des réponses favorables à l'ensemble de ces questionnements ont permis d'envisager cette tentative de réintroduction qui semble pour l'instant réussie. Si la pérennité d'une gestion favorable à l'espèce peut ici être garantie à moyen terme par les activités agricoles dont la parcelle est le support, il serait intéressant d'envisager dès maintenant des garanties à plus long terme, pouvant notamment passer par le biais d'une convention ou d'un contrat plus contraignant (Obligation Réelle Environnementale) avec un organisme gestionnaire d'espaces naturels (Conservatoire d'Espaces Naturels par exemple).

La question de la pérennité à long terme d'une population localisée sur une faible surface, issue d'un nombre limité d'individus (et donc potentiellement d'une diversité génétique assez faible) mérite également d'être posée. La veille foncière dans un périmètre proche reste donc un objectif important afin de pouvoir acquérir d'autres parcelles, mettre en place des pratiques de gestion favorables et ainsi augmenter la taille des populations et permettre à nouveau des échanges entre prairies naturelles.



Figure 6. Femelle de *Decticus verrucivorus* en train de pondre - L'Hospitalet-près-l'Andorre (09)

Bibliographie

BAUR B., THOMMEN G.H., & CORAY A., 2017. Dynamics of reintroduced populations of *Oedipoda caerulescens* (Orthoptera, Acrididae) over 21 years. *Journal of Insect Science* 17 (1): 10; 1-7. <https://www.doi.org/10.1093/jisesa/iew102>

CATIL J.-M. & COCHARD P.-O., (coord.), 2022. *Liste rouge des Orthoptères d'Occitanie. Rapport d'évaluation.* Nature En Occitanie. Toulouse. 235p. <https://cms.natureo.org/assets/4d4517a2-47a9-4457-a6d8-3c586b111617>

CATIL J.M., LEBASTARD N., MENAND M., & RAYNAL R., 2020. Redécouverte d'une station de *Decticus verrucivorus* (Linné, 1758) dans le département du Gers (32) (Orthoptera, Tettigoniidae). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques* 25: 87-90.

CHERRILL A.J. & BROWN V.K., 1990. The habitat requirements of adults of the Wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in southern England. *Biological Conservation* 53: 145-157. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90005-A](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90005-A)

CHERRILL A.J. & BROWN V.K., 1996. The Wart-biter, *Decticus verrucivorus* (L.), in the United Kingdom ; a comparison of sampling methods. *Saltabel* 16: 2-9. <https://natuurtijdschriften.nl/pub/556212>

CHOPARD L., 1951. *Orthoptéroïdes.* Faune de France n°56. Lechevalier, Paris, 359 p. [https://faunedefrance.org/bibliotheque/docs/L.CHOPARD\(FdeFr56\)Orthopteroides.pdf](https://faunedefrance.org/bibliotheque/docs/L.CHOPARD(FdeFr56)Orthopteroides.pdf)

CLEMENT G., 2002. *Eloge des vagabondes.* Nil Ed. 216 p.

HOCHKIRCH A., WITZNERBERGER K.A., TEERLING A. & NIEMEYER F., 2006. Translocation of an endangered insect species, the field cricket (*Gryllus campestris* Linnaeus, 1758) in northern Germany. In: Hawksworth D.L., Bull A.T. (eds) *Biodiversity and Conservation in Europe. Topics in Biodiversity and Conservation*, vol 7. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6865-2_25

HOUARD X. & JOHAN H. (coord.), 2021. *Liste rouge régionale des Orthoptéroïdes d'Île-de-France.* Agence régionale de la biodiversité en Île-de-France – Office pour les insectes et leur environnement. Paris. 84 p. https://www.arb-idf.fr/fileadmin/DataStorage/user_upload/ARB-idF_-_LR_Orthopteroides_-_WEB.pdf

INGRISCH S., 1986. The pleural life cycles of the European Tettigoniidae (Insecta: Orthoptera) 3. The effects of drought and the variable duration of the initial diapause. *Oecologia* 70: 624-630. <https://doi.org/10.1007/BF00379915>

PICARDIE NATURE (coord.), 2016. *Listes rouges régionales de la faune menacée de Picardie. Les Chirop- tères, les Mammifères terrestres, les Mammifères marins, les Amphibiens/ Reptiles, les Araignées «orbitèles», les Coccinelles, les Orthoptères, les Odonates, les Rhopalocères et Zygènes.* 41 p. <http://dl.picardie-nature.org/file.php?h=Re98572edc6c629e2c27fd6b8c01e1328>

PEARCE-KELLY P., JONES R., CLARKE D., WALKER C. ATKIN P. & CUNNINGHAM A.A., 1998. The captive rearing of threatened Orthoptera: a comparison of the conservation potential and practical considerations

of two species'breeding programmes at the Zoological Society of London. *Journal of Insect Conservation*, 2: 201-210. <https://doi.org/10.1023/A:1009643729536>

POITOU-CHARENTES NATURE (PCN), 2019. *Liste rouge du Poitou-Charentes : chapitre Orthoptères*. Fontaine-le-Comte. 14 p. http://www.poitou-charentes-nature.asso.fr/wp-content/uploads/2020/10/Liste_Rouge_ORTHOPTERES_PC_2019.pdf

Simon A. & Chereau L., 2022. *Liste rouge des orthoptères de Normandie. Évaluation des menaces selon la méthodologie de l'UICN*. CEN Normandie et GRECIA. 16 p. <https://www.anbdd.fr/wp-content/uploads/2022/10/LRR-Orthopteres-Normandie.pdf>

SUTTON P. G., 2015. A review of the Orthoptera (Grasshoppers and crickets) and allied species of Great Britain. Orthoptera, Dictyoptera, Dermaptera, Phasmida. *Species Status 21. Natural England Commissioned Reports*, Number 187. https://www.researchgate.net/publication/312889181_A_review_of_the_Orthoptera_grasshoppers_and_crickets_and_allied_species_of_Great_Britain_Orthoptera_Dictyoptera_Dermaptera_Phasmida

TERRET P., 2016. Étude d'une population de Dectiques verrucivores (*Decticus verrucivorus*) dans une pelouse sèche calcicole d'altitude dans le massif du Jura français (Orthoptera, Ensifera, Tettigoniidae). *Revue scientifique Bourgogne-Nature* - 23-2016, 151-168. http://www.bourgogne-franche-comte-nature.fr/fichiers/pages-151a168-de-bn23-cahiers-ld_1518103814.pdf

THEVENIN T., 2021. *Les plantes du chaos. Et si les pestes végétales étaient nos alliées?* Ed. Lucien Souny - Vieilles racines et jeunes pousses. 126 p.

UICN FRANCE, 2015. Synthèse des assises nationales « espèces exotiques envahissantes : vers un renforcement des stratégies d'action » - Orléans, 23, 24 et 25 septembre 2014. Paris, France. 77 p. https://uicn.fr/wp-content/uploads/2015/11/Synthese_assises_nationales_EEE_2014.pdf

WERNER P., 2005. Réintroduction de l'Oedipode des salines (*Epacromius tergestinus*), criquet disparu des zones alluviales de Suisse : essai sur le Rhône en cours de revitalisation à Finges (VS). *Bulletin de la Murithienne* 123: 39-47. <https://doc.rero.ch/record/24614>

WERNER P., 2006. Note rectificative au sujet de : Réintroduction de l'Oedipode des salines (*Epacromius tergestinus*), criquet disparu des zones alluviales de Suisse : essai sur le Rhône en cours de revitalisation à Finges (VS). *Bulletin de la Murithienne* 124: 99. https://doc.rero.ch/record/24632/files/BCV_N_112_124_2006_099.pdf

Pour citer cet article :

BARATAUD, J. 2023.

Réintroduction d'une sauterelle en déclin : le Dectique verrucivore (*Decticus verrucivorus* L., 1758) - Premier test et perspectives.

Plume de Naturalistes 7 : 225-234

ISSN 2607-0510

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

Vers un continuum méditerranéo-atlantique dans la répartition du fulgore *Dictyophara multireticulata* Mulsant & Rey, 1855 (Hemiptera – Dictyopharidae) dans le sud-ouest de la France.

Par **Christophe SAVON** (chrissavon@hotmail.fr)

Mots-clés : *Dictyophara*, France métropolitaine, extension d'aire, changement climatique, méditerranéisation.

Key-words: *Dictyophara*, metropolitan France, range extension, climate change, mediterraneisation.

Résumé

Cette note relate l'observation récente de l'hémiptère *Dictyophara multireticulata* dans le sud-ouest de la France. Cette observation, ajoutée à celles déjà connues, suggère la présence d'un continuum de répartition de l'espèce, entre les régions biogéographiques méditerranéenne et atlantique.

Abstract

This note exposes the recent observation of the hemiptera *Dictyophara multireticulata* in the southwest of France. This observation, added to those already known, can determine a continuum of distribution of the species, between the Mediterranean and Atlantic biogeographic regions.



Les espèces du genre *Dictyophara* en France métropolitaine

Les espèces du genre *Dictyophara*, de la famille des Dictyopharidae, sont des hémiptères qui se caractérisent du point de vue morphologique par une tête conique et une forme générale profilée. Cette morphologie singulière augmenterait leur performance dans le saut, l'un des moyens de locomotion important pour cette famille d'insectes, ce dernier permettant également une fuite rapide à l'approche d'un prédateur (BURROW, 2014).

Ils se nourrissent de sève, en perforant les végétaux à l'aide de leur appareil buccal, et ont la particularité d'héberger des micro-organismes spécialisés qui les aident à compléter leur alimentation avec des nutriments essentiels (MICHALIK et al., 2021). Les adultes sont visibles principalement en été, de la fin du mois de juin au mois d'octobre (LESSIO & ALMA, 2008).

A ce jour, deux espèces d'hémiptères du genre *Dictyophara* sont connues en France métropolitaine :

- *Dictyophara europaea* (Linnaeus, 1767) (le Fulgore d'Europe). C'est une espèce de répartition ouest-Paléarctique (NAST, 1972 ; NAST, 1987), polyphage (NICKEL & REMANE, 2002 ; HOLTZINGER et al., 2003), utilisant diverses plantes nourricières comme par exemple *Amaranthus retroflexus*, *Urtica dioica* ou encore *Clematis vitalba* et *Solidago canadensis* (LESSIO & ALMA, 2008). Elle a été observée aussi sur des espèces du genre *Vitis*, et elle a été découverte porteuse de phytoplasmes identiques à la souche de la Flavescence Dorée, et des essais de transmission ont montré la capacité de l'espèce à inoculer la vigne (FILIPPIN et al., 2009). Elle apprécie les habitats à végétation clairsemée, plutôt herbacée, car elle pond ses œufs dans le sol (HOLTZINGER et al., 2003) ;
- *Dictyophara multireticulata* MULSANT & REY, 1855. C'est une



Figure 1. Planche photographique illustrant les deux espèces de *Dictyophara* actuellement connues en France métropolitaine. A gauche : *D. europaea* et ses pattes antérieures vertes (18/08/2023, Aire-sur-l'Adour (40)) ; à droite : *D. multireticulata* et ses pattes antérieures jaunes (21/08/2023, Villasavary (11)).

espèce de répartition circum-laté-méditerranéenne (NAST, 1972 ; NAST, 1987), qui semble plus arboricole que *D. europaea*, et dont la bibliographie relate des collectes d'individus au niveau de peupliers (DEMIR, 2006) et de chênes (SCHEDL, 2004).

Ces deux espèces sont d'un habitus proche. Les critères de distinction portent au niveau de la coloration des pattes antérieures : jaune chez *D. multireticulata* et verte chez *D. europaea* (Figure 1). La nervation des ailes est également un bon critère, avec une nervation et des cellules plus abondantes à l'apex des ailes de *D. multireticulata*.

Observations récentes de *D. multireticulata* dans le sud-ouest de la France

Au cours de l'été et de l'automne 2023,

D. multireticulata a été observé en trois localités du sud-ouest de la France :

- une première observation, le 31 juillet 2023, d'un adulte sur la commune de Monségur, non loin de la ville d'Hagetmau, dans le département des Landes. La commune de Monségur se situe au sein de la petite région naturelle de la Chalosse, bornée au nord par le fleuve Adour, et au sud par les gaves béarnais. Le paysage local est de type collinéen à planitiaire, où l'agriculture, notamment la maïsiculture, y tient une place importante. Le climat local est de type atlantique aquitain, doux et humide, avec des précipitations moyennes annuelles de 900 à 1 000 mm, et des températures moyennes de 13,5 °C. L'adulte a été capturé à l'aide d'un filet en fauchant le feuillage d'un Chêne pédonculé *Quercus robur*. L'habitat correspondait à une ptéridaie (formation paucispécifique de Fougère aigle *Pteridium aquilinum*) piquetée de quelques chênes (Figure 2). Malgré plusieurs fauches répétées le même



Figure 2.

Habitat au sein duquel l'individu de *D. multireticulata* a été observé sur la commune de Monségur dans les Landes, le 31 juillet 2023 à Monségur (40).

jour, seul un individu a été observé ;
- une seconde observation, le 21 août 2023, d'un adulte sur la commune de Villasavary, non loin de Castelnaudary, dans le département de l'Aude. Cette localité se situe à l'interface entre les petites régions naturelles de la Piège et la plaine alluviale du Fresquel, toutes deux intégrées à la vaste région du Lauragais. Le paysage local est de type collinéen, avec des coteaux molassiques la plupart du temps parcourus par du bétail, notamment des ovins et des caprins. Le climat local est de type méditerranéen atténué, avec des précipitations moyennes annuelles fluctuantes, mais comprises entre 670 et 920 mm, et des températures moyennes annuelles de

13,8 °C. L'adulte a été capturé à l'aide d'un filet en fauchant le feuillage d'un Chêne pubescent *Quercus pubescens*. L'habitat correspondait à une pelouse basophile supra-méditerranéenne à Brome érigé *Bromopsis erecta* piquetée de quelques chênes (Chêne vert *Quercus ilex* et Chêne pubescent). Malgré plusieurs fauches répétées sur la journée, seul un individu a été observé ;
- enfin, une troisième observation, le 9 octobre 2023, d'un adulte, sur la commune de Saint-Urcisse, non loin de Valence d'Agen, dans le département du Lot-et-Garonne. Cette localité se situe au sein de la petite région naturelle du Pays de Serre, au paysage de type collinéen, avec des coteaux molassiques, dont les pentes et les sommets, aux sols peu épais, sont de nature boisée (chênaie pubescente thermophile) ou pâturée, et les replats sont dédiés aux cultures annuelles d'hiver. Le climat local est de type atlantique atténué, avec des précipitations annuelles moyennes de 730 mm, et des températures moyennes de 13,5 °C. L'adulte a été capturé à l'aide d'un filet en fauchant le feuillage d'un Chêne pubescent. Il s'agit de la première mention de l'espèce dans ce département, si l'on se réfère aux occurrences du taxon présentes sur les bases de données de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) et du Global Biodiversity Information Facility (GBIF). L'habitat correspondait à une lisière de chénaie pubescente thermophile reposant sur un sol calcaire peu épais. Là encore, malgré plusieurs fauches répétées sur la journée, seul un individu a été observé.



Diectophara multireticulata
09/10/2023 ; Saint-Urcisse (Lot-et-Garonne)

Discussion

Les observations décrites précédemment permettent d'améliorer les connaissances sur la répartition de *D. multireticulata* en France métropolitaine, notamment dans sa partie sud-ouest.

La **Figure 3** propose une synthèse des données actuellement connues selon le GBIF et l'INPN. Y sont intégrées en plus une observation relatée dans le plan de

gestion de la Réserve Naturelle Nationale de l'Étang de Cousseau, sur la commune de Lacanau, en Gironde (SEPANSO, 2015), et une donnée personnelle complémentaire sur la commune de Mirepeisset dans le département de l'Aude en 2022 (Ch. Savon, non publié).

La **Figure 4** superpose ces observations sur les quatre grandes régions biogéographiques terrestres de France (BENSETTITI & TROUVILLIEZ, 2009).

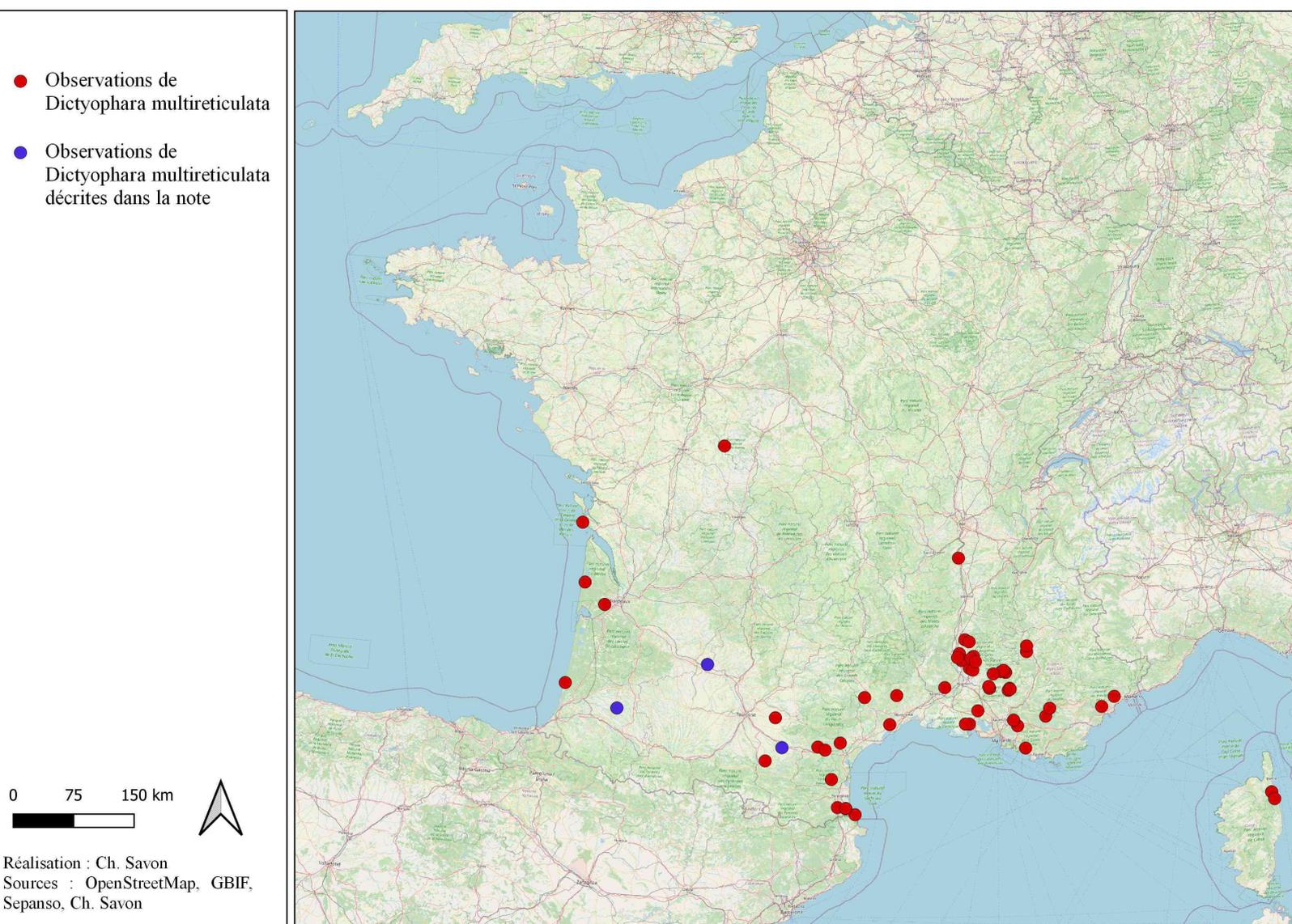


Figure 3. Carte de répartition des observations de *D. multireticulata* en France (d'après GBIF.org - 17 novembre 2023 ; Sepanso, 2015 ; Ch. Savon, 2022), avec en bleu les observations décrites dans cette note.

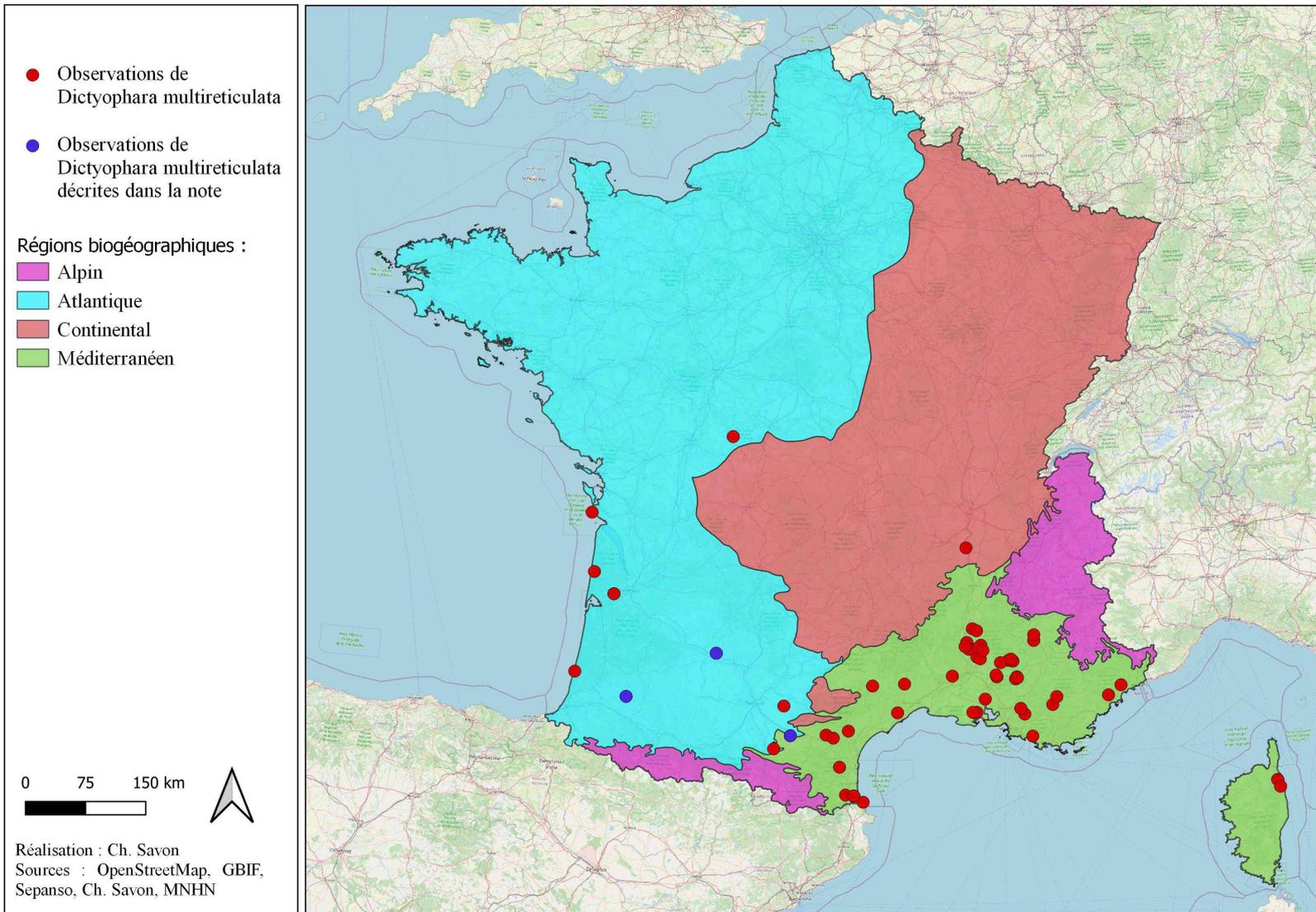


Figure 4. Superposition des observations de *D. multireticulata* sur les quatre régions biogéographiques terrestres de France.

C'est au sein de la région biogéographique méditerranéenne que les observations de *D. multireticulata* sont les plus abondantes, confirmant le caractère méditerranéen de l'espèce (NAST, 1972 ; NAST, 1987).

L'espèce est également observée en région atlantique, et une donnée concerne la région continentale, dans la vallée du Rhône, non loin toutefois de la région méditerranéenne.

Au sein de la région atlantique, les observations se situent au niveau du sud-ouest de la France soumis à quatre climats : le climat méditerranéen altéré, le climat du Bassin du Sud-Ouest, le climat océanique altéré et le climat océanique franc (JOLY *et al.*, 2010).

Ces quatre climats ont pour point commun

des températures moyennes annuelles supérieures à 13°C (Figure 5, issue de KARGER *et al.*, 2017 et BRUN *et al.*, 2022).

La localisation de ces observations renseigne sur le caractère thermophile de l'espèce.

Alors que la plupart des données étaient concentrées au sein de la zone littorale atlantique, en contexte thermo-atlantique, et à l'opposé, en contexte subméditerranéen, les observations effectuées sur les communes de Monségur et de Saint-Urcisse ont l'intérêt d'être situées entre ces deux sous-régions. Leur localisation permet donc de supposer la présence d'un continuum méditerranéo-atlantique dans la répartition de l'espèce, et non de deux populations allopatriques.

Cette répartition actualisée de *D. multireticulata* est concordante avec la répartition de nombreuses espèces de répartition méditerranéo-atlantique. Peuvent être cités en exemple l'emblématique Lézard ocellé *Timon lepidus*, mais également d'autres hémiptères comme *Gonocerus insidiator* et *Carpocoris mediterraneus atlanticus* dont l'épithète est révélatrice, ou encore la chrysomèle *Dicladyspa testacea*, avec une récente observation dans le Lot-et-Garonne en octobre 2021 (Ch. Savon, obs. pers.) et des observations dans le nord de la région toulousaine.

L'espèce pourrait être en progression d'aire de répartition avec la « méditerranéisation » annoncée du climat du sud-ouest de la France (DUBREUIL, 2022). Les observations de l'espèce dans la région atlantique sont récentes, datant de moins d'une dizaine d'années, et pourraient être le fait d'une augmentation des températures moyennes annuelles. Ces températures ont en effet augmenté de 1°C entre les périodes de 1951 à 1980 et de 1981 à 2010. Au niveau du littoral sud-atlantique, les températures moyennes annuelles étaient déjà de 13,5°C entre les années 1971 et 2000, du fait du rôle tampon

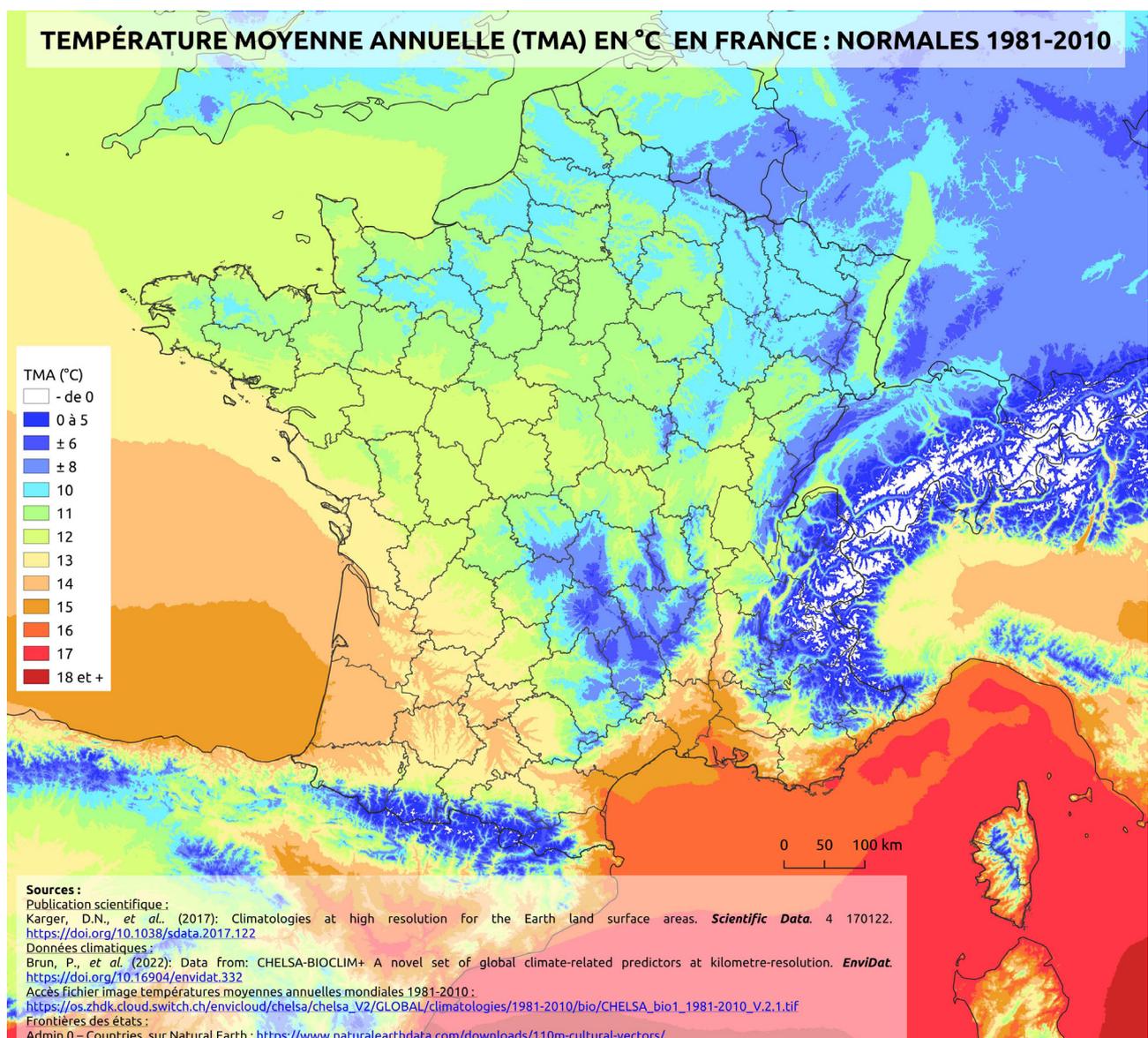


Figure 5.

Représentation des données de la température moyenne annuelle entre 1981 et 2010 en France, établie par BRUN *et al.*, 2022.

de l'océan (CAZE *et al.*, 2008 ; ROMEYER & LAFON, 2015), ce qui peut expliquer une colonisation du domaine atlantique par l'espèce d'abord au niveau de sa partie littorale, puis maintenant à l'intérieur des terres.

Il n'est pas à négliger non plus les effets positifs d'une augmentation de la pression de prospection naturaliste pour cette espèce qui apparaît cryptique, et nécessite le fauchage ou le battage de la végétation arborée pour l'y débusquer. Les observations dans le sud-ouest de la France sont le fait d'individus isolés, alors qu'il n'est pas rare en zone méditerranéenne, au sein d'un même chêne, de capturer plusieurs individus au filet (Ch. Savon, obs. pers.). Ceci tend à accréditer l'hypothèse d'une extension d'aire de répartition.

A la différence de nombreuses autres espèces méditerranéennes présentes en région atlantique, la présence de *D. multireticulata* ne semble pas de nature anthropique, par une introduction involontaire par exemple. La plupart des espèces méditerranéennes introduites en zone atlantique profitent d'une perturbation du milieu pour s'installer durablement, avec des conditions climatiques qui tendent à s'homogénéiser dans le sud-ouest de la France entre la zone méditerranéenne et atlantique. Il s'agit d'espèces le plus souvent dites synanthropiques. Nous pouvons citer en exemple la plante *Ranunculus muricatus* (SAVON & GARNIER, 2022) ou encore le gastéropode *Trochoidea trochoides* (SAVON & BERTRAND, 2023). A contrario, *D. multireticulata* est observé au sein d'habitats dans un état de conservation plutôt favorable à bon, et notamment au niveau de chênaies, confirmant ainsi l'intérêt des adultes pour ces habitats, avec peut-être une préférence pour les

chênaies clairsemées, voire même des chênes isolés.

Conclusion

Dictyophara multireticulata est une espèce d'hémiptère de répartition circum-laté-méditerranéenne, qui en France, possède une répartition méditerranéo-atlantique. Les observations faites en 2023 sur les communes de Monségur, dans le département des Landes, et de Saint-Urcisse, dans le département du Lot-et-Garonne, supposent la présence d'un continuum dans cette répartition méditerranéo-atlantique, dans le sud-ouest de la France, où les températures moyennes annuelles sont supérieures à 13°C, en augmentation depuis quelques décennies.

L'espèce est-elle reproductrice localement, ou est-ce le fait d'individus erratiques potentiellement poussés par des vents méditerranéens et cantonnés localement à la faveur des températures extrêmes connues dans le sud-ouest de France depuis quelques années ? En l'état actuel des connaissances, il n'est pas possible de répondre à cette question.

L'espèce va sans doute profiter de la « méditerranéisation » annoncée du climat dans les années à venir. Elle est à rechercher d'ores et déjà au niveau des secteurs thermophiles, et notamment les causses du Lot et de la Dordogne, mais également au sein de la Charente, voire plus au nord, dans les années à venir.

Remerciements

Je tiens à remercier Madame Lucie GARNIER pour la relecture de cette note et pour ses conseils dans la rédaction de certains de ses paragraphes.

Bibliographie

BENSETTITI, F. & TROUVILLIEZ, J. 2009. Rapport synthétique des résultats de la France sur l'état de conservation des habitats et des espèces conformément à l'article 17 de la directive habitats . Rapport SPN 2009/12, MNHN-DEGB-SPN, Paris, 48 p.

BRUN, P., ZIMMERMANN, N.E., HARI, C., PELLISSIER, L. & KARGER, D.N. 2022. Global climate-related predictors at kilometer resolution for the past and future. *Earth Syst. Sci. Data* 14.:5573-5603.

BURROWS, M. 2014. Jumping mechanisms in dictyopharid planthoppers (Hemiptera, Dictyopharidae). *The Journal of Experimental Biology* 217. : 402-413.

CAZE, G., HENRY, E. & BLANCHARD, F. 2008. Contribution à l'étude phytosociologique des forêts dunaires du littoral aquitain (Rapport d'étude). Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique, Audenge, 58 p.

DEMIR, E. 2006. Contribution to the knowledge of Turkish Auchenorrhyncha (Homoptera) with a new record, *Pentastiridius nanus* (Ivanoff, 1885). *Mun. Ent. Zool.* 1.:97-101.

DUBREUIL, V. 2022. Le changement climatique en France illustré par la classification de Köppen. *La Météorologie* 116. : 37-47.

FILIPPIN L., JOVIC J., CVRKOVIC T., FORTE V., CLAIR D., TOSEVSKI I., BOUDON-PADIEU E., BORGIO M. & ANGELINI E., 2009. Molecular characteristics of phytoplasmas associated with Flavescence dorée in clematis and grapevine and preliminary results on the role of *Dictyophara europaea* as a vector. *Plant Pathol.* 58., 826–837.

HOLZINGER, W.E. & SEUAK, G. 2001. New records of planthoppers and leafhoppers from Slovenia, with a checklist of hitherto recorded species (Hemiptera: Auchenorrhyncha). — *Acta ent. Slov.*, Ljubljana 9.: 39-66.

JOLY, D., BROSSARD, T., CARDOT, H., CAVAILHÈS, J., HILAL, M. 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo : Revue européenne de géographie / European journal of geography*, 2010, 501, pp.1-23. hal-02660374.

KARGER, D.N., CONRAD, O., BÖHNER, J., KAWOHL, T., KREFT, H., SORIA-AUZA, R.W., ZIMMERMANN, N.E., LINDER, H.P. & KESSLER, M. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4: 170122 (2017). <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.

LESSIO, F. & ALMA, A., 2008. Host plants and seasonal presence of *Dictyophara europaea* in the vineyard agro-ecosystem. *B. Insectol.* 61. (1): 199–200.

MICHALIK, A, CASTILLO FRANCO, D, KOBIAŁKA, M, SZKLARZEWICZ, T, STROINSKI, A, ŁUKASIK, P. 2021. Alternative transmission patterns in independently acquired nutritional cosymbionts of Dictyopharidae planthoppers. *mBio* 12:e01228-21. <https://doi.org/10.1128/mBio.01228-21>.

NAST, J., 1972A. Palaearctic Auchenorrhyncha (Homoptera). An annotated check list. Warszawa: *Polish Sci. Publ.* 550 p. (records).

NAST, J., 1987A. The Auchenorrhyncha (Homoptera) of Europe. *Annales Zoologici Warszawa*, 40: 535-661. (records).

NICKEL, H. & REMANE, R., 2022. Artenliste der Zikaden Deutschlands, mit Angabe von Nährpflanzen, Nahrungsbreite, Lebenszyklus, Areal und Gefährdung (Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha).- *Beiträge zur Zikadenkunde*, 5:27-64.

ROMEYER, K. & LAFON, P., 2015. Les végétations de coupes forestières des dunes littorales d'Aquitaine : typologie, dynamique et problématique de régé-

nération de Pin maritime. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique / Office national des forêts. 138 p. + annexes.

SAVON, C. & GARNIER, L., 2022. Quelques observations de *Ranunculus muricatus* L., 1753 dans le sud-ouest de la France, en dehors de l'aire biogéographique méditerranéenne. *Carnets botaniques* 86 : 1-8.

SAVON C. & BERTRAND A., 2023. Présence de *Trochoidea trochoides* (Poiret, 1789) (Mollusca, Gasteropoda, Geomitridae) dans le département de la Gironde, France. *Folia Conchylologica* 69 : 25-30.

SCHEDL, W. 2004. Die Verbreitung und Ökologie von Dictyopharidae in österreich und angrenzender Länder (Homoptera: Auchenorrhyncha). *Denisia* 13: 115-120.

Pour citer cet article :

SAVON, C. 2023.

Vers un continuum méditerranéo-atlantique dans la répartition du fulgore *Dictyophara multireticulata* Mulsant & Rey, 1855 (Hemiptera – Dictyopharidae) dans le sud-ouest de la France. *Plume de Naturalistes* 7 : 235-244.

ISSN 2607-0510

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

PLUME DE NATURALISTES



Moments nature



© Michel Baratand

Une rubrique du recueil annuel **numéro 7**
déc. 2023

SOMMAIRE

Nuit de castors

par Robert Hainard

p. 245

Rencontres avec le Chat forestier

par Michel Barataud

p. 249

Amours de renards

par Michel Barataud

p. 253



Graphisme : © Philippe GRIMONPREZ



Or sur or, un renard passe dans les roseaux piétinés et brillants d'humidité. Robert Hainard. Gravure sur bois extraite de "Nuits d'hiver au bord du Rhône ; n° 214-38. 1959. Reproduite avec l'aimable autorisation de la Fondation Hainard. © Fondation Hainard

Nuit de castors

extrait de "Chasse au crayon" ; pages 90 à 94

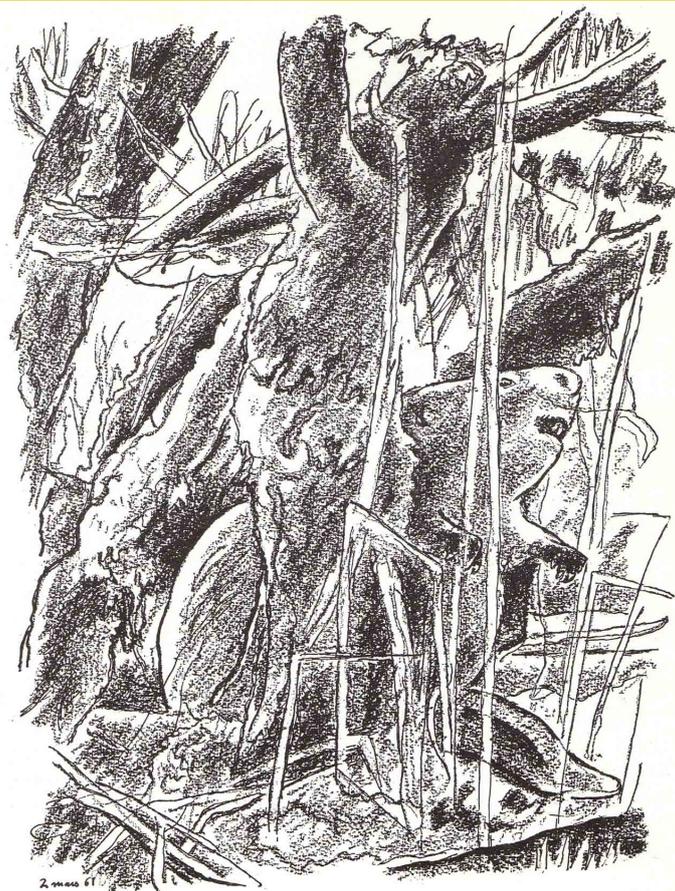
Robert HAINARD ; 1969

Robert Hainard (1906 - 1999), est un naturaliste, peintre, sculpteur, graveur sur bois, écrivain et philosophe qui a marqué le XX^e siècle. Son oeuvre est immense et sa pensée toujours vibrante de justesse quelle que soit l'époque.

La revue Plume de naturalistes, avec la complicité amicale de la Fondation Hainard (<https://www.hainard.ch/>), a créé cette rubrique "Moments nature" sous le parrainage prestigieux de Robert Hainard (voir [Moments nature 2021](#)).

Le plafond de brouillard, usé par la bise légère, laisse deviner le bleu du ciel et l'or du couchant. Le marais est fauve, les vernes brunissent, les saules tournent au jaune, leurs buissons laissent transparaître toujours plus de ciel. Des deux côtés de la rivière de jade et d'émeraude, les grandes laïches sont panachées d'un vert plein de sève, de paille. Les pies se laissent tomber en flèche à leur gîte nocturne, traînant leur longue queue avec un frissement soyeux et caquètent interminablement.

La cabane des castors est là, sur l'autre rive, amas de branches assez désordonné, colmaté de vase et agrandi chaque nuit. Les animaux que nous avons capturés au bord du Gardon et ramenés dans ce pays où l'homme les a jadis exterminés, ont choisi ce coin merveilleux, cette calme



Castor. Robert Hainard.
Dessin extrait de "Chasse au crayon" (1969)

rivière serpentant entre les saules tortus, au milieu des marais. Sur les cours d'eau du Midi, dont les crues torrentielles remanient les alluvions anciennes en berges élevées, leurs ancêtres n'ont creusé que des terriers. S'ouvrant sous l'eau, le couloir remonte à la chambre où la bête dort au sec, sur une litière de copeaux qu'elle rend parfois fins comme de la laine de bois. Tout au plus ont-ils remplacé le plafond crevé d'un terrier parvenu trop près

de la surface par un toit de branches.
Ici, la rivière coule au ras des berges. A peine traversé le limon gras armé de racines, c'est l'air libre, et nos castors ont retrouvé la hutte, comme partout où les rives sont basses ou rocheuses. Alertés par une première crue, ils l'exhaussent, l'augmentent et je voudrais les surprendre au travail. La pleine lune, à travers le plafond de brouillard, donnera une lumière suffisante. Je m'installe dans mon sac de couchage au creux d'une troche de saules.
Dans la hutte, à huit mètres, j'entends les murmures gémissants des castors et un bruit semblable à celui d'une mésange

percutant une branche. Le jour baisse rapidement, les rouges-gorges poussent leur grincement aigu. Invisible dans la pénombre, le vol des canards siffle. Ils planent avec un frôlement, un cancanement traînant ; une éclaboussure annonce qu'ils se sont posés, au-delà du prochain coude de la rivière. La nuit est là, transparente des lumières de la petite ville proche et du lever de lune.

Les castors s'entretiennent toujours en leur domicile. Silence. En voici un qui s'affaire à faufler une branche dans la partie immergée de la hutte. Il plonge, pousse, ressort, barbote, éclabousse.



Castor devant sa hutte. Robert Hainard. Gravure sur bois 28 x 37 cm ; n°677 ; observation en 1979 ; gravure en 1980. © Fondation Hainard

Sa queue émerge par instant. Lorsqu'il se met de profil, ma lampe fait luire son œil comme du cuivre poli. Puis il s'écarte en aval et son dos s'arrondit en dôme lorsqu'il plonge.
Je m'endors ; mais deux fois encore dans

la soirée, le doux bruissement de l'eau rebroussée par le museau – que mon subconscient discerne je ne sais comment du glouglou périodique de la rivière et des flocs de la truite moucheronnant – m'éveille.



Castor à sa toilette, se mirant dans l'eau. Robert Hainard. Gravure sur bois 38 x 30 cm ; n°209 ; observation en 1951 ; gravure en 1952. © Fondation Hainard

Je n'éclaire plus et la scène est pareille, mais le sillage brillant s'éloigne en amont. Un castor ronge longuement une branche flottant le long de la rive, son dos rond luit et une tache blanche de bois nu s'élargit à gauche de sa tête.

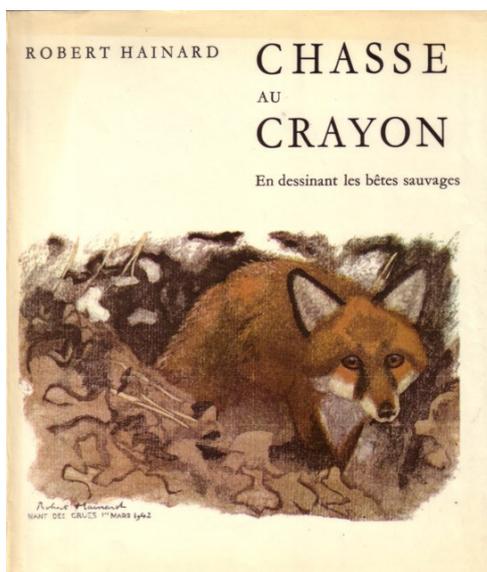
Entre 2 ou 3 heures, le castor reviendra quatre ou cinq fois, mais jamais il ne montera sur la rive et ne travaillera au haut de la cabane. Enfin l'un des deux vient en aval de mon poste, contre la rive. Il m'a senti sans doute. C'est le bruyant plongeon, la queue plaquée sur l'eau.

L'autre bête arrive de l'amont, long trait luisant, glissant dans le courant. Le couple doit s'être rejoint, ils murmurent, peut-être jouent-ils, ils gadrouillent (irremplaçable mot romand, au son suffisamment explicite). A 5 heures, grand bruit d'émersion. Ce doit être à l'intérieur de la hutte, car je ne peux rien distinguer, et bientôt un long rongement indique que les castors sont rentrés, probablement pour ne plus ressortir.

Le jour se lève, les pies jacassent. Dans la hutte, les castors murmurent. Des vols de tarins, avec un éclatement de petits cris tristes, s'éparpillent dans le ciel comme une poignée de grains, virent, se rassemblent, regagnent les vernes.

De petits grèbes castagneux remontent le courant, plongent avec une éclaboussure, émergeant plus haut dans un glouglou, tendent un cou inquiet, replongent. Leur petite masse noire file sur le sable beige que la transparence de l'eau verdit, sous la rive brune. Pour changer de ses cris de goret et de ses notes montantes, un râle joue du tambourin en sourdine. Le voilà sur la hutte, le cou tendu, pointant le bec de côté et d'autre, louchant de ses yeux rouges, la queue spasmodiquement relevée, une patte fléchie, l'autre tendue, passant de l'hyper contraction à l'hyper extension et courant avec inquiétude.

Marais de Divonne, 27 septembre 1958.



Remerciements

Ce texte est extrait du livre (épuisé) : Robert Hainard. 1969. *Chasse au crayon*. Editions La Baconnière. Neuchâtel (Suisse). 228 p.
Merci à la Fondation Hainard (<https://www.hainard.ch/>) et à Marie Pflug Hainard pour leur aimable autorisation

Rencontres avec le Chat forestier

| Par Michel BARATAUD

Le ciel d'ouest décoche un rayon solaire qui se plante sur la surface encombrée du bureau.

C'est le signal. Il faut donner rendez-vous à la réalité, sortir et profiter de ce soir de début octobre, étonnamment doux et sec. Les monts de la Creuse restent verts en cette année de sécheresse, étuvés qu'ils sont dans leur peau forestière.

Cette fois je décide juste une flânerie sur les chemins, pipe au bec ; et jumelles au cou, histoire de prévoir l'imprévisible.

Perdue dans ses rêveries, la tête ne commande rien ce soir ; les jambes connaissent le parcours familier qui mène au vallon du Creux du loup, dénomination sûrement ancienne mais qui brûle de faire peau neuve, tant la bête voyageuse fréquente régulièrement le secteur ces derniers mois, après un siècle d'absence.

La tentation est trop forte : en passant sous le vieux pommier, je range dans ma poche une Fleurie-Tard bien jaune et dodue ; à déguster au moment opportun.



© Michel BARATAUD

A peine passé le fond humide, je distingue une forme sombre contrastant avec le vert paille de la prairie qui remonte vers la route et la lisière de la haute hêtraie du Bois la Besse.

Encore le Chat, quelle chance ! C'est la troisième fois en trois semaines...

Il est assis et regarde devant lui ; lui aussi paraît perdu dans ses pensées sauvages, ce qui l'a sans doute distrait de mon arrivée sans précautions.

Ici je suis quand même un peu trop à découvert ; je range la pipe dans la poche et me coule derrière la moindre courbure de terrain pour rejoindre l'aplomb des chênes qui bordent le chemin un peu plus loin. A chaque mouvement de sa tête je me fige... Enfin à l'abri de ses regards, je peux m'installer et observer.

Le chat se détend, chemine en louvoyant dans l'herbe, s'arrêtant parfois pour faire un tour d'horizon, se gratter ou se lécher le côté de la poitrine, sans doute tourmenté par des occupants au rostre affamé. Lui ne semble pas l'être : aucune velléité de détecter le mouvement d'un campagnol, il se contente d'une balade.

Peu à peu, ses pas le conduisent vers le haut de la prairie, bordé par la petite route ; à cette heure – il est 19h20 – quelques voitures sont encore susceptibles de passer. Le chat grimpe le talus, glisse un œil vers le tapis goudronné, puis s'assoit derrière une touffe d'herbe ; rien ne presse...

Presque dix minutes plus tard, il se décide à traverser la route, franchit la haie qui la borde pour passer dans une autre prairie.



© Jean-François DESMET

Il est maintenant hors de ma vue. Je quitte alors mon poste et remonte en courant vers la route.

De l'autre côté de celle-ci, caché derrière la haie, je le retrouve. Il continue sa marche hésitante ponctuée d'arrêts, tente l'approche timide d'une proie vite abandonnée : mauvaise configuration ou manque de conviction ?

Il mettra plus de quinze minutes avant de rentrer dans le bois. Entretemps, masqué derrière quelques balles rondes de foin posées dans la prairie, les jumelles confortablement posées sur l'herbe sèche odorante, je scrute le félin sous toutes les coutures. Il ressemble trait pour trait à l'individu vu récemment au même endroit le 11 septembre 2022 à 15h30 en train de chasser activement en plein soleil : après une capture manquée suivie d'une longue attente impeccablement figée, il avait sauté et plongé sur sa proie, caracolant d'un salto de l'arrière-train, fouettant de la queue, s'y reprenant à deux fois pour finalement émerger la tête de l'herbe, un gros campagnol terrestre en travers de la gueule ; il avait ensuite rejoint la hêtraie d'un trot tranquille pour le consommer. Dans les deux cas, il était à quelques 30 mètres, un régal pour l'observateur.



Chat sauvage méfiant. Robert Hainard.

Gravure sur bois 28 x 34 cm ; n°554 ; observation et gravure en 1974. © Fondation Hainard

En cette soirée du 4 octobre, la bête disparue, je prends le temps de savourer la pomme, trouvant la vie assez belle ma foi.

Le même individu sera revu le 11 novembre 2022 à 17h, chassant dans la même prairie, puis le lendemain à 7h30 dans une prairie voisine où il capture un petit campagnol qu'il déguste sur place, couché, en trois bouchées.

Une apparition surprise a complété cette série de moments félins sur la commune de Thauron. Le 17 septembre 2022 à 14h30, il fait un grand soleil à l'étang des Landes (Lussat), réserve naturelle fleuron de la Creuse car unique bassin sédimentaire du département. Planqués dans le magnifique affût des Trois bouleaux en châtaignier couvert de chaume, Sylvie et moi observons les nombreux hérons, aigrettes, canards, fuligules et grèbes. Juste à notre gauche, dans la phragmitaie, des cris d'alarme de Poule d'eau retentissent avec insistance. Un chat forestier sort des roseaux à cinq mètres de notre lucarne, cligne des yeux au soleil vif, s'avance précautionneusement entre les jeunes pousses sur la litière sèche de la rive, mâchouille en fermant les yeux une feuille tendre de plantule de phragmite. Quelques minutes de temps suspendu...



Aux jumelles on distingue les paillettes et flammèches dorées de l'iris émeraude de ses yeux. Puis il fait volte-face et retourne tranquille sous le couvert des hautes tiges dont le léger bruissement masque difficilement le cognement de nos cœurs ; il nous faudra un long moment avant de sortir de cette parenthèse onirique.



Cette série d'observations automnales relève bien sûr pour une grande part de la chance, et il est illusoire d'en tirer des généralités sur l'activité diurne *versus* nocturne de l'espèce.

A titre indicatif, sur le site de Thauron, que je fréquente quasi quotidiennement, les observations directes sont assez rares à l'aube (deux cas sur une centaine d'affût) et plus fréquentes l'après-midi surtout de septembre à fin décembre. Un piège photo, posé sur ce site du Creux du loup entre mi octobre 2021 et mi février 2022 à l'intersection de deux haies et d'un ruisseau sur une coulée de blaireaux, a enregistré sept vidéos nocturnes de Chat forestier en quatre mois :

- le 27 octobre à 20h40 (3°C) ;
- le 8 novembre à 17h38 (4°C) ;

- le 11 novembre à 20h40 (3°C) ;
- le 5 décembre à 21h05 (-1°C) ;
- le 19 décembre à 19h40 (-5°C) ;
- le 14 janvier à 01h01 (-6°C) ;
- le 30 janvier à 07h02 (0°C).

Sur un autre site de piégeage photo, actif du 1^{er} au 12 juin 2021 dans la saulaie en queue d'un étang sur la commune de Sardent (23), une vidéo a enregistré ce qui ressemble à une femelle post-parturiente le 2 juin à 23h29 ([lien vidéo](#)).

La ressemblance entre le Chat forestier et certains chats domestiques est forte, d'autant que l'hybridation crée autant d'intermédiaires possibles.

Mais notre accoutumance à la vision d'un chat, quotidienne aux abords de nos villages où ils abondent souvent trop, ne gâche en rien l'émotion liée à la rencontre du Chat forestier.

Car c'est aussi, au-delà de la bête en elle-même, superbe dans ses allures félines qui vont de la souplesse placide à la vivacité puissante, la rencontre avec le sauvage qui ébranle l'observateur ; une lucarne sur un monde discret, depuis longtemps enfoui dans les limbes de notre mémoire paléolithique.



Amours de renards

Par Michel BARATAUD

En cette mi-février 2023, le sud du Jura n'est plus nappé de neige que le long des lisières et versants exposés au nord. Mais l'air est chargé de lames glaciales qui ne se devinent que par leurs morsures sur les parties de peau dénudées. Le soleil bas projette les ombres de rameaux transis sur les prairies pâlies par la brûlure de la neige.

Un peu partout des bosses de terre dessinent des réseaux aléatoires sur l'herbe : les campagnols terrestres ont perdu la couche immaculée protectrice de leurs rares apparitions à l'air libre. C'est enfin l'heure du festin pour les prédateurs de rongeurs.

Buses, renards, chats forestiers guettaient la fonte de la neige depuis des semaines, se contentant du hasard de quelques rencontres et de rares réussites de capture à travers la couche gelée. Alors le moment enfin venu, le service est à toute heure, de jour comme de nuit ; mais le début d'après-midi, lorsque le soleil donne tout son possible pour réchauffer les sangs des bêtes, semble particulièrement sonner l'heure des ripailles.

Les renards notamment, maraudent loin des lisières, tout à leurs affaires. Mais ces dernières ne sont pas que gastronomiques.



© Michel BARATAUD

Même si la date est un peu tardive, il faut croire que les élans sexuels trouvent un regain spectaculaire chez un couple de goupils observé dans une grande prairie en pente, en plein soleil, à cent mètres à peine des dernières maisons du village.

Le mâle suit la femelle en trotinant. Il est à peine plus grand et plus massif à l'avant, la tête un peu plus longue et large ; les différences sont minimes. Il tient sa queue légèrement inclinée vers le bas, dessinant une courbe concave régulière ; elle, la tord dans une posture inhabituelle : horizontale jusqu'à mi longueur, puis cassée brusquement vers le bas et vers la gauche.

Elle s'arrête soudain et dresse les oreilles vers l'avant, à l'écoute sans doute d'un bruissement ou couinement alléchant. Le mâle en profite alors ; non pas pour tirer partie de cette promesse de repas : ce sont d'autres pulsions qui l'animent. Il grimpe sur le dos de la femelle, la retenant par le creux des flancs de ses pattes avant, et procède à un court coït de quelques secondes. Pendant ce temps la renarde est restée mieux qu'impassible : attentive à ce qui la préoccupait devant elle ; elle incline la tête de droite et de gauche, se tend vers l'arrière, tressaute de tout son arrière-train puis bondit sur sa cible ; manquée !



Deux renards sur une pente ravinée. Robert Hainard. Gravure sur bois 13 x 16 cm ; n°40 ; observation et gravure en 1932. © Fondation Hainard

Bien... Quelle chance ! Assister à un accouplement, ce n'est pas tous les jours. Mais la suite allait me donner quelques souvenirs d'avance pour les temps de disette...

En 42 minutes, j'assiste à 16 scènes d'accouplement, le long d'un parcours sinueux d'environ 500 mètres dans la prairie. Seize fois le mâle honore sa compagne du jour, le plus souvent durant quelques secondes, mais parfois en restant 30 secondes ou plus et procédant à 2 ou 3 coïts successifs.

C'est à se demander si la position particulière de la queue de la femelle, découvrant partiellement sa vulve, n'est pas liée à cette activité constante.

Le renard tente mollement deux captures sans succès, récolte de temps à autre des choses à terre, vite mâchées et dégluties (sans doute des restes d'épandage) ; mais il pense surtout à la bagatelle. Il fait preuve pour concrétiser ses envies d'un opportunisme tenace : plusieurs fois, la renarde s'arrête, puis aux aguets, approche une proie au ralenti ; le mâle la monte pendant l'arrêt puis la retient d'avancer, parfois avec succès, parfois moins, trotinant des pattes arrières à sa suite de façon comique. Souvent il se couche quelques secondes ; à trois reprises il la laisse prendre quelques dizaines de mètres d'avance, se love comme s'il allait dormir ou se lèche les parties génitales, puis l'amoureux épuisé reprend sa courre assidue.



Poursuite de renards. Robert Hainard. Gravure sur bois 28 x 38 cm ; n°762 ; observation et gravure en 1984.

© Fondation Hainard



Renarde en quête. Robert Hainard. Gravure sur bois 28 x 36 cm ; n°609 ; observation en 1976 ; gravure en 1977. © Fondation Hainard

La renarde semble indifférente aux émois de l'accouplement. Elle supporte stoïque les assauts de son compagnon, quoique agacée une fois lorsqu'il la retient lors d'une approche de proie : elle se retourne alors et montre les dents. Mais le reste du temps sa patience est louable. D'autant que son comportement est entièrement dédié à la chasse, mulotant en sautant vers l'avant ou en cloche les quatre pieds joints ; au total une douzaine de tentatives, toutes infructueuses : le cœur n'y est pas vraiment ; ou bien son trublion de compère fait rater l'entreprise.

Puis les deux amants franchissent ensemble la lisière et rentrent au bois, masquant la suite et me privant du score final. Mais celui constaté suffit, étant déjà de nature à ébranler la fierté des observateurs les plus fanfarons.



Renard dans la neige. Michel Jay. Ebauche de gravure sur bois.



*Plume
de
poète*

Illustration : Aurélie Pourriau

AP_2018

Une rubrique du recueil annuel de la revue
PLUME DE NATURALISTES

numéro 7
déc. 2023

SOMMAIRE

La nature en rimes <i>par Philippe Favre</i>	p. 257	Coquelicot <i>par Jean Bonnet</i>	p. 271
De guerre lasse, le bruant prouer partira <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 258	Nature <i>par Jean Bonnet</i>	p. 271
Ivresse du vent <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 259	Qui fréquente qui ? <i>Aquila chrysaetos</i> <i>par Jean Bonnet</i>	p. 272
La matriarche n'est plus <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 260	Parfum <i>par Jean Bonnet</i>	p. 272
Le brame du grand cerf <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 261	Forêt de chênes <i>par Jean Bonnet</i>	p. 273
Le retour du tarpan <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 263	J'ai voulu venir <i>par Jean Bonnet</i>	p. 273
L'aiglon et le monticole bleu <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 265	Elle n'attend... que ça ! <i>par Jean Bonnet</i>	p. 274
Vision de vison <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 267	Mystère <i>par Jean Bonnet</i>	p. 274
Les chevaux noirs <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 268	Au lieu dit du pur... <i>par Jean Bonnet</i>	p. 275
Le murmure du ruisseau <i>par Jean-Marc Cugnasse</i>	p. 269	La coiffe des rotateurs <i>par Jean Bonnet</i>	p. 275
		Aller au fond des choses <i>par Michel Barataud</i>	p. 276



Charlotte Rybakowski

La nature en rimes

Sonnet du Veilleur du e muet

Par Philippe FAVRE

Relisons Charles Baudelaire
Ou La Fontaine et son bestiaire,
Ou quand Trenet nous chante un air :
De la rime, ils en sont les Pairs !

À la BNF, bien à l'aise,
La Plume est de langue française,
De Naturalistes Veilleurs,
Faites avec étique et rigueur...

Le camouflage de l'Épeire
Est un piège pour l'Azuré vert
Qui «f'rime» avec un Lézard vert...

Ô Chant de Poésie, j'espère
Entendre ton harmonie d'or !
Français(e)s encore un effort...

Automne 2023



De guerre lasse, le bruant proyer partira

Par Jean-Marc CUGNASSE

Posé sur un perchoir familier,
Le bruant proyer mâle, comme fixé,
Lance inlassablement
Sa gamme à tous les vents.

Son chant répété à intervalles réguliers
Se répand dans la campagne,
Tel un message adressé
A une future compagne.

Mais son lopin de campagne
N'attire plus aucune compagne,
Même pas une mélomane
Sensible à son drame.

Cette campagne n'est plus celle d'antan,
Un paradis pour bruants.
Elle est aujourd'hui réduite
A la productivité sans limite.

La plus belle des partitions
Ne doit pas ombrer les productions.
Il n'y a plus le moindre espace
Pour le bruant qui partira de guerre lasse.

Seul le bruit des moteurs
Des puissants tracteurs
Accompagnera désormais le labeur
De leurs conducteurs.



Ivresse du vent

Par Jean-Marc CUGNASSE

Ivresse du vent,
Exaltation des sens,
Printanière euphorie,
Liberté jusqu'à la lie.

Le souffle du vent inspire
Aspire,
Transporte par-delà les rives,
Emporte à la dérive.

Le faucon se grise
Dans le ciel infiniment grand
Et invite au bal du vent
Celle qu'il a conquise.

Quelques danses plus tard,
Sur le rocher noir,
Confiants,
Ils s'engageront pour un printemps.



La matriarche n'est plus

Par Jean-Marc CUGNASSE

La matriarche n'est plus.
Couchée à même la terre,
Sur sa terre nourricière,
La caresse du soleil ne la réchauffe plus.

Elle est entourée des siens, abasourdis.
Ils sont désormais sans la guide incontestée
Qui détenait les savoirs ancestraux éprouvés,
Sans celle qui régissait leur vie.

Sans celle qui faisait communauté.
Sans celle qui faisait autorité
Au sein de la savane arborée,
Même face au félin qui l'affrontait.

Et voilà que cette mémoire n'est plus.
Elle vient de s'éteindre à jamais,
Le clan va devoir se recomposer
Et reconnaître son domaine par son vécu.

L'accompagnement matriarcal survivra au géant.
Librement et sans glorification,
Comme le veut la tradition,
Il sera dilué dans le savoir partagé du clan.

Seul le souvenir sera perpétué.
Il sera marqué fidèlement,
Par un arrêt à chaque passage du clan,
Pour la saluer, simplement la saluer.

Le brame du grand cerf

Par Jean-Marc CUGNASSE

La lune longe la forêt,
De fûts en houpiers,
Donnant vie au peuple des ombres
Soudain présentes en nombre.

C'est nuitamment que le grand cerf a choisi
De s'exposer en toute sécurité,
Lorsque l'Homme est gîté.
Ce sera sa nuit.

Il est animé de cette pulsion
Qui envahit les cerfs à l'automne
Et qui les somme
De se consacrer à la reproduction.

Il se déplace avec la fierté de celui
Qui croit en lui,
Qui s'est façonné des années durant
Pour avoir sa place dans ce moment.

Ses raires vont déchirer le silence
Et informer de l'autorité liée à sa prestance.
Des combats vigoureux et violents
Réprimeront les intrépides concurrents.

Ce soir le grand cerf règnera.
Ce soir, la nuit lui appartiendra
Tant son désir est grand et stimulé
Par les effluves qui errent dans la forêt.

Ce soir, il obéira à son être exalté
Et il bloquera des biches jusqu'à l'acte éphémère,
Jusqu'au dernier raire,
Sans présumer des paternités engendrées.

Ce soir, il veut les biches pour lui
Mais si l'automne fera leur printemps,
Elles restent maîtresses de la nuit,
Car il est difficile d'être à la fois roi et amant.

Le port majestueux
Est certes en tout point prestigieux,
Mais le charme des jeunes cervidés
Officie comme celui des troubadours discrets.

Demain ou plus tard il devra céder sa place
Car ses raires auront perdu de leur puissance
Et viendra le soir où la forêt absorbera en silence
Son désir et sa gloire fanée, loin de la place.



Le retour du tarpan

Par Jean-Marc CUGNASSE

Le noir de la nuit
Se retire lentement.
Le jour naissant
S'éveille à la vie.

Je suis le témoin solitaire
Et émerveillé
D'une première rejouée
Au quotidien depuis des millénaires.

Des couleurs se dispersent,
De plus en plus diverses,
Comme libérées d'un assujétissement,
Joviales comme celles d'un habit de fête d'antan.

L'empreinte humaine possessive
Se fait un temps discrète,
Laisant transparaitre
Une vision de nature à mes yeux primitive.

Un paysage renouvelé apparaît
Emerge ainsi, spontané,
Au gré de touches colorées,
Comme reconstitué.

Des silhouettes grises
Rompent soudain cette solitude aimée,
Comme si une touche de vie s'imposait
Dans cet espace en déprise.

Elles sont sauvages,
Elles sont d'un autre âge,
Des reliques en survivance,
La représentation d'une originelle existence.

Apparition rêvée
Ou retour avéré des petits chevaux ?
Y aurait-il une place dans le tableau
Pour accueillir leur liberté retrouvée ?

Le gris de leur robe,
En se mêlant aux couleurs des aubes,
Nous fera-t-il oublier ce présent terne
Dominé par l'artificialisation et le court terme ?

Fera-t-il émerger un désir de nature primitive,
Une nouvelle perspective,
Un souffle nouveau pour le temps prochain,
Pour enrichir nos lendemains ?



© Jean-Marc CUGNASSE

L'aiglon et le monticole bleu

Par Jean-Marc CUGNASSE

Le temps est long
Pour le jeune aiglon,
Seul dans son nid de branchages
Garni de feuillages.

Ses plumes s'allongent lentement
Avec les jours qui passent
Et il a hâte qu'elles le portent sûrement
Pour ressentir le frisson au-dessus de l'espace,
Pour suivre ses parents dans leurs prospections,
Pour taquiner les choucas affolés
Pour poursuivre les martinets dans leur marathon,
Et enfin pour goûter la liberté.

Mais pour l'heure
Il est assis dans ce nid placé en hauteur,
Encombré par ses fortes pattes
Encore inopérantes.

Et voilà que, rompant cette monotonie,
Apparaît sur le rebord du nid
L'oiseau bleu qu'il ne cesse d'épier
Dans la paroi opposée.

Aucun effroi chez le monticole
Dont ce perchoir improvisé
Lui permet d'avoir un large contrôle
Sur son domaine gardé.

Aucun effroi chez l'aiglon
Qui, à la fois distrait et captivé,
Dévisage le visiteur soudainement émergé
Sans montrer la moindre émotion.

Lorsqu'enfin le monticole
Prend son envol,
L'aiglon se couche et ferme ses paupières,
Donnant libre cours à des pensées secrètes.

Je sens alors soudain en moi naître une illusion,
L'illusion de n'être plus un espion
Dans cette nature spontanée et pour cet aiglon
Qui m'ont rendu disponible pour de nouveaux horizons.



Vision de vison

Par Jean-Marc CUGNASSE

Les herbes irisées
Du bord de l'eau
Captivent ma curiosité
Dans l'ambiance de ce jour nouveau

Partagée avec un évadé qui vit
Discrètement sa vie,
Peu rancunier à l'égard des humains
Lorsqu'il croise leur chemin.

Il a sauvé sa peau
En désertant la cage de l'éleveur
Et en s'affranchissant du fourreur
Pour vivre une vie libre près de l'eau.

Il ignorait le goût de la liberté,
Les crépuscules et les aubes colorés,
La caresse de l'eau et le vol de l'agrion,
Le plaisir des nourritures de saison.

A jamais séparé
De ses ascendants éloignés,
Il voudrait trouver
Sa place et oublier son passé.

Mais ce monde nouveau
N'a pas de place pour lui
Dont la tête est mise à prix,
Après sa peau.

Le voilà accusé d'envahir nos contrées,
Lui qui cherche simplement à vivre,
Lui le déplacé qui n'avait rien demandé,
Lui qui rêve seulement de vivre libre

Lui dont la vie ne se résume pas à sa fourrure,
Au cours du marché de la fourrure,
Et qui craint le verdict final
Qui scelle le sort de tout exotique féral.



Les chevaux noirs

Par Jean-Marc CUGNASSE

Les chevaux noirs semblent comploter
Dans le haut du pré
Tandis que nous échangeons à leur sujet
Dans le bas de ce pré.

Cédant à l'envie de jouer,
Ils dévalent soudain le versant,
Dans un même élan,
Droit sur notre groupe, étonné.

De leur masse imposante
Se dégagent une élégante puissance
Et une détermination impressionnante
Qui néanmoins ne trouble pas notre confiance.

Sans apparente concertation,
Ils se scindent en deux groupes
Qui frôlent et entourent notre propre groupe
Avant de stopper net leur irruption.

Ils portent alors leur regard sur nous,
Satisfaits de leur plaisanterie,
Et mesurent l'effet produit
Par leur jeu fou-fou.

Ces chevaux domestiqués
Viennent de partager d'un trait
Un instant de pleine existence,
De nuancer l'altérité de nos existences.



© Jean-Marc CUGNASSE

Le murmure du ruisseau

Par Jean-Marc CUGNASSE

Porté par le flux de l'eau,
Le murmure sourd et monotone du ruisseau
Entraîne mon esprit et ma pensée,
Lentement, vers un rivage isolé.

Il me fait quitter le monde
Où mes pensées s'étaient égarées
Dans des labyrinthes compliqués,
Pour accéder enfin à mon monde.

J'en oublie la réalité,
Mon présent, mon passé.
Le murmure me nourrit
Me mure et m'envahit.

Seul compte en ce moment
L'instant présent,
Le ressenti personnel,
L'écoute de ce message intemporel.

L'eurythmie du murmure
Me parle une langue pure
Qui suggère un chemin vers l'essentiel,
Dépouillé de tout accord artificiel.

Elle enchante ma solitude,
Des aubes et des aurores insoupçonnées,
Et elle m'accompagne sur des chemins inexplorés,
Me dévoilant des horizons de liberté et de plénitude.



© Jean-Marc CUGNASSE

Coquelicot

Par Jean BONNET

en quatre syllabes
dans l'herbe folle
volant léger
ton rouge contient
du noir comme si
ta robe de sang
lavée du vent
tenait du vert
pour léviter !

Nature

Par Jean BONNET

les petits oiseaux
pénètrent mon aube
j'ai les seins tendus,
la fraîcheur est de mise
pour ces chants cristallins,
les oreilles attentives

mais non... c'est autre chose,
toutes ces années pour la nature
m'ont accompagné
et coulent dans mes veines,
il ne faut pas pleurer
toute cette vie n'est pas vaine !

Qui fréquente qui ?

Aquila chrysaëtos

Par Jean BONNET

Je fréquente le ciel
... si

mes yeux y sont donnés,
mes ailes dans ma mémoire
ont balancé les territoires...

il est sûrement vivant
vibrant dans le vent
des sommets...

il fréquente le ciel
... si !

Parfum

Par Jean BONNET

belle et très pure
jeune femme malgache
aux traits si fins

bois africain
en une sculpture
qui le contient

tête sur sa base
dont on arrache
les quelques grains

qui sentent si bon
avec emphase
dans un flacon !



© Jean BONNET

Forêt de chênes

Par Jean BONNET

ce silence est bordé
d'une orfèvrerie végétale
mais qu'est-ce que c'est :

joliment ombrée de lumières
de branches chamarrées
de profondeurs de verts
et de gris ancien tamisé
de lierre et d'air intérieur
... c'est la forêt de chênes !

J'ai voulu venir

Par Jean BONNET

la mouche avait une voix
de quarante ans et plus
... j'ai voulu venir
avec un bruit de papier froissé
là où la feuille sèche
court entre les vignes...

à la troisième heure
là où j'avais vu son ombre noire
contre la roche claire
dans ma mémoire
le poignard de quelque cigale
... dans mes jumelles

depuis le vingtième siècle !

Elle n'attend... que ça !

Par Jean BONNET

Mes yeux du vol
sur une crête
qui n'attend que ça
... les dieux du vol !?

Mystère

Par Jean BONNET

il n'y a pas beaucoup de clairières
dans le ciel
sur ces collines sur la terre
où l'aigle quitte les nuages
pour trouver une proie
mais pourtant...voici qu'il arrive
de fayards en plein air
en voyage
... il parade en plein vol !

Au lieu dit du pur...

Par Jean BONNET

Osiris père d'Horus
dieu solaire
le faucon
à l'iris noir
cerclé d'or...
- moustaches noires -
au gilet orange
au chapeau orange
au fusil qui brille
au lieu dit du pur
le chasseur !

La coiffe des rotateurs

Par Jean BONNET

le yin et le yang
la coiffe des rotateurs
... et mon bonnet

tourne mon bras
au-dessus de ma tête,
combien de temps l'aigle
dans ma main vide ?

... je fus avec la chenille
tout le temps qu'elle mit
à traverser la route
... sans se faire écraser !

Aller au fond des choses

Par Michel BARATAUD

Ces souches encore saignantes
Ces rameaux qui n'habillent plus l'horizon
Ces troncs qui ne soutiennent plus le ciel
Pour entendre leurs hurlements
Il faut maintes fois s'être glissé sous l'écorce
Avoir écouté les murmures foliaires
Navigué dans les canaux intimes

Leurs plaies sont miennes
Mon sol est à nu
Ma peau écorchée
Le sang reflue vers le passé
Seul refuge possible
L'espoir vacille
L'aube cède aux ténèbres
Peuplées d'ombres terribles
D'ogres mécaniques
De cimes qui basculent

Pourquoi s'entêter
Aller au fond des choses
Créer des alcôves secrètes
Caresser la peau du hêtre
Prononcer des serments
Se lier aux Autres
Se sentir multiple
Pour mieux être soi
La remontée est brutale
Explosion azotée létale

Car trop d'hommes effacent
Alchimistes du volatil
Conquérants insatiables
Couvrant nos chants de leurs bruits
Funambules en déséquilibre
Violeurs du sacré
Avides du vide
Religieux de la surface plane
Nous cédon's à leurs prétentions
De puissance et de possession
Abatteuses de nos foyers sylvestres

Ce soir la fatigue immense
Invite à la perte de conscience
De guerre lasse
Rester en surface
Survoler la peau du temps
Etourdi, insouciant
Comme si l'avenir était aujourd'hui
La légèreté de la vue et de l'ouïe
Comme un velours sur la violence
Un souffle détournant la lance
Etre jouisseur de l'épiderme
Butineur à court terme
Interdit de séjour abyssal
Pour garder le souffle vital

Mais il me manque le grimoire
De la libellule ou du papillon
La métamorphose dont la mémoire
Est enfouie dans mes alluvions
Je reste galérien à bord
De mes vaisseaux sensibles
A voguer vers un asile
Pour fuir les aliénés
Attendre la fin des larmes
La rudesse du désert nu
Ou bien affûter les armes
Pour la lutte éperdue
L'art et la nature pour seules bannières
Vaine résistance aux âmes guerrières
La paix du havre final
Devient l'unique fanal

Creux du Loup,
8 novembre 2023





PLUME DE NATURALISTES



La nature en littérature



© Michel BARATAUD

Une rubrique du recueil annuel **numéro 7**
déc. 2023

SOMMAIRE

Michel BARATAUD.

AlfonSauvagEva.

Nouvelle inédite

p. 279

Bernard BOISSON.

La forêt primordiale.

présenté par : Daniel Demontoux

p. 281

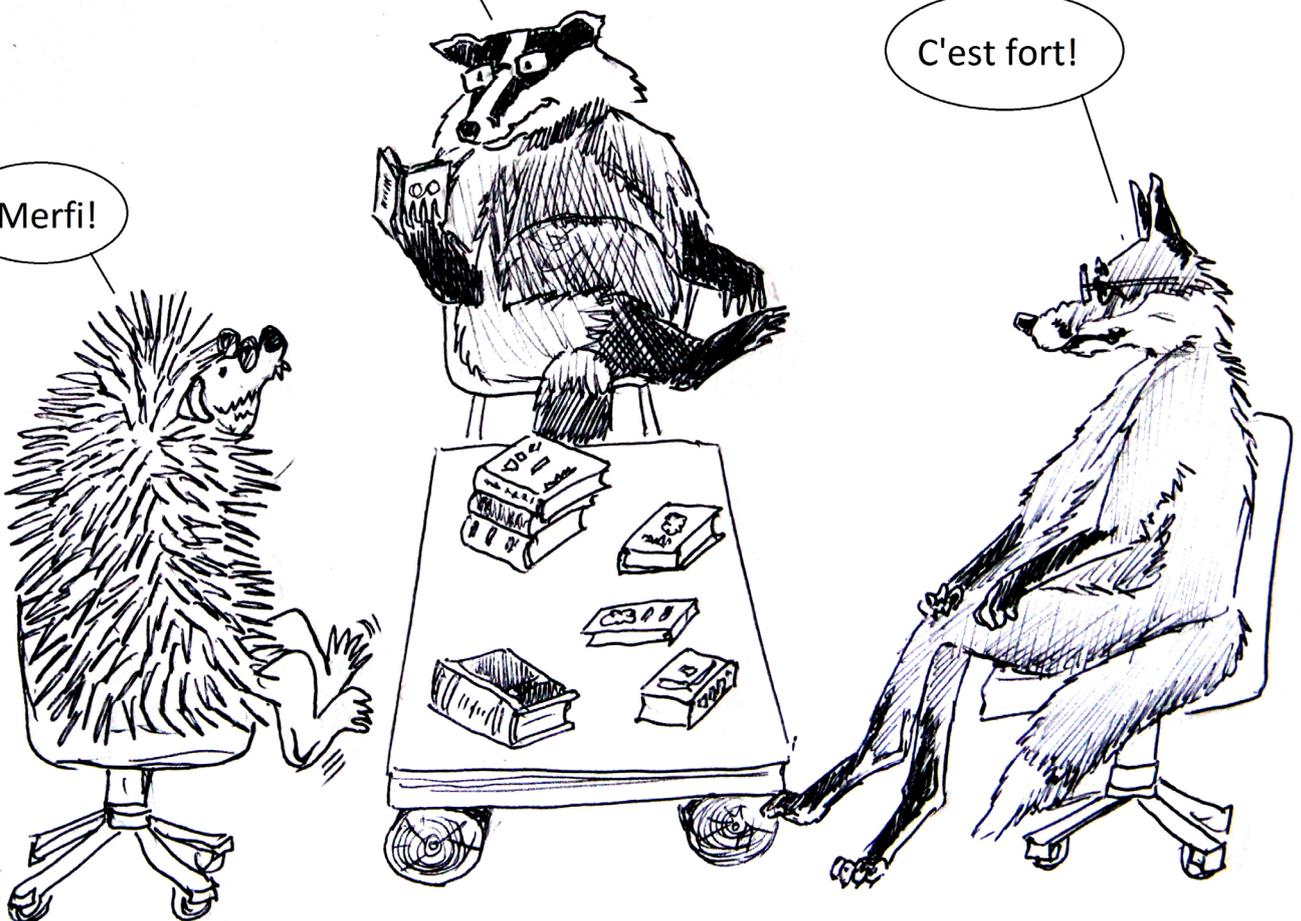
...et là, page 64, cette phrase glaçante: "Alors, allongé sur le macadam, je vis foncer vers moi, les deux soleils de la nuit."

C'est terrible!

Prenez un chewing-gum !

Merfi!

C'est fort!



Alfonso Sauvage

Michel Barataud

Flanant sur les vieilles ruines du quartier de l'ancienne bibliothèque, en passe de devenir un complexe moderne de locaux d'entreprises, Alfonso déniche du regard une feuille imprimée, en partie déchirée et délavée, posée sur les décombres. « Un livre ! » s'exclame-t-il, ému aux larmes de ce témoin de culture, fleur que le hasard de la brise semble faire éclore sur le sol stérile. Il entreprend aussitôt de construire un abri de fortune contre la pluie et le vent, rêvant d'un mausolée contre le temps et l'oubli.

Le lendemain, Alfonso revient sur ce lieu devenu sacré ; il érige au-dessus de la relique un panneau, sur lequel il exprime son émotion en quelques mots. Cette feuille a-t-elle été implantée ici par le hasard ? Ou bien par des forces invisibles puissantes, propriétés émergentes d'une histoire culturelle très ancienne ? Alfonso regarde cette feuille comme un symbole ; celui de notre essence originelle, de la pensée sauvage humaine, et de l'expression concrète de leur résistance à survivre.

Sa ferveur attire l'attention de passants qui s'attroupent autour d'Alfonso, louant son initiative, donnant leurs propres interprétations, leurs conseils de sauvegarde...

Ce même jour, Eva effectue son pèlerinage familial sur les lieux de cultures anciennes, à la recherche de signes et d'ondes fossiles. Cette mémoire des savoirs, et des liens innombrables qu'ils tissent entre

les humains, était devenue pour elle plus qu'une spécialité d'amateur : une raison de vivre en restant émerveillée. Intriguée par les bribes de conversation, elle s'approche et découvre la feuille, surmontée du décor muséographique improvisé avec son frontispice : « Cette feuille sauvage est toute notre culture » ; elle écoute les commentaires passionnés d'Alfonso...

Une fois le petit groupe dispersé vers ses occupations citadines, Eva s'avance pour lire quelques phrases de la page imprimée ; elle reconnaît de suite un extrait du premier chapitre du livre de Jean Giono, « Le chant du monde ». Emue, mais aussi troublée par l'enthousiasme d'Alfonso, elle se risque à glisser dans les convictions du jeune homme un autre éclairage sur sa découverte.

« Nos bibliothèques ne sont plus que des souvenirs anciens, et chacun s'est habitué à ce qu'un simple extrait de livre incarne l'essence de notre culture écrite. Pourtant, même un livre complet (une rareté de nos jours !) ne représente qu'une particule élémentaire de ce réseau immense et complexe que nous appelons notre culture ancienne, notre pensée sauvage. Certes, un tel objet témoigne de ce qui a été, de ce qui pourrait être à nouveau... Mais ce témoin n'est qu'une entité physique isolée, privée de ses interconnexions ; comme le serait un rescapé solitaire sur une île déserte. La culture, la pensée sauvage, ce n'est pas seulement la simple somme des objets ou des langages créés

par les humains ; c'est aussi la multitude des interactions générées entre toutes les personnes, de tous temps et de tous lieux ; un monde que les livres, les images, les musiques, les contes, etc. n'ont fait que favoriser et amplifier. Ainsi, cette feuille n'est qu'une relique désincarnée de ce que fut notre culture... »

Alors Alfonso suivit Eva, qui continuait à l'abreuver de son message. Ils marchèrent longtemps. Des portes s'ouvraient sur un espace oublié ; à redécouvrir ; à recréer.

Le soleil doux de mars chauffe la lisière du bois, et baigne l'écorce sombre du gros douglas dont la chaleur rayonne jusque dans mon dos. Moment idéal de recueillement dans la nature.

Je referme mon livre ; cette nouvelle d'anticipation fait froid dans le dos. Pensif, je lève mon regard de côté, vers l'alignement géométrique des troncs qui jalonnent la pénombre du sous-bois. Ce sol aussi est couvert de décombres : ici ce sont les aiguilles et rameaux morts tombant régulièrement des frondaisons. Seul fanal de vie au ras du sol, perdue et fragile, une petite fronde de fougère a réussi à se faufiler à travers la litière inutile, qu'aucun organisme ne vient digérer. Petite feuille découpée, veinée de signes, malmenée par l'hiver.

Les paroles d'Eva s'échappent des pages refermées, et tourbillonnent dans le sous-bois planté, organisé comme un escadron militaire, bouclier contre la lumière et le foisonnement biologique. Chacun de ces arbres est une entité gonflée de vie, un témoin de ce que nous appelons la nature. Mais leur ensemble n'est qu'une collection artificielle, vide de la multitude des interconnexions qui caractérise une forêt. Une vraie forêt : ancienne, plurielle,

grouillante, bruyante, saturée de liens invisibles. Je me sens « très Alfonso » : contrairement à ce que je croyais, je ne suis pas dans la nature sauvage. Une touffe d'herbe perçant le bitume, une rousserole nichant dans les roseaux d'une station d'épuration, ne sont que des électrons errants, des pionniers têtus ou des vestiges en sursis.

Sur le chemin du retour, mon regard fouille le paysage, à la recherche du sauvage selon Eva. Je réalise alors que depuis l'enfance je me contente d'une idée de la nature qui m'évite le plus possible de souffrir de nombreuses absences : je confonds un état des lieux actuel issu d'un héritage pillé, avec ce qui devrait exister si les règles universelles n'avaient pas été piétinées.

Vers où me tourner, à quelle distance me déplacer, et jusqu'à quand espérer trouver cet idéal primordial à une autre échelle que celle du lambeau cerné, de l'orphelin minuscule ?

L'évidence se glissait dans tous les interstices : parler de sauver la planète est non seulement inepte mais inefficace. C'est Eva qui a raison : commencer, auprès de son prochain, par redéfinir le sauvage, pour mieux l'exiger. Corriger la dérive de chaque génération humaine qui, par confort ou par ignorance, remet les compteurs de la nature sauvage à zéro, en se basant sur ce qu'il lui reste à contempler. En lutte sociale comme en lutte écologique, cela fait bien trop facilement le jeu des tyrans politiques et des profiteurs économiques.

Je suivis alors cette Eva naissante en moi, qui continuait à m'abreuver de son message. Je marchais longtemps. Des portes s'ouvraient sur un espace ...

Combeauvert, 29 janvier 2023.

La forêt primordiale

de Bernard BOISSON

Par Daniel Demontoux

Hier, on replantait la forêt pour des «histoires» d'érosion ; aujourd'hui on va replanter la forêt pour des «histoires» de CO₂. Mais de quelle forêt parlait-on au début du XX^{ème} siècle, et de quelle forêt parle t'on en ce début de XXI^{ème} siècle ? On le sait tous, de plantations d'arbres auxquelles on a attribué un rôle, un objectif précis: celui de protéger l'homme des conséquences des dégâts qu'il a fait et continue toujours de faire, et ainsi d'assurer son avenir, du moins le croit-il.

Nous savons que pour être en présence d'une forêt digne de ce nom il faut qu'elle possède l'essentiel de sa biodiversité associée, notamment une flore, une faune et une fonge propres, parmi lesquels les acteurs indispensables de la dégradation du bois. Pour un boisement régénéré artificiellement, il faudra des décennies avant que nous soyons en présence d'un écosystème à part entière où les êtres vivants coexistent, interagissent entre eux et avec leur milieu selon la définition consacrée.



A l'heure où les destructions des forêts appelées primaires, vierges, vieilles (anciennes et mûres) se poursuivent encore et encore en Europe, la protection de ces lambeaux de sylves est plus que jamais primordiale, pour la conservation des espèces ainsi que pour notre bien-être tant physiologique que mental.

Bernard Boisson, écrivain-poète de la forêt, en a fait le titre d'un livre magnifique de photos et de textes, intitulé «La forêt primordiale», éditée en 2008 aux Editions Apogée et dont voici deux extraits.

*Il est des senteurs de bois pourri qui émanent des grottes végétales ;
Il est des senteurs de mousses gorgées de pluie
Comme des éponges de printemps.
Et, loin dans le bois, s'élève le chant du pic noir,
Chant suspendu qui tend tout l'espace
Comme la clef de voûte d'un silence intemporel.*

*La forêt d'un calme assoupi semble frémir
A cette plainte lointaine.
Complainte qui touche la sève ténue des arbres séniles,
Et chante l'éternel par-delà les cycles.*

*Et la forêt roule entre le flux de l'exubérance
Et le reflux de la désolation.
Comme envoûtée par ce chant,
Elle s'emplit d'une grâce qui unit tous les âges.*

Il est un seuil parfois plus invisible qu'une lisière, peut-être le seuil le plus intérieur de toute forêt : celui où disparaît cette nature qui n'était encore qu'un environnement et où commence celle qui revêt la dimension de l'ailleurs. C'est lors de ce franchissement que très spontanément nous venons à dire « oui ! c'est là ».

Désormais notre voix devient plus basse, nos échanges plus laconiques jusqu'à se dissimuler dans le silence de l'écoute.

Si nous entrons dans cette vieille forêt seulement avec un regard, il se peut qu'à l'inverse nous en ressortions avec une vision. Effectivement, sur ces terres perdues nous pouvons dépasser la seule disposition à voir pour nous retrouver dans cette impression d'entendre intérieurement ce que nous voyons ! Notre regard devient habité par tout ce qui vit. Il n'y a pas que notre vue ; tous nos sens s'intériorisent, se recueillent pareillement. La résonance du lieu incise

nos perceptions. Dès lors nous sommes troublés de découvrir qu'un monde aussi étranger à nous-mêmes puisse autant vibrer dans l'inconnu de notre intimité ! Une sensation plus vive d'exister nous envahit graduellement et nous déborde. L'impression de reprendre connaissance nous conquiert. C'est comme si l'éveil extirpait de nous un oubli qui outrepassa la seule mémoire de notre existence.

Plus tard nous viendra l'envie de partager cette expérience, comme pour cautériser l'exil qu'un tel accroissement de sensibilité a inopinément engendré, mais voilà, les mots nous manquent pour formuler un tel vécu. Nous ne sommes pas habitués à utiliser notre langage pour témoigner de tels instants et quand bien même pourrions-nous y parvenir, n'avons nous pas l'impression dérisoire de décrire à autrui une symphonie qu'il n'a pas entendue ? Oui, les mots ne semblent être que des assemblages de lettres quand nous voulons communiquer l'essence même du monde !

Ainsi, peut-être nos éveils à l'essentiel se dérobent-ils aussi vite de notre vie que nos rêves au sortir du sommeil, sans doute parce que nous restons faibles pour les reconnaître ; souvent parce que nous nous sentons impuissants à les formuler et plus encore parce que nous ne savons pas inventer un art de vivre pour ne pas perdre « l'âme de ce que nous avons vécu ».

Comment dès lors revenir vers le monde des machines et de l'humanité machinale en communiquant à nos semblables ce choc intime avec l'univers sauvage ?

Peut-être l'enjeu inconsciemment pressenti de cette découverte conditionnera ce que nous nous autorisons à vivre et mûrir réellement. Notre expérience sera toujours à la mesure de nous-mêmes, de notre sensibilité, de notre force vitale, de notre courage...

PLUME DE NATURALISTES



La nature en musique



Une rubrique du recueil annuel **numéro 7**
déc. 2023

SOMMAIRE

Hubert-Félix THIEFAINE

Sentiments numériques revisités

présenté par : Matthieu BERNARD

p. 283



© Tanja KESSELS

R
2006

Sentiments numériques revisités

de Hubert-Félix THIEFAINE

Par Matthieu BERNARD

Paroles :

Quand les ombres du soir chevauchent sur
la lande
Avec dans leurs passeports Sherwood ou
Brocéliande
Quand les elfes titubent sous l'alcool de
sorgho
Dans les cercles succubes de la Lune en
faisceaux
Quand les vents de minuit décoiffent les
serments
Des amants sous les aulnes d'un hôtel
flamand
Quand tes visions nocturnes t'empêchent
de rêver
Et couvrent ton sommeil d'un voile inachevé
Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime
Quand les chauves-souris flirtent avec les
rossignols
Dans les ruines d'un royaume où mon crâne
est mongol
Quand les syndicats brûlent nos rushes et
nos démons
Pour en finir avec le jugement des salauds
Quand humpty dumpty jongle avec nos
mots sans noms
Dans le bourdonnement des câbles à haute
tension
Quand tu m'offres épuisée sous l'œil d'une
opaline
Les charmes vénéneux de tes fragrances
intimes
Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime
Quand les théâtres antiques recèlent nos
orgies
Catal Hoyük airport, Manco Capac City

Quand nos murs se recouvrent de
hiéroglyphes indiens
Avec nos voix blafardes en feed back au
matin
Quand tes mangoustes viennent avaler mes
coulevres
Dans ces nuits tropicales où rugit le grand
œuvre
Quand l'ange anthropophage nous guide
sur la colline
Pour un nouveau festin de nos chairs
androgynes
Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime
Quand les clochards opposent la classe et
l'infini
A la vulgarité glauque de la bourgeoisie
Quand les valets de cour, plaideurs
pusillanimes
Encombrent de leurs voix nos silences et
nos rimes
Quand, aux détours d'un bar tu flingues aux
lavabos
Quelque juge emportant ma tête sur un
plateau
Quand tu branches les hélices de ma
mémoire astrale
Sur les capteurs-influx de ta flamme initiale
Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime
Quand les traces de Rorschach sur la tôle
ondulée
Servent aux maîtres à tester l'autochtone
humilié
Quand sur la Moleskine des limousines en
liesse
Ils en rient en fumant la mucho cojones
Quand les cris de l'amour croisent les crocs
de la haine

*Dans l'encyclopédie des clameurs
souterraines*

*Quand je rentre amoché, fatigué, dézingué
En rêvant de mourir sur ton ventre mouillé
Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime*

*Quand dans la lumière sale d'un miroir
tamisé*

*Tu croises l'œil éphémère d'une salamandre
ailée*

*Quand dans les brumes étales de nos corps
transparents*

*Tu réveilles mes volcans lumineux du néant
Quand mes pensées confuses s'éclairent au
magnésium*

*Sur les écrans-secrets de ton pandémonium
Quand mes bougainvillés se mêlent aux
herbes folles*

*Dans ta chaleur biguine au crépuscule créole
Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime*

*Quand les ombres du soir poursuivent sur
la lande*

*Le flash des feux arrières d'une soucoupe
volante*

*Quand le soleil se brûle aux contours de tes
reins*

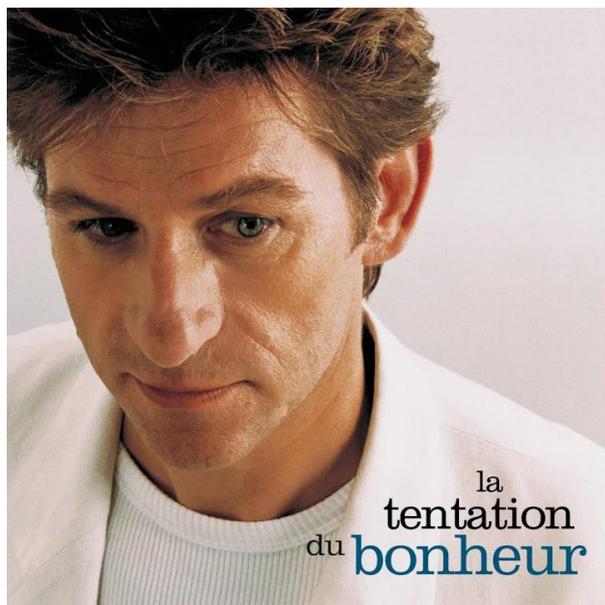
*Parmi les masques obscurs d'un carnaval
romain*

*Quand l'ordre des humains nous sert dans
son cocktail*

*5 milliards de versions différentes du réel
Quand tu pleures essoufflée au creux de ma
poitrine*

*Avec les doux murmures des fréquences
féminines*

*Je n'ai plus de mots assez durs
Pour te dire que je t'aime*



la
tentation
du bonheur

Cette chanson d'Hubert-Félix Thiéfaine, contenue dans l'album « La tentation du bonheur » paru en 1996, n'est pas la plus connue de l'auteur-compositeur-interprète franc-comtois. Et ce morceau, comme tant d'autres du chanteur, est une espèce d'ovni musical mais surtout dans le texte.

Difficile en effet de comprendre à la première lecture ce texte fourmillant de références multiples et éclectiques : Humpty Dumpty, l'œuf personnifié de Lewis Carol qui dialogue avec Alice, le site archéologique de Çatalhöyük situé en Turquie ou encore le fameux test d'évaluation psychologique de Rorschach. Les références charnelles, tout comme celles mystiques aux elfes, à Sherwood et Brocéliande jusqu'aux soucoupes volantes, ou encore à diverses substances plus ou moins autorisées, sont aussi bien nettes et évidentes !

Mais on note surtout l'omniprésence dans le texte d'éléments relatifs à la nature avec de nombreuses espèces citées : chauves-souris, Rossignol, Couleuvre, Salamandre (ailée !), herbes folles, Bougainvilliers et la lande qui débute la chanson et revient à la fin. Et cette phrase qui décrit si bien les ambiances crépusculaires de l'été : « Quand les chauves-souris fleurissent avec les Rossignols » ...

Il résulte, finalement un texte qui, loin d'être brouillon, est d'une poésie incroyable, rendue probablement plus forte encore par les difficultés à conceptualiser ce que l'auteur a voulu nous conter. Car soyons honnête, même en ayant régulièrement écouté et apprécié ce morceau, je n'ai toujours pas réellement saisi s'il s'agit d'une déclaration ou d'une rupture amoureuse, ou alors d'une simple divagation de l'esprit de Thiéfaine. Toujours est-il que l'homme, que l'on sait sensible aux problématiques de notre planète (voir le morceau Alligator 427, pamphlet anti-nucléaire écrit après une manifestation à Fessenheim) n'a probablement pas utilisé au hasard ces multiples références à des espèces végétales et animales.

Ce morceau prend toute sa puissance en version live, en particulier cette version enregistrée en 2015 où il manque malheureusement un paragraphe, supprimé : <https://www.youtube.com/watch?v=KGdWkzMJN4c>

La revue Plume de naturalistes
est ouverte gratuitement
à vos manuscrits,
vos idées et vos suggestions
que vous pouvez envoyer
à cette adresse :
revue-plume@outlook.com

Les informations sur la revue
et les instructions aux auteurs
sont disponibles sur le site
www.plume-de-naturalistes.fr
(onglet *Écrire un article*)

Cette revue est référencée
dans le catalogue de la
Bibliothèque Nationale de France :

ISSN 2607-0510

