MS 98. MON-245

UNIVERSITE MONTPELLIER H SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC
ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE MONTPELLIER

Diplôme d'études approfondies (DEA)

BIOLOGIE DE L'EVOLUTION ET ECOLOGIE

1998

Slimane METREF

HETEROGENEITE SPATIALE ET TEMPORELLE DANS LE SUCCES REPRODUCTEUR DES PASSEREAUX PALUDICOLES

Stage principal effectué à la Station biologique de la Tour du Valat
Sous la direction de Mme Brigitte POULIN

Stages complementaires :

1. Caractérisation d'une population de coléoptères à l'aide d'un marqueur moléculaire: l'A.D.N. mitochondrial. Stage effectué dans le laboratoire de Zoogéographie Montpellier III

   Sous la direction de M, Eric de STORDEUR

2. Distribution spatiale des coquilles de bivalves, nids potentiels des Gobies dans le système Vaccarès. Stage effectué à la Station biologique de la Tour du Valat

   Sous la direction d'Alain CRIVELL1

Soutenu les 03 et 04 septembre 1998 devant la commission d'examen.

Membres du jury signataire du PV d'examen :
B. Delay (Président), J. Maillet (Représentant ENSAM), J. Escarre et M. Raymond (Directeur des études), L. Thaler (Conseiller doctoral).

SOMMAIRE

RÉSUMÉ 4

ABSTRACT 4

INTRODUCTION 5

ZONE D'ÉTUDE ET MÉTHODES 7

a) Zone d'étude 7

*Localisation 7

*Description de l'habitat 7

*Conditions météorologiques de la région 8

b) Description des espèces étudiées 8

c) Échantillonnage 10

*Abondance et reproduction des fauvettes paludicoles 10

*Prédation des nids 11

*Abondance des ressources alimentaires 12

d) Analyses statistiques 13

RÉSULTATS 14

a) Abondance des passereaux paludicoles 14

b) Alimentation et reproduction des passereaux paludicoles 14

c) Prédation des nids 15

d) Abondance des ressources alimentaires 16

DISCUSSION 18

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 21

Résumé

La disponibilité des ressources alimentaires et le taux de prédation des nids sont reconnus comme étant les principaux facteurs influençant le succès de reproduction des oiseaux. Contrairement à la majorité des passereaux habitant les milieux forestiers, les fauvettes paludicoles s'alimentent fréquemment en dehors des aires territoriales- Cette étude vise donc à évaluer comment l'abondance des ressources et les risques de prédation des nids interagissent dans le temps et l'espace pour déterminer le choix des sites de nidification et d'alimentation de deux espèces du genre *Acrocephalus*, soit la Lusciniole à moustaches et la Rousserolle effarvatte. L'échantillonnage a été réalisé en avril, mai et juin le long de 3 transccts dans une roselière de 40 ha aux Marais du Vigueirat (Camargue), Les variations spatio-temporelles dans l'abondance de la Lusciniole et de la Rousserolle ont été déterminées à l'aide de stations d'écoute d'un rayon fixe de 50 m et d'une durée de 20 minutes. En supplément de l'abondance, les comportements d'alimentation et de reproduction des individus étaient notés. Les risques de prédation ont été évalués avec un protocole expérimental utilisant 72 nids artificiels fixés à 20 et 60 cm du sol et comprenant un œuf de caille et 2 oeufs en pâte à modeler. Les empreintes laissées sur ces derniers suggèrent que les principaux prédateurs sont le Busard des roseaux, le Surmulot et le Rat noir. En parallèle, l'abondance des arthropodes a été évaluée à l'aide du filet fauchoir et de cuvettes jaunes. Un indice d'abondance des ressources a ensuite été calculé en tenant compte des préférences alimentaires des deux espèces. Ces résultats révèlent que les proies consommées par la Lusciniole sont de petite taille et appartiennent à des taxons davantage abondants au centre de la roselière, alors que la Rousserolle consomme des proies de taille légèrement supérieure dont l'abondance est maximale en bordure de l'étang. La distribution spatiale des activités de reproduction chez la Lusciniole, couplée à l'expérimentation avec les faux nids, suggèrent que la densité des individus nicheurs est supérieure là où les risques de prédation sont inférieurs. Sur une base temporelle, nos résultats suggèrent que les nicheurs précoces comme la Lusciniole sont soumis à des risques de prédation moindre, alors que les nicheurs tardifs comme la Rousserolle profitent d'une abondance supérieure des ressources alimentaires.

Abstract

Food availability and nest prédation arc recognised as the major factors influencing breeding success in birds. In contrast to many forest passerines, *Acrocephalus* warblers have most of their foraging activitics occurring outside the breeding territory. This sludy aims at determining how food abundance and nest predation interact in time and space to influence the sélection of feeding and nesting sites by the Moustached warbler and the Reed warbler. Field work was carried out in April, May and June along three transects within a 40 ha reedbed at the Vigueirat Marshes (Camargue). Spatial and temporal variations in species abundance were determined through point counts of 50 m radius and 20 minute duration. In addition to bird abundance, foraging and reproductive behaviours were noted. Risks of nest predation were assessed based on an experimental protocol using 72 fake nests located at two heights and holding one quail eggs and two plasticine eggs. Marks left on the latters allowed us to identify the most important nest predators as the Marsh Harrier, the Brown rat and the Black rat. Food abundance was assessed with sweep net and yellow water traps. A food availability index was further calculated for each bird species by taking into account their feeding preferences. It appears that invertebrate prey taken by the Moustached warbler were small and more abondant in the centre of the reedbed. Food items taken by the Reed warbler were slightly larger and more common on the lake side of the reedbed. Spatial distribution of breeding activitics of the Moustached warbler together with the fake nest experiments suggest that birds forage more extensively where food resources are more abondant and nest where prédation risks are lower. On a temporal basis, it appears that early breeders such as the Moustached warbler expérience a lower risk of nest prédation, while late breeders such as the Reed warbler benefit from a higher availability of food resources.

INTRODUCTION

Les principaux facteurs influençant le succès de reproduction des oiseaux sont reconnus comme étant la disponibilité des ressources alimentaires et le taux de prédation des nids (MARTIN 1995, SCHULZE-HAGEN et al. 1996). Il a été démontré depuis longtemps qu'une forte abondance de ressources alimentaires riches en protéines est nécessaire pour le développement des œufs chez la femelle et éventuellement le nourrissage des jeunes (PERRINS 1970). Par ailleurs, la prédation des nids est la principale cause de mortalité des poussins chez un grand nombre d'espèces aviaires (MARTIN 1987), étant responsable de 70-80% des pertes en moyenne (RICKLEFS 1969, MARTIN 1988, BOROWIEC 1992). Bien que la limitation des ressources et la compétition peuvent affecter le succès de nidification, les stratégies de reproduction qui minimisent les conséquences de la prédation devraient être fortement favorisées par la sélection naturelle (MARTIN 1992, SCHULZE-HAGEN et al. 1996).

Contrairement à la majorité des passereaux habitant les milieux forestiers, les fauvettes paludicoles nichant dans les roselières ne défendent pas de territoires pour les activités d'alimentation (CATCHPOLE 1973, CRAMP 1993, SCHULZE-HAGEN et al. 1996). Ces dernières sont souvent réalisées sur de grandes distances, alors que les oiseaux montrent peu d'interactions agonistiques durant leur réalisation. Un tel comportement est probablement associé au caractère spatio-temporel variable des insectes consommés (HENRY 1977, 1978). Puisque l'abondance de ces insectes varie fortement dans l'espace et dans le temps, l'établissement d'un territoire fixe pour l'alimentation ne serait pas rentable d'un point de vue énergétique (BROWN 1964).

Les risques de prédation et de parasitisme des nids sont un facteur important dont l'influence sur le succès reproducteur est de plus en plus reconnu (HOEHER 1973,

WYLLIE 1975, HENRY 1979, BIBBY et THOMAS 1987, MOLLER 1988 et 1989, JOHNSON et TEMPLE 1990, YAHNER et MORREL 1991, SCHULZE-HAGEN et al. 1992, SCHULZE-HAGEN et al. 1996, BAYNE et al. 1997, JOBIN et PICMAN 1997, KLEINDORFER et HOI 1997). Les roselières sont également un habitat particulier suite à la couverture végétale qu'elles offrent pour le camouflage des nids. Ainsi, en raison de leur caractère monodominant, les phragmitaies offrent une structure végétale simple et de densité variable étant composée essentiellement de tiges de roseau (*Phragmites australis*). L'hétérogénéité de ce couvert végétal affectera donc potentiellement les risques de prédation des nids (ILLE et al. 1996). Le choix des sites de nidification peut alors être étroitement lié à la structure végétale, puisque les territoires ne sont pas établis en fonction de l'abondance des ressources alimentaires.

Ce travail porte sur l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions environnementales susceptibles d'influencer le succès reproducteur de deux espèces de passereaux paludicoles, soit la Lusciniole à moustaches *Acrocephalus melanopogon* (Temminck 1823) et la Rousserolle effarvatte *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann 1804) dans une roselière méditerranéenne du sud de la France. Plus particulièrement, cette étude vise à évaluer comment l'abondance des ressources et les risques de prédation des nids interagissent dans le temps et l'espace pour déterminer le choix des sites de nidification et d'alimentation par les fauvettes paludicoles.

ZONE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

a) Zone d'étude

*Localisation

L'étude a été réalisée dans la roselière de Canisson, aux Marais du Vigueirat. Situé en Camargue (43°29' N, 4°48' E), le domaine correspond à la partie centrale de la dépression du Vigueirat, vaste zone marécageuse s'étendant entre le grand Rhône et la Crau. Il est ceinturé par deux larges canaux d'eau douce, le canal du Vigueirat à l'Est et le canal d'Arles à Bouc à l'Ouest (LUCCHESI et GERBEAUX 1994). Les phragmitaies du domaine (250 ha) représentent l'une des plus grandes superficies de roselière du delta du Rhône avec l'étang du Landre, tout proche, et la petite Camargue.

*Description de l'habitat

La roselière du site d'étude correspond en fait à une cariçaie évoluant vers une phragmitaie selon un gradient du milieu aquatique au milieu terrestre. Pour les besoins de l'expérimentation, nous avons tracé trois transects parallèles et équidistants de 600 mètres de long et tous situés au moins 50 m à l'intérieur de la roselière. Le premier transect est localisé à proximité de la digue, le deuxième, situé 175 m plus loin, est au centre de la roselière, alors que le troisième est en bordure de l'étang du Landre (Fig. 1). *Phragmites australis* domine clairement sur le premier transect où seules six autres espèces végétales ont été recensées dont les plus abondantes sont *Carex spp.* et *Galium sp.* Sur le deuxième transect, 12 espèces sont identifiées et aux *Carex* et *Galium* très abondants, s'ajoute *Berula*

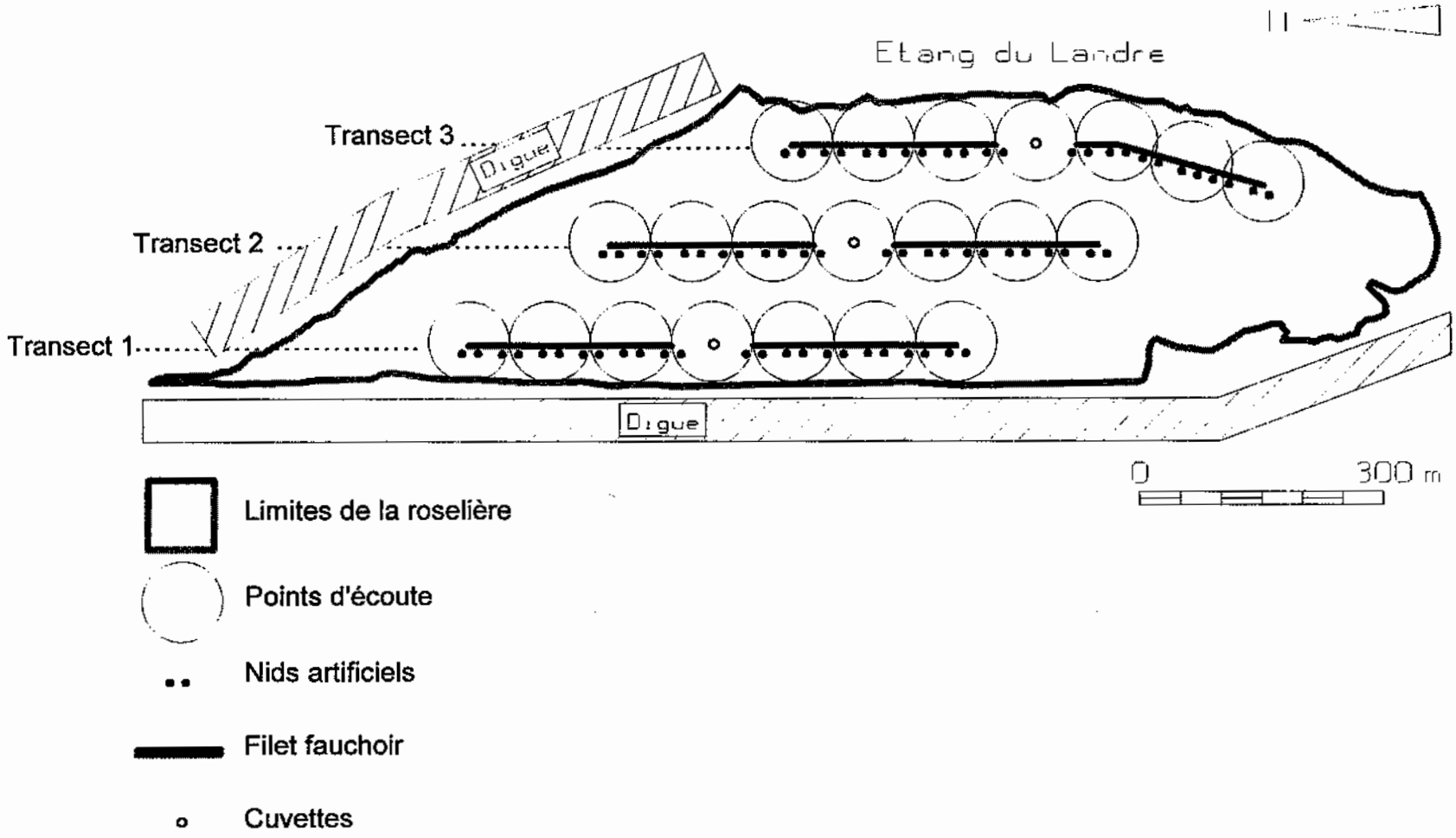


Fig. 1. Répartition des activités d'échantillonnage dans la roselière de Canisson, Marais du Vigueirat.

erecta. Enfin, sur le dernier transect, on retrouve en plus des espèces citées précédemment 17 espèces, dont *Calystegia sepium*. La densité du roseau varie de façon inversement proportionnelle à la diversité végétale avec 87,7, 74,7 et 59,0 tiges vertes/m² sur les transects 1, 2 et 3 respectivement. La densité des tiges sèches suit le même patron avec respectivement 326, 242 et 77,7 tiges/m².

***Conditions météorologiques de la région**

Le climat de la région est typiquement méditerranéen. Selon les données de la station météorologique de la Tour du Valat, les températures moyennes pour les mois d'avril, mai et juin furent légèrement supérieures à la normale avec 13,0 18,0 et 21,7°C, respectivement. Quant aux précipitations mensuelles moyennes en 1998, elles furent de 84,5 mm en avril, 52,6 mm en mai, et 18,8 mm en juin. Il en ressort que le mois d'avril fût nettement plus humide que la normale (48,6 mm) alors que le mois de juin était plutôt sec (normale de 29,5 mm).

b) Description des espèces étudiées

La Lusciniole à moustaches et la Rousserolle effarvatte sont deux sylviidés nicheurs de 12,5 cm de longueur, abondants dans les massifs de roseaux (*Phragmites australis*) et de massettes (*Typha angustifolia*), caractérisés par une strate basse de tiges sèches cassées ainsi que la présence d'eau pour l'alimentation. La première espèce est résidente et représente la seule *Acrocephalus* présente en hiver dans le midi méditerranéen de la France. La seconde est un migrateur de longue distance qui se retrouve en Europe depuis le 58° de latitude à partir du mois d'avril et migre en août-octobre (PARIS 1921, MAYAUD et al.

1936, ISENMANN 1993, JONSSON 1994). Selon GEROUDET (1954), HOEHER (1973) et CRAMP (1993), la Lusciniole est essentiellement solitaire et territoriale et ne forme pas de bande, mais peut se grégariser sur des sites de nourriture favorable. Le territoire est utilisé pour courtiser, nicher et la nourriture est recherchée à l'extérieur de celui-ci (CATCHPOLE 1973, SCHULZE-HAGEN et SENNERT 1990, CRAMP 1993). Ses pattes sont relativement longues avec de longues griffes qui permettent d'exploiter au maximum les petits organismes de la structure verticale des tiges des plantes aquatiques. Elle se nourrie presque exclusivement d'arthropodes, spécialement de petits coléoptères mais les escargots aquatiques sont régulièrement pris. Le nid est une coupe profonde désordonnée, formé de feuilles et de tiges perdues des plantes aquatiques, avec une dense garniture interne de fleurs, de roseaux et quelques plumes. Il est suspendu de plusieurs tiges par des boucles de matériaux et les œufs sont sub-elliptiques (18×13,2 mm, 1,6 g). En général, il y a deux nichées de 3 à 6 œufs par an. La Rousserolle, quand à elle, est beaucoup plus abondante selon les auteurs pré-cités. Comme pour la Lusciniole, les sexes sont similaires, les individus sont monogames et deviennent solitaires en dehors de la saison de reproduction. La Rousserolle est territoriale, opportuniste mais le régime alimentaire des adultes est peu connu et l'on suppose qu'il est similaire à celui des poussins. En général, il est constitué essentiellement d'araignées, de diptères, de coléoptères, d'odonates, d'hétéroptères, d'homoptères, d'hyménoptères, de lépidoptères, de larves d'insectes variables et de gastéropodes (CRAMP 1993). Ses méthodes d'alimentation sont différentes de la Lusciniole. En effet, les adultes de cette espèce attrapent les proies dans l'air où ils utilisent des techniques de capture très complexes (DAVIES et GREEN 1976). Ces techniques de capture varient avec la température diurne changeante. Ainsi, les oiseaux tendent à prélever les insectes immobiles sur la végétation tôt le matin et tard le soir, alors qu'ils utilisent davantage les techniques aériennes en milieu de journée. Le nid est profond,

cylindrique et formé d'herbes, de tiges de roseaux et de feuilles.. Les œufs sont sub-elliptiques également (18,4×13,6 mm, 1,75g). En général, il y a une nichée par an, mais une deuxième tentative est fréquente dans le cas d'une première nichée infructueuse (BOROWIEC 1992, SCHULZE-HAGEN et al. 1996).

Ainsi, pendant la saison de reproduction, les deux espèces sont similaires au niveau de la monogamie, de la taille des territoires non exclusifs, de la masse corporelle (10-12 g), de la taille des pontes et du nombre de nichées par an (KLEINDORFER et al. 1995). Outre les habitudes alimentaires, elles diffèrent principalement au niveau de la période temporelle utilisée pour la reproduction et de l'emplacement des nids (KLEINDORFER et al. 1995). Ainsi, les activités de reproduction de la Lusciniole débutent en mars-avril alors que celles de la Rousserolle débutent plutôt en avril-mai. Les nids de la Lusciniole sont situés dans le premier tiers des tiges de roseaux près du sol, alors que ceux de la Rousserolle sont situés à mi-hauteur.

c) Échantillonnage

***Abondance et reproduction des fauvettes paludicoles**

Pour les besoins de l'étude, nous nous sommes inspirés de la méthode d'échantillonnage des stations d'écoute (BLONDEL, FERRY et FROCHOT 1970). Celle-ci consiste à rester immobile et noter tous les contacts avec les oiseaux pendant une certaine période de temps, en général entre 10 et 20 minutes. En supplément, nous avons noté la présence de comportements d'alimentation (glanage) et de reproduction (parade nuptiale, copulation, transport de matériaux pour la construction de nid, transport de nourriture pour les poussins), ainsi que les déplacements des individus à l'intérieur du rayon d'observation.

Sur chacun des trois transects (Fig. 1), 7 stations d'écoute d'une durée de 20 minutes ont été réalisées à partir d'une échelle et à l'aide d'une paire de jumelles (10×50) . Les observations commençaient tôt le matin, par temps clair et sans vent. Tous les oiseaux observés à l'intérieur d'un rayon de 50 m étaient notés. Des poteaux distants de 50 m servaient de repère pour délimiter les stations. Ces 21 stations ont été échantillonnées en avril, mai et juin.

***Prédation des nids**

La recherche de nids dans un milieu dense comme les roselières s'avère souvent infructueuse et perturbe grandement l'habitat. Afin d'obtenir des échantillons de taille acceptable pour traitement statistique, les variations spatio-temporelles dans les risques de prédation des nids ont été évaluées indirectement à l'aide d'un protocole expérimental. Des nids en osier de 10 cm de diamètre tapissés de foin ont été utilisés avec des oeufs de caille (*Coturnix coturnix)* et deux oeufs en pâte à modeler, l'un de la taille d'un oeuf de passereau (15 X 20 mm) et l'autre de la taille d'un oeuf de caille (25 X 30mm). Une fois façonnés, ces oeufs étaient peints de la même couleur que les oeufs de caille, soit beige avec des taches brunes. Un total de 72 nids a été placé le long des trois transects, à raison de 2 nids tous les 50 m (Fig. 1). A chaque poteau servant de repère, deux nids espacés de 10 mètres étaient fixés à 20 cm (hauteur imitant celle utilisée par la Lusciniole) et à 60 cm (hauteur imitant celle utilisée par la Rousserolle) sur les roseaux et les trois oeufs y étaient ensuite déposés. En outre, nous avons pris la précaution de mettre des gants en latex en manipulant les œufs, les nids et le foin afin de ne pas laisser d'odeur susceptible d'attirer les prédateurs terrestres à sens olfactif développé comme les mammifères. Les nids ont été visités quotidiennement jusqu'à ce qu'ils soient tous prédatés. Le type de prédateur (oiseau

ou mammifère) était identifié sur place à l'aide d'indices tels que les marques de dents ou de bec sur les oeufs en pâte à modeler, la façon dont la coquille de l'oeuf de caille était brisée, la présence de plumes dans le nid, etc. L'identification des prédateurs au niveau spécifique s'est faite en laboratoire en confrontant les empreintes (bec ou dents) retrouvées sur les œufs en pâte à modeler à celles produites par une collection de référence comprenant des crânes d'oiseaux et de mammifères. Cette expérimentation a débuté en avril pour être répétée en mai et en juin.

***Abondance des ressources alimentaires**

Afin d'estimer la distribution spatio-temporelle de l'abondance des arthropodes dans la roselière, deux méthodes d'échantillonnage ont été utilisées soit le filet fauchoir et les cuvettes jaunes (Fig. 1). L'échantillonnage avec le filet fauchoir d'un diamètre de 30 cm était effectué dans les meilleures conditions climatiques possible, en général par beau temps et vers midi pour éviter l'humidité du matin où les insectes ont tendance à coller sur la végétation mouillée. Sur chaque transect, 500 balayages étaient effectués de bas en haut et de gauche à droite afin de capturer le maximum d'arthropodes sur les roseaux. Les cuvettes jaunes, au nombre de 3, étaient placées au milieu de chaque transect à une hauteur approximative de 1m et en opération (remplies d'eau savonneuse) pendant 5 jours. Tous les arthropodes capturés ont été récupérés dans des piluliers remplis d'éthanol à 70 % et identifiés au laboratoire sous loupe binoculaire. Les arthropodes ont été déterminés à l'ordre taxinomique selon la nomenclature de BORROR et al.(1976).

Le régime alimentaire de la Lusciniole et de la Rousserolle ont été déterminés à partir d'items préalablement identifiés dans les fèces et les régurgitats de ces deux espèces (POULIN et LEFEVBRE, données non publiées).

d) Analyses statistiques

L'hétérogénéité spatiale et temporelle dans l'abondance des espèces aviaires et la prédation des nids a été évaluée à partir de tests de comparaison de moyenne de type paramétrique (**ANOVA, test de Student**) ou non paramétrique (**test de Kruskal-Wallis**) lorsque les conditions d'égalité des variances n'étaient pas respectées (**test de Barlett**) (DAGET 1976, SCHERRER 1984). Dans le cas de rejet de l'hypothèse principale, un test de comparaison multiple de **Tukey** (LEGENDRE et LEGENDRE 1984, SCHERRER 1984) a été utilisé pour déterminer quels échantillons en particulier étaient responsables de ces différences. Les distributions spatiales des activités de reproduction et d'alimentation des oiseaux ont été comparées à l'aide du **test G**. Les variations spatiales et temporelles dans la contribution des oiseaux et des mammifères à la prédation des nids ont été évaluées à l'aide d'un test G de conformité à une distribution régulière. Les analyses ont été effectuées à l'aide des logiciels **True-Epistat et Biom**.

L'abondance des ressources alimentaires a été évaluée à partir de l'indice suivant:

$$\sum_{i=1}^{n} p_i \frac{x_{ij}}{y_i}$$

où P_i est la proportion des arthropodes du groupe i (taxon et taille) dans le régime alimentaire de l'oiseau,

X_{ij} est le nombre d'arthropodes du groupe i échantillonnés sur le transect j et

Y_i est le nombre d'arthropodes du groupe i échantillonnés sur les trois transects réunis (POULIN et LEFEBVRE 1997).

L'indice de prédation des nids correspond à la fonction inverse (1/x) du nombre de jours d'exposition préalables à la prédation.

RÉSULTATS

a) Abondance des passereaux paludicoles

L'abondance de la Lusciniole à moustaches (Figs. 2-3) n'a pas différé d'un transect à l'autre ($F_{(2,18)} = 1{,}947$, ns) mais a varié dans le temps ($F_{(2,60)} = 8{,}061$, $p < 0{,}001$) avec une baisse significative en juin (Tukey $p < 0{,}05$). Par ailleurs, la Rousserolle effarvatte (Figs. 4-5) a montré un fort gradient spatial ($H_{(2)} = 17{,}19$, $p < 0{,}001$) avec une abondance significativement supérieure sur le transect 3, près de l'étang (Tukey $p < 0{,}05$). Ce migrateur de longue distance est absent en avril et montre une abondance croissante de mai à juin ($t_{(34)} = 3{,}044$, $p < 0{,}01$).

b) Alimentation et reproduction des passereaux paludicoles

Les activités d'alimentation et de reproduction de la Lusciniole sont distribuées de façon significativement différente au sein de la roselière ($G_{(2)} = 10{,}63$, $p < 0{,}01$). En effet, les activités d'alimentation se produisent principalement sur les transects 2 et 3 avec respectivement 49 et 36 % des observations, alors que les activités de reproduction se font davantage sur les transects 1 et 2 avec respectivement 53 et 35 % des observations (Fig. 6).

Le nombre d'observations démontrant des activités de reproduction ou d'alimentation chez la Rousserolle effarvatte fut insuffisant pour permettre le traitement statistique des données. Ces aspects seront donc discutés uniquement pour la Lusciniole à moustaches.

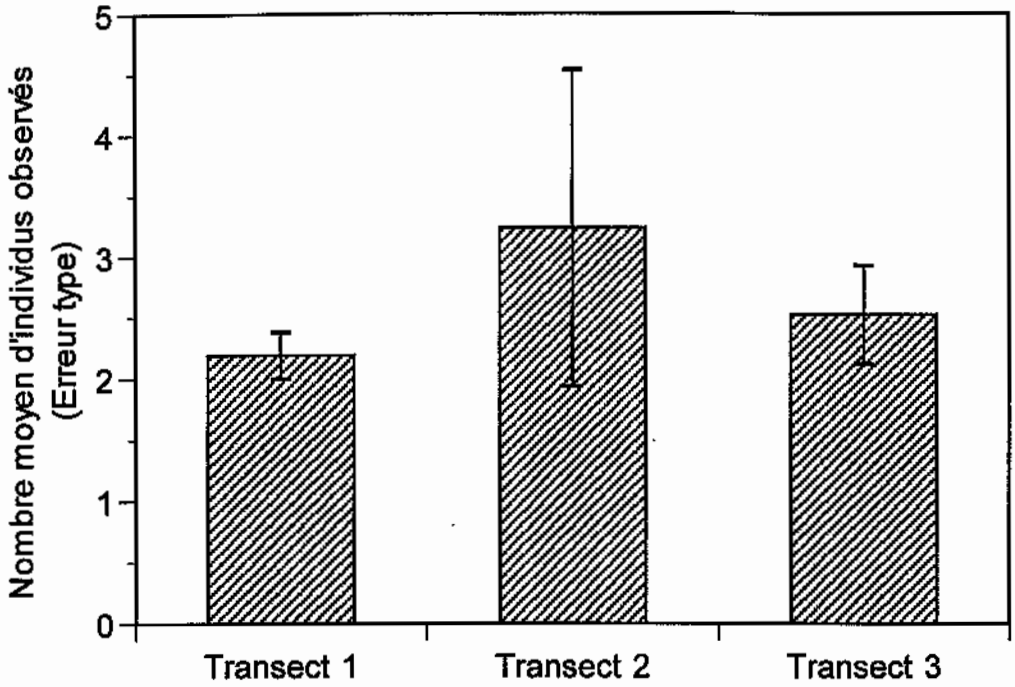


Fig. 2. Variations spatiales dans l'abondance de la Lusciniole à moustaches (*Acrocephalus melanopogon*).

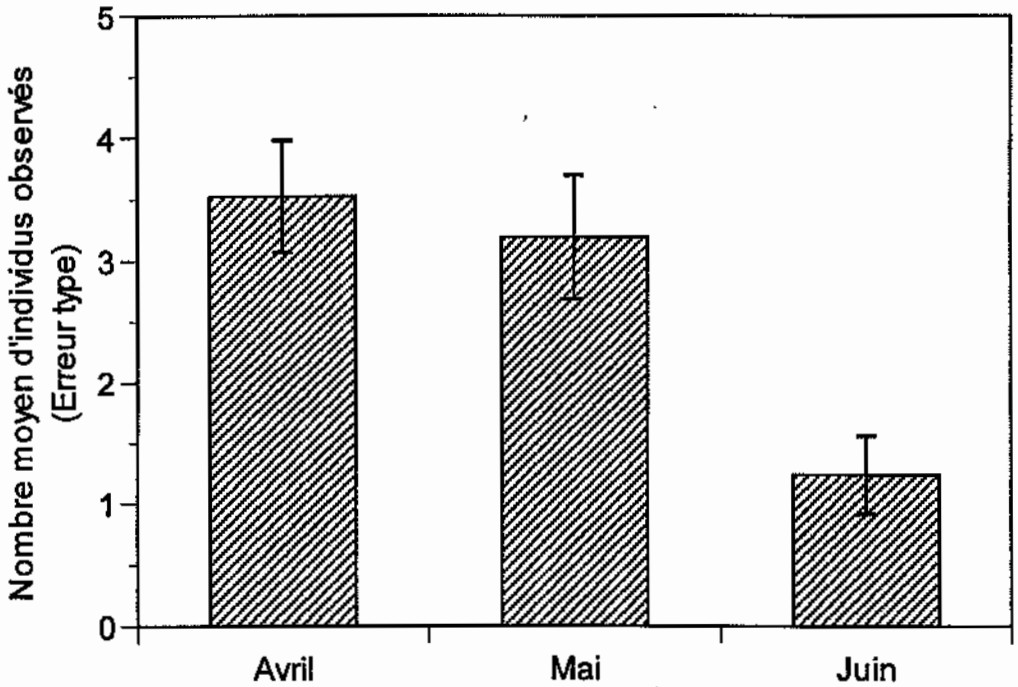


Fig. 3. Variations temporelles dans l'abondance de la Lusciniole à moustaches (*Acrocephalus melanopogon*).

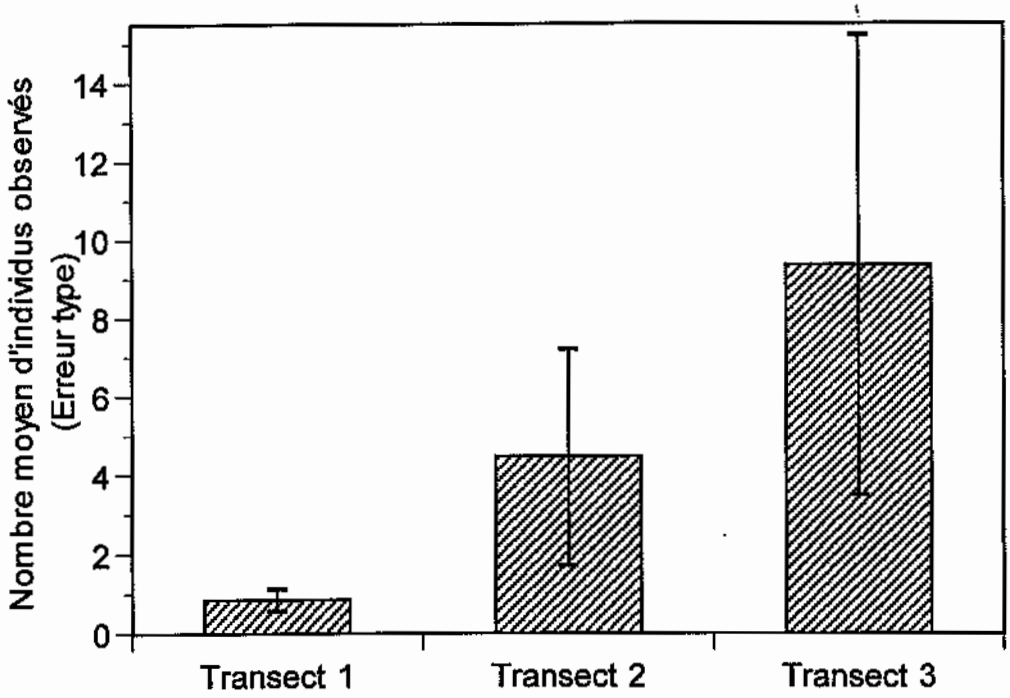


Fig. 4. Variations spatiales dans l'abondance de la Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*).

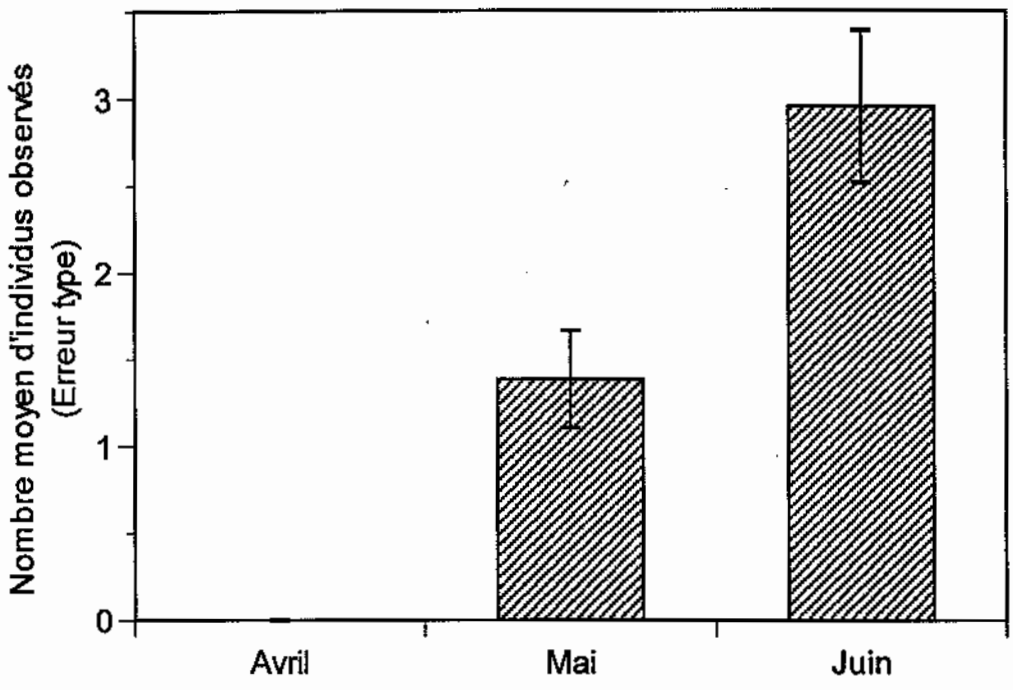


Fig. 5. Variations temporelles dans l'abondance de la Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*).

c) Prédation des nids

Le taux de prédation des nids (Figs. 7-8) montre aussi des différences dans l'espace ($F_{(2,207)}$ = **19,17, p < 0,001**) et le temps ($F_{(2,207)}$ = **26,73, p < 0,001**). Le gradient spatial de prédation augmente au fur et à mesure qu'on progresse vers l'étang (Tukey, **p < 0,05**). On constate le même phénomène d'ascendance de prédation d'avril à juin (Tukey, **p < 0,05**).

Les taux de prédation ne diffèrent pas entre les nids placés à 20 et 60 cm, que ce soit en avril ($t_{(64)}$ = **0,674, ns**), en mai ($t_{(70)}$ = **0,497, ns**) ou en juin ($t_{(70)}$ = **1,201, ns**). Le taux de prédation moyen est également similaire pour les deux hauteurs ($t_{(208)}$ = **0,542, ns**) (Fig. 9).

Des 216 nids utilisés pour l'étude expérimentale, 44 ont été prédatés par les mammifères contre 121 pour les oiseaux. Les mammifères ont exercé une pression de prédation variable selon les transects ($G_{(2)}$ = **12,10, p < 0,01**), alors que celle-ci était stable pour les oiseaux ($G_{(2)}$ = **5,07, ns**) (Fig. 10). Les pressions de prédation sont également variables dans le temps (Fig. 11), à la fois pour les oiseaux ($G_{(2)}$ = **10,86, p < 0,01**), et les mammifères ($G_{(2)}$ = **12,41, p < 0,01**). Par ailleurs, les oiseaux contribuent davantage que les mammifères à la prédation des nids en avril ($G_{(1)}$ = **31,70, p < 0,001**) et en mai ($G_{(1)}$ = **28,09, p < 0,001**), alors qu'il n'y a pas de différence entre les deux groupes de prédateurs en juin ($G_{(1)}$ = **0,080, ns**). En outre, les oiseaux ($G_{(1)}$ = **2,718, ns**) et les mammifères ($G_{(1)}$ = **0, ns**) ont prédaté les nids à 20 et 60 cm dans des proportions similaires. Enfin, la vitesse de prédation a différé entre les deux groupes ($t_{(101)}$ = **3,547, p < 0,001**), étant en moyenne de 1,75 jours pour les mammifères et de 2,74 jours pour les oiseaux.

Basé sur l'identification des empreintes au niveau spécifique (n = 33), le Busard des roseaux *Circus aeruginosus* et le Râle d'eau *Rallus aquaticus* furent responsables de 93 et 7 % de la prédation associée aux espèces aviaires alors que la prédation par les mammifères

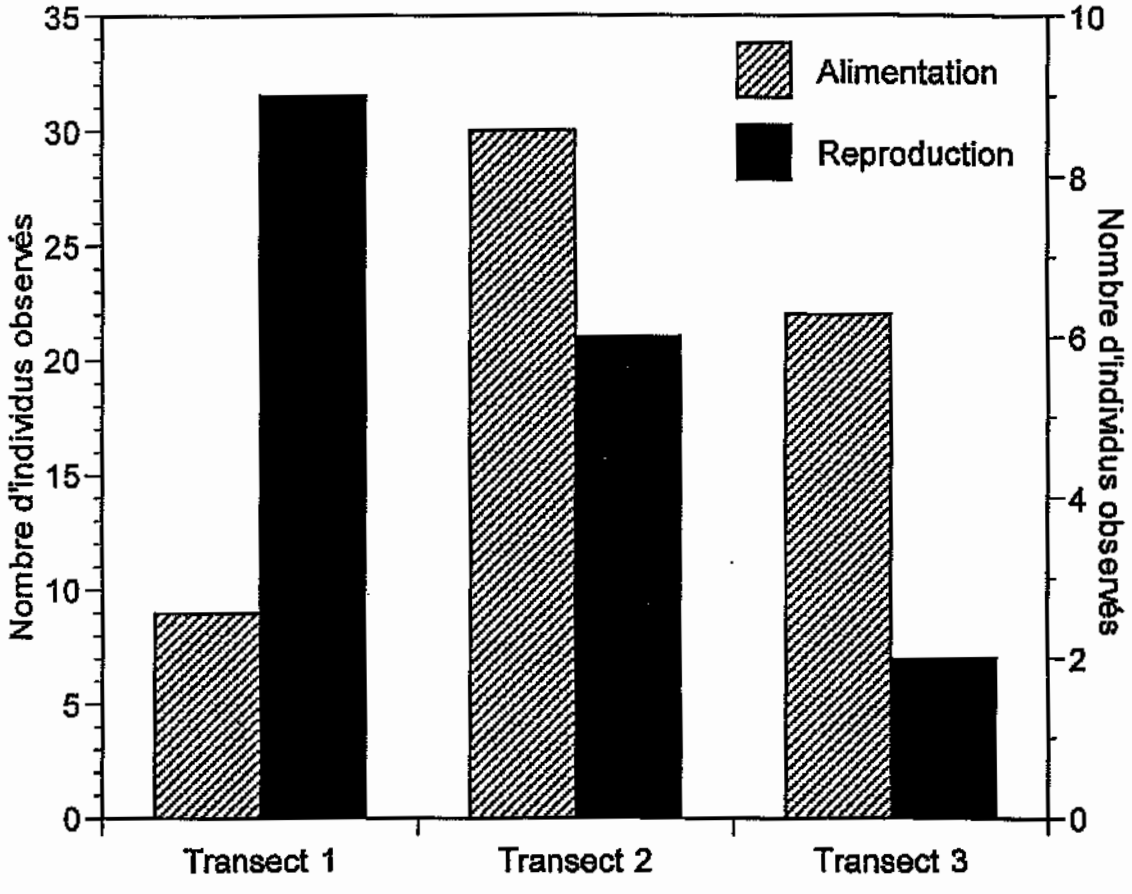


Fig. 6. Variations spatiales dans les activités d'alimentation et de reproduction de la Lusciniole à moustaches (*Acrocephalus melanopogon*).

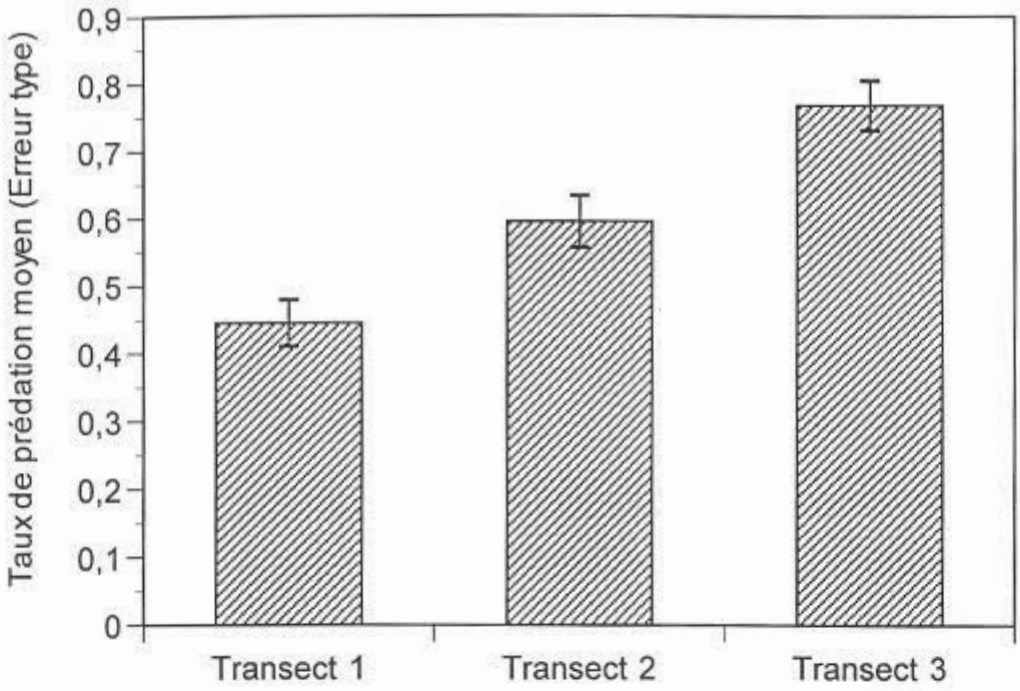


Fig. 7. Variations spatiales dans le taux de prédation des nids.

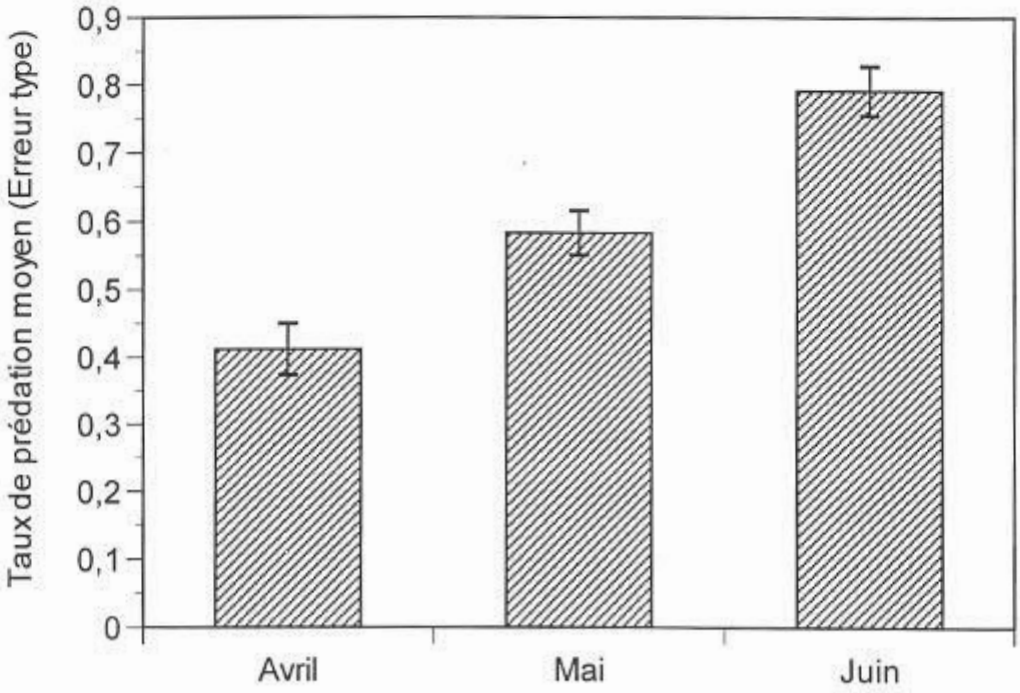


Fig.8. Variations temporelles dans le taux de prédation des nids.

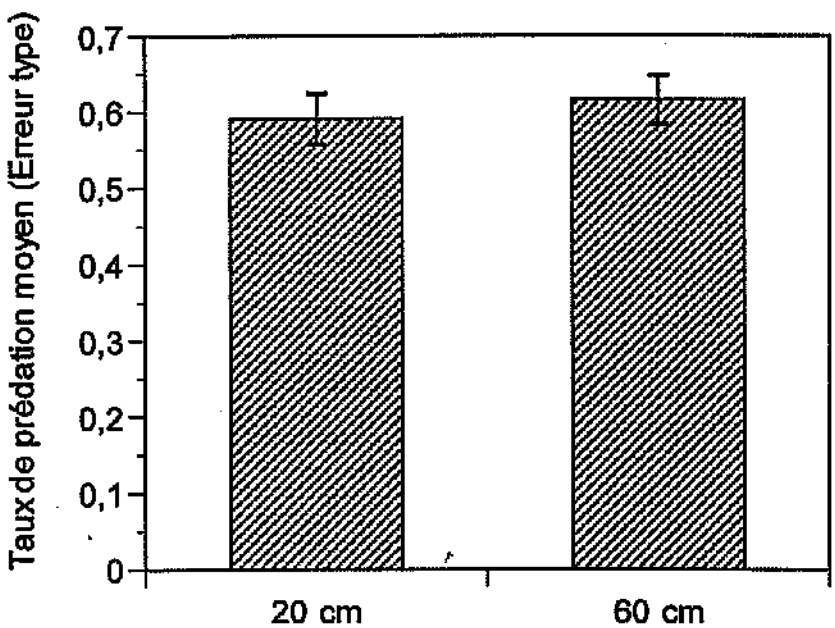


Fig. 9. Variation du taux de prédation selon la hauteur des nids.

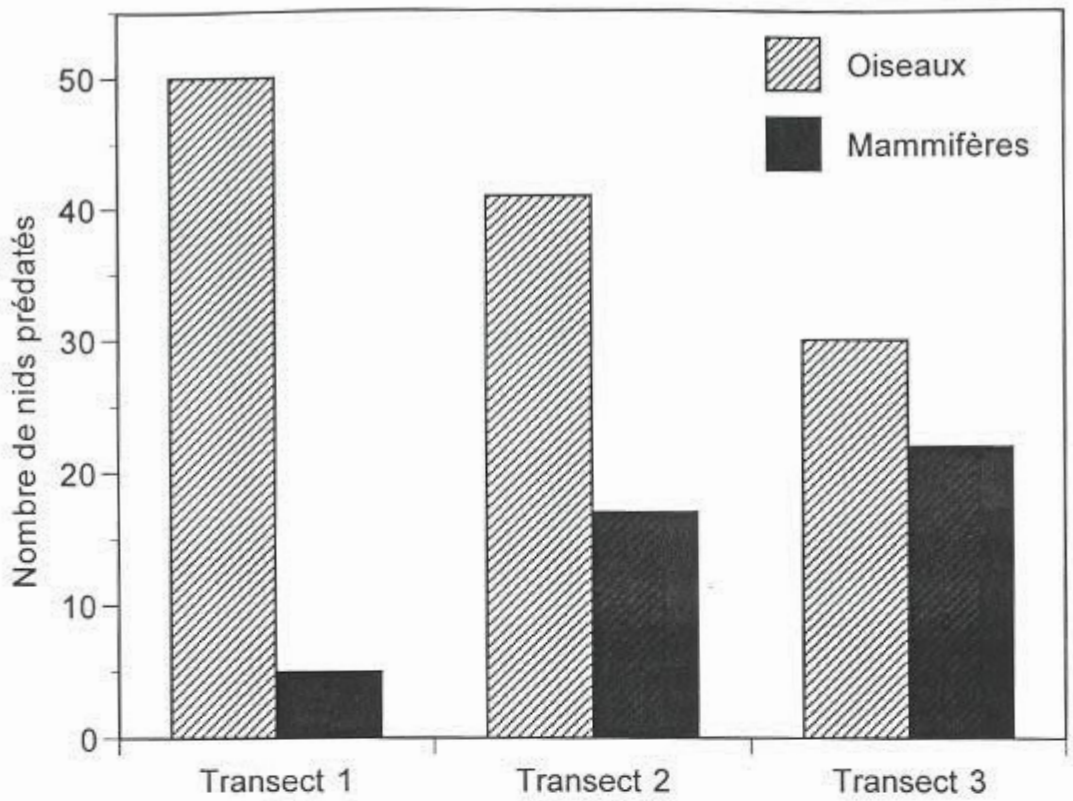


Fig. 10. Variations spatiales dans la contribution des oiseaux et des mammifères à la prédation des nids.

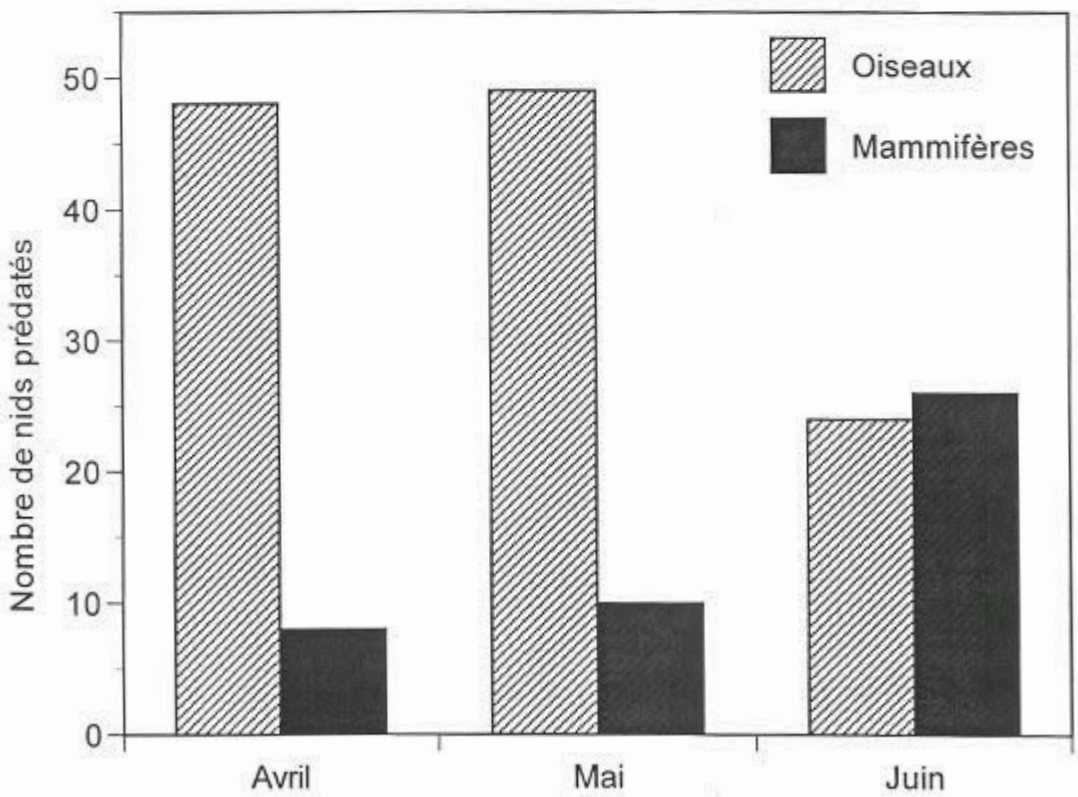


Fig. 11. Variations temporelles dans la contribution des oiseaux et des mammifères à la prédation des nids.

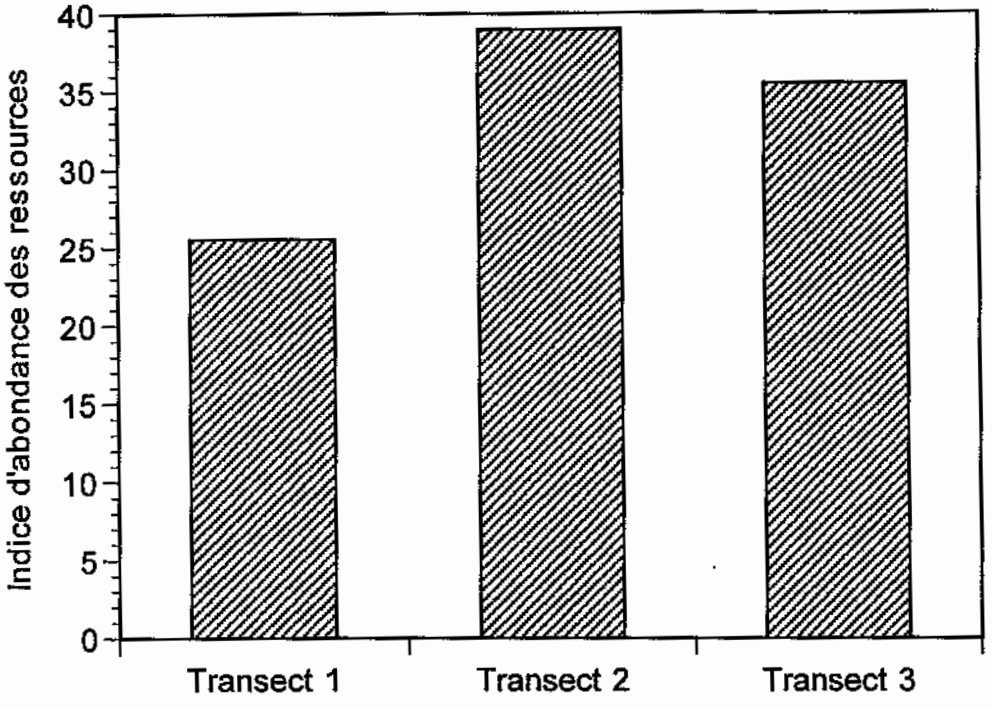


Fig. 12. Variations spatiales dans l'abondance des ressources alimentaires exploitées par la Lusciniole à moustaches (*Acrocephalus melanopogon*).

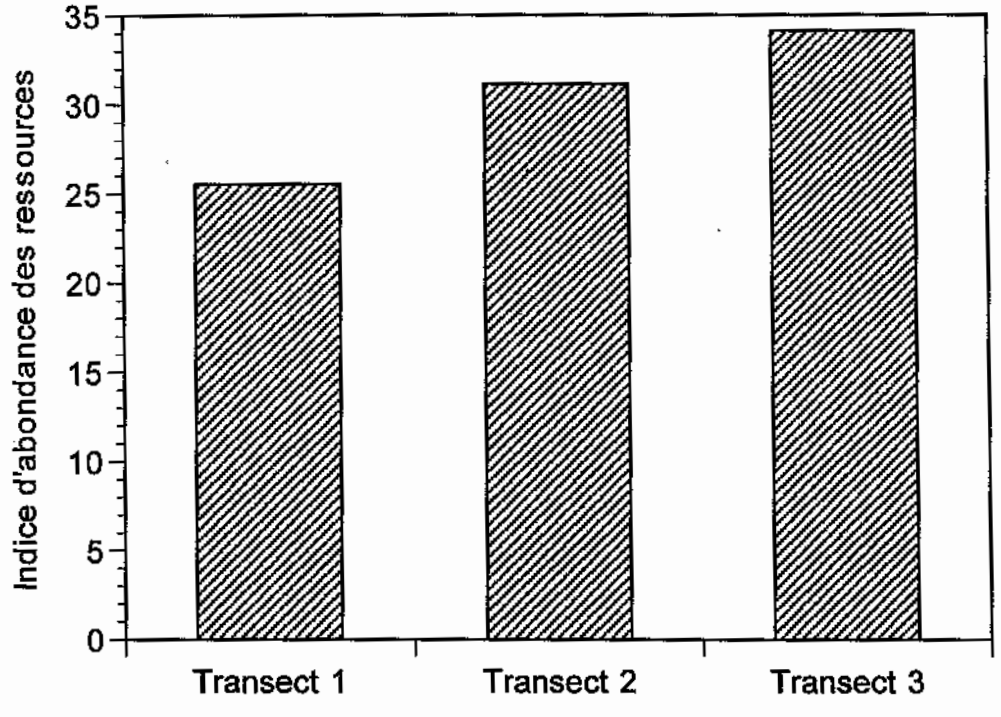


Fig. 13. Variations spatiales dans l'abondance des ressources alimentaires exploitées par la Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*).

était partagée entre le Surmulot *Rattus norvegicus* (50%), le Rat noir *Rattus rattus* (30%), le Rat des moissons *Microtus agrestis* (15%) et la Souris à queue courte *Mus spretus* (5%).

d) Abondance des ressources alimentaires

Les **1513** arthropodes et mollusques capturés au filet fauchoir ont été combinés aux **1943** diptères collectés dans les cuvettes pour calculer un indice d'abondance de ressources pour la Lusciniole et la Rousserolle (Tab. 1). Ces indices révèlent que les ressources exploitées par la Lusciniole sont très abondantes sur le transect 2 (Fig. 12), alors qu'elles sont plus importantes sur le transect 3 pour la Rousserolle (Fig. 13).

Tableau 1. Taille et taxon des invertébrés retrouvés dans le filet fauchoir, les cuvettes jaunes et le régime alimentaire des fauvettes paludicoles.

		Filet fauchoir	Cuvette jaune	Lusciniole à moustaches	Rousserolle effarvatte
Fèces (*n*)				31	7
Régurgitats (*n*)				6	9
Items identifiés (*n*)		1513	1943	93	65
Groupe taxinomique	taille				
Gastropoda	5-7,5	0,2			
Gastropoda	>7,5	3,1		1,9	
Acari	0-2,5	1,8			
Pseudoscorpionida	2,5-5	0,5		2,9	
Araneida	0-2,5	4,3		7,8	15,4
Araneida	2,5-5	7,2		13,6	10,8
Araneida	5-7,5	3,1		1,9	9,2
Araneida	>7,5	0,7			3,1

Tableau 1. Suite

Odonata	>7,5	0			9,2
Orthoptera	5-7,5	0,8			
Orthoptera	>7,5	0,7			
Thysanoptera	0-2,5	2,4			
Heteroptera	2,5-5	0,3			1,5
Heteroptera	5-7,5	1,2			3,1
Heteroptera	>7,5	0,2		1,0	
Homoptera	0-2,5	4,8			
Homoptera	2,5-5	13,4		2,9	4,6
Homoptera	5-7,5	1,1		1,0	
Coleoptera	0-2,5	3,9		6,8	1,5
Coleoptera	2,5-5	12,5		38,8	23,1
Coleoptera	5-7,5	0,8			1,5
Coleoptera	>7,5	1,1			
Lepidoptera	>7,5	0,1			
Diptera	0-2,5		53,7		
Diptera	2,5-5		20,3	14,6	1,5
Diptera	5-7,5		20,8		
Diptera	>7,5		5,2		
Hymenoptera	0-2,5	14,6		1,0	
Hymenoptera	2,5-5	13,1		1,0	6,2
Hymenoptera	5-7,5	2,6			4,6
Hymenoptera	>7,5	1,2			
Formicidae	2,5-5	1,8		1,0	3,1
Oeufs d'insectes	0-2,5	0,4		2,9	
Larves d'insectes	2,5-5	1,1		1,0	
Larves d'insectes	5-7,5	0,6			1,5
Larves d'insectes	>7,5	0,2			

DISCUSSION

Rares sont les passereaux qui ne réalisent pas la majorité de leurs activités de reproduction à l'intérieur d'une aire territoriale délimitée et défendue (NICE 1941). Le comportement particulier des fauvettes paludicoles à cet effet permet d'évaluer comment les principaux facteurs influençant le succès reproducteur, à savoir la disponibilité des ressources alimentaires et le taux de prédation des nids, interagissent dans le choix respectif des sites de nidification et d'alimentation.

Nos résultats suggèrent que les fauvettes paludicoles fréquentent plus particulièrement les sections de la roselière qui sont caractérisées par une abondance supérieure des ressources. Ces sections diffèrent pour la Lusciniole et la Rousserolle, d'où l'importance d'évaluer la disponibilité des ressources en tenant compte des préférences alimentaires de chaque espèce. Un tel objectif nécessite à la fois des informations sur le régime alimentaire des oiseaux et l'utilisation d'une méthode de capture qui permette l'échantillonnage des insectes proies. La majorité des études visant à déterminer l'abondance des ressources disponibles pour les fauvettes du genre *Acrocephalus* ont utilisé les cuvettes comme seule méthode d'échantillonnage (e.g. BIBBY et THOMAS 1985, EVANS 1989, HOI et al. 1995). Cette technique de capture est fortement biaisé envers les diptères qui représentent parfois un faible pourcentage du régime alimentaire des espèces concernées (CATCHPOLE 1973, BIBBY 1992, CRAMP 1993, GRAVELAND 1996). Contrairement aux cuvettes, le filet fauchoir permet d'échantillonner un grand nombre de taxons, et plus particulièrement les mollusques et arthropodes que l'on retrouve sur la végétation où s'alimentent fréquemment par glanage la Lusciniole (CRAMP 1993) et la Rousserolle (HENRY 1978). Ainsi, nos données montrent que la Lusciniole consomme principalement des coléoptères (45,6%), des aranéides (23,3 %) et des diptères (14,6%)

dont la taille est généralement inférieure à 5 mm. Ces valeurs sont comparables à celles obtenues à Capestang (Hérault) par BIBBY (1982) en août alors que 42,5% des proies étaient des coléoptères, 10,7 % des araignées et 6,8 % des diptères. Le régime de la Rousserolle effarvatte est relativement peu connu chez les adultes et nos résultats démontrent que comparativement à la Lusciniole, cette espèce s'alimente davantage d'araignées, de guêpes et d'odonates. Les proies sont également supérieures en taille chez la Rousserolle avec 34 % des items supérieurs à 5 mm contre 4,4 % chez la Lusciniole. Ces différences sont suffisantes pour motiver les individus à s'alimenter préférentiellement dans des sections différentes de la roselière.

Par ailleurs, la distribution spatiale des activités de reproduction chez la Lusciniole, couplée à l'expérimentation avec les faux nids, suggère que la densité des individus nicheurs est supérieure là où les risques de prédation des nids sont inférieurs. L'évaluation des risques de prédation à partir de protocoles expérimentaux utilisant des faux nids est d'usage fréquent (e.g. MOLLER 1989, BURGER et al. 1994, CHAMBERLAIN et al. 1995, BAYNE et al. 1997, JOBIN et PICMAN 1997). Ce type d'étude est justifié par la difficulté à trouver et suivre un grand nombre de nids en milieu naturel sans perturber les activités reproductives des espèces. Bien que cette approche ne permette pas d'évaluer les taux de prédation réels, elle demeure valable pour détecter les tendances dans les taux de prédation (MAJOR et al. 1994, WILSON et BRITTINGHAM 1998). L'utilisation d'oeufs en pâte à modeler facilite de plus l'identification des prédateurs. Dans la roselière étudiée, le Busard des roseaux s'est avéré responsable de la majorité des événements de prédation. Bien qu'il soit fréquemment reconnu comme un prédateur potentiel, le coucou *Cuculus canorus*, les corvidés et les espèces aquatiques (butor, râle) sont généralement reconnus comme des prédateurs plus importants (CATCHPOLE 1974, ILLE et al. 1996, SCHULZE-HAGEN 1996). La prédation par les mammifères fut limitée aux rongeurs dans notre cas,

alors que les espèces plutôt carnivores (renard, belette, hermine) sont fréquemment citées comme prédateurs des nids dans les roselières (CATCHPOLE 1974, ILLE et al. 1996, SCHULZE-HAGEN 1996). Par ailleurs, il est notable que les principaux prédateurs mammaliens, en l'occurrence le surmulot et le rat noir, ne sont pas des espèces associées aux zones humides. La couleuvre à collier (*Natrix natrix*) a été observée à quelques reprises dans la roselière et est probablement responsables de quelques cas de prédation où les oeufs avaient complètement disparus. Nos résultats suggèrent que les risques de prédation et les types de prédateurs sont similaires pour la Lusciniole et la Rousserolle, en dépit des différences dans la hauteur des nids. Par contre, les variations temporelles dans la prédation des faux nids suggèrent que les nicheurs précoces comme la Lusciniole sont soumis à des risques de prédation moindre que les nicheurs tardifs comme la Rousserolle. Considérant l'abondance croissante des ressources alimentaires au cours de la période de l'étude, on pourrait émettre l'hypothèse que l'abondance des ressources alimentaires est le facteur limitant le plus important chez la Lusciniole à moustaches, alors que la prédation des nids est le facteur prépondérant influençant le succès reproducteur de la Rousserolle effarvatte.

Globalement, il ressort de cette étude que l'évolution du comportement des passereaux paludicoles à s'alimenter en dehors du territoire de nidification est une stratégie particulièrement bien adaptée aux habitats hétérogènes, puisqu'elle leur permet de profiter au maximum des abondances ponctuelles de ressources tout en favorisant la nidification dans les endroits où les risques de prédation sont moindres.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAYNE, E.M., HOBSON, K.A. et FARGEY, P. 1997. Predation on artificial nests in relation to forest type: contrasting the use of quail and plasticine eggs. Ecography 20:233-239.

BIBBY, C.J. et THOMAS, D.K. 1985 - Breeding and diets of the Reed warbler at a rich and poor site. Bird study 32:19-31.

BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoutes." Alauda 38:55-71.

BOROWIEC, M. 1992. Breeding ethology and ecology of the Reed warbler, *Acrocephalus scirpaceus* (Hermann, 1804) at Milicz, SW Poland. Acta Zoologica Cracoviensia 35:315-350.

BORROR, D. J., DELONG, D. M. et TRIPLEHORN, C. A. 1976. An introduction to the study of Insects. Ed. Holt, Rinehart & Winston, New York, 852 pp.

BROWN, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bulletin 76:160-169.

BURGER, L. D., BURGER, L. W. et FAABORG, J. 1994. Effects of prairie fragmentation on predation on artificial nests. Journal of Wildlife Management 582:249-254.

BURKE, D.M. et NOL, E. 1998. Influence of food abundance, nest site habitat, and forest fragmentation on breeding ovenbirds. Auk 115:96-104.

CATCHPOLE, C.K. 1973. Conditions of co-existence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* warblers. Journal of Animal Ecology 42:623-635.

CATCHPOLE, C.K. 1974. Habitat selection and breeding success in the Reed Warbler (*Acrocephalus* scirpaceus). Journal of Animal Ecology 43:363-380.

CHAMBERLAIN, D. E., HATCHWELL, B. J. et PERRINS C. M. 1995. Spaced out nests and predators: an experiment to test the effects of habitat structure. Journal of Avian Biology 26:346-349.

CRAMP, S. 1993. Handbook of the birds of Europe, the middle East and North Africa, the Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, Volume VI, 728 pp.

DAJET, J. 1976. Les modèles mathématiques en Écologie. Ed. Masson, Paris, 172 pp.

DAVIES, N. B. et GREEN, R. E. 1976. The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*). Animal Behaviour 24:213-229.

GEROUDET, P. 1954. Les Passereaux, des Mésanges aux Fauvettes. Ed. Delachaux et Niestlé, T II, Neuchâtel, 316 pp.

HENRY, C. 1977. Le nourrissage des jeunes chez la Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*). Description régime et effort de chasse des parents. Gerfaut 67:369-394

HENRY, C. 1978. Le nourrissage des jeunes chez la Rousserolle effarvatte (*Acrocephalus scirpaceus*). La sélection des proies. Gerfaut 67:369-394

HENRY, C. 1979. Le concept de niche écologique illustré par le cas de populations congénériques sympatriques du genre *Acrocephalus*. Terre et Vie 33:458-485.

HOEHER, S. 1973. Nids et œufs des oiseaux d'Europe centrale et occidentale. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 272 pp.

HOI, H., KLEINDORFER, S., ILLE, R. et DITTAMI, J. 1995. Prey abundance and male parental behaviour in *Acrocephalus* warblers. Ibis 137: 490-496.

ILLE, R., HOI, H. et KLEINDORFER, S. 1996. Brood predation, habitat characteristics and nesting decisions in *Acrocephalus scirpaceus* and *A. palustris.* Biologia (Bratislava) 51: 219-225

ISENMANN, P. 1993. Oiseaux de Camargue. Société d'études ornithologiques, Muséum National d'Histoire Naturelle, 158 pp.

JOBIN, B. et PICMAN, J. 1997. Factors affecting predation on artificial nests in marshes. Journal of Wildlife Management 61:792-800.

JOHNSON, R. G. et TEMPLE, S. A. 1990. Nest predation and brood parasitisme of tallgrass prairie birds. Journal of Wildlife Management 54:106-111.

JONSSON, L. 1994. Les Oiseaux d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. Ed. Nathan, Paris, 558 pp.

KLEINDORFER, S., FESSL, B. et HOI, H. 1995. More is not always better: male incubation in two *Acrocephalus* warblers. Behaviour 132:607-625.

KLEINDORFER, S. et HOI, H. 1997. Nest predation avoidance: an alternative explanation for male incubation in *Acrocephalus melanopogon.* Ethology 103:619-631

LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P. 1984. Ecologie numérique. Le traitement multiple des données écologiques. Ed. Les Presses de l'Université du Québec, Québec, 260 pp.

LUCCHESI, J. L. et GERBEAUX, P. 1994. Plan de gestion des Marais du Vigueirat 1995-1999. Evaluation du patrimoine naturel et définition des objectifs. Conservatoire du littoral, Tour du Valat, 75 pp.

MAJOR, R. E., PYKE, G. H, CHRISTY, G., GOWING, G., et HILL, R. S. 1994. Can nest predation explain the timing of the breeding season and the pattern of nest dispersion of New Holland honeyeaters? Oikos 69:364-372.

MARTIN, T. E. 1988. Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence? Ecology 69:74-84.

MARTIN, T. E. 1992. Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. Current Ornithology 9:163-197.

MAYAUD, N., HEIM de BALSAC, H. et JOUARD, H. 1936. Inventaire des oiseaux de France. Société d'Études Ornithologiques, Paris, 211pp.

MOLLER, A. P. 1988. Nest predation and nest site choice in passerine birds in habitat patches of different size: a study of magpies and blackbirds. Oikos 53:215-221.

MOLLER, A. P. 1989. Nest site selection across field-woodland ecotone: the effect of nest predation. Oikos 56:240-246.

NICE, N. M. 1941. The role of territory in bird life. American Midland Naturalist 26:441-487.

PARIS, P. 1921. Faune de France. Oiseaux. Ed. Paul Lechevalier, Paris, 466 pp.

PERRINS, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. Ibis 112:242-255.

POULIN, B. et LEFEBVRE, G. 1997. Estimation of arthropods available to birds: effect of trapping technique, prey distribution, and bird diet. Journal of Field Ornithology 68:426-442.

RICKLEFS, R. E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. Smithsonian Contributions to Zoology 9: 1-48.

SCHERRER, B. 1984. Biostatistique. Ed. Gaëtan Morin, Québec, 840 pp.

SCHULZE-HAGEN, K., LEISLER, K. et WINKLER, H. 1992. Reed and Marsh warblers in the same habitat: laying season, clutch size and breeding success. Vogelwelt 113:89-98.

SCHULZE-HAGEN, K., LEISLER, K. et WINKLER, H. 1996. Breeding success and reproductive strategies of two *Acrocephalus* warblers. Journal für Ornithologie 137:181-192.

WILSON, G. R. et BRITTINGHAM, M. C. 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? Condor 100:357-364.

WYLLIE, I. 1975. Study of Cuckoos and Reed warblers. British Birds 68:369-378.

YAHNER, R. H. et MORRELL, T. E. 1991. Depredation of artificial nests in irrigated forests. Wilson Bulletin 103:113-117.