

EXEMPLAIRE RESERVE

**RÉGIME ALIMENTAIRE DIURNE
DE LA BÉCASSE DES BOIS
(SCOLOPAX RUSTICOLA) EN HIVERNAGE :
APPROCHE QUANTITATIVE**

Philippe GRANVAL

Laboratoire de Zooécologie du sol (INRA)
C.E.P.E., BP 5051, Route de Mende, 34033 Montpellier

MOTS CLÉS : Bécasse (*Scolopax rusticola*), régime alimentaire, contenus stomacaux, soie, lombricien, digestion différentielle, choix alimentaire.

RÉSUMÉ

Le but de ce travail méthodologique est de préciser les effets de la digestion post-mortem, l'influence du mode d'expression des résultats sur la composition du régime alimentaire et le rôle des lombriciens dans l'alimentation de la Bécasse des bois (Scolopax rusticola). A partir du dénombrement des soies lombriciennes, le régime alimentaire diurne de la Bécasse a été étudié en examinant 384 contenus stomacaux. La digestion post-mortem diminue par trois le taux de présence des lombriciens et rend impossible l'identification des espèces. En réduisant au minimum cette digestion post-mortem en prélevant instantanément les contenus stomacaux dès la mort de l'oiseau et en les conservant dans du formol à 4 %, nous avons pu identifier huit espèces différentes. Pour la première fois, il est montré que la Bécasse a une alimentation énergétique diurne faible, variant, suivant les disponibilités alimentaires du milieu mais qui repose principalement sur les lombriciens (98,6 % de fréquence d'occurrence, 52,5 % du nombre de proies et 87,7 % de l'énergie apportée). L'expression des résultats des études de régime alimentaire en terme de fréquence d'occurrence et de fréquence relative donne une image biaisée de l'alimentation de l'oiseau. Ainsi le rôle prépondérant des lombriciens supposé par certains auteurs se démontre en exprimant les résultats comme précédemment (9,4 % de fréquence relative, 75,8 % de l'énergie apportée).

I. INTRODUCTION

La Bécasse des bois (*Scolopax rusticola*) est un oiseau migrateur, son aire de répartition (reproduction et hivernage) s'étend à travers l'Eurasie, depuis les côtes atlantiques jusqu'au Japon, des pays scandinaves à l'Afrique du Nord et à l'Asie du Sud. La France constitue une zone privilégiée d'hivernage et de nidification (GLUTZ et al., 1977).

Devant une exploitation probablement croissante de ce gibier au caractère entièrement sauvage se posent le problème du maintien des effectifs et la nécessité d'une gestion des populations impliquant le suivi des densités et du prélèvement cynégétique. La connaissance de son régime alimentaire est un préalable indispensable à la compréhension de la répartition de l'oiseau dans l'espace et s'inscrit comme une étape préliminaire pour déterminer l'impact des activités agricoles sur les différents habitats fréquentés par la Bécasse.

La discrétion de l'oiseau, le prélèvement de la nourriture dans les premiers centimètres du sol, la longueur du bec rendent difficile voire impossible l'étude du régime alimentaire par l'observation visuelle directe. La composition mixte de son alimentation (proies animales et végétales) rend imprécise l'utilisation des fèces comme moyen d'étude de l'alimentation en raison de la différence observée dans les degrés de digestion des aliments ingérés, les fèces ne reflétant pas l'alimentation immédiate. De plus, on ne peut pas relier le contenu des fèces à leur auteur. La Bécasse n'a pas de jabot. L'étude des contenus stomacaux bien que présentant quelques inconvénients (§ 323) reste le moyen privilégié pour la connaissance du régime alimentaire de la Bécasse comme en témoignent les travaux antérieurs.

Le régime alimentaire a été relativement bien décrit en Russie (KISTJACINKY, 1957 ; GRÉKOV et al., 1973), en Roumanie et Hongrie (STERBETZ et KISS, 1974 ; KISS et STERBETZ, 1979), en Allemagne (STEINFATT, 1937 ; GLUTZ VON BLOTZHEIM et al., 1977), en Angleterre (WITHERBY et al., 1940 ; HIRONS, 1978, 1982a ; CRAMP et al., 1983) et en France (FADAT comm. pers., FADAT et al., 1979 ; LEBEURIER, 1982 ; SUEUR, 1983 ; GRANVAL, 1983, 1984 ; tableau 1 et 2). Seuls SUEUR (1983) et GRANVAL (1983, 1984) ont présenté leurs résultats en nombre de proies par catégorie alimentaire.

A l'aide d'une nouvelle méthode reposant sur le dénombrement des soies lombriciennes, nous nous proposons d'étudier quantitativement le régime alimentaire diurne de la Bécasse des bois en hivernage. L'utilisation des soies pour indiquer la présence des lombriciens dans les contenus stomacaux de leurs prédateurs a été mentionnée pour la première fois par PARIS (1914). Dès 1974, SHORTEN souligne la présence des soies dans les contenus stomacaux de Bécasse mais il faudra attendre HIRONS (1978) pour que la régularité de l'ingestion des lombriciens soit prouvée.

Ce travail a pour objet de préciser les effets de la digestion post-mortem sur la présence des proies labiles en comparant deux types de conservateurs (alcool méthylique et formol à 4%), d'évaluer l'importance de l'alimentation diurne et le rôle des vers de terre dans le

TABLEAU 1
Fréquence d'occurrence des différents aliments rencontrés dans les contenus stomacaux de Bécasse, toutes études réunies (en %)

TABLE 1
Frequency of occurrence (%) of the various food items found in the stomach contents of Woodcock, all studies.

Liste des études	Lieux de prélèvements (1)	Nombre d'estomacs étudiés	Végétaux	Graines	Gastéropodes	Vers de terre	Crustacés	Myriapodes			Arachnides	Dermaptères	Diptères (larves)	Coléoptères		Insectes sp. (larves)	Hyménoptères Formicides	Débris chitineux	Graviers
								Lulides	Géodril. Lithobio. (3)	Total				Imagos larves	Larves				
Etudes françaises																			
Madon, 1928	34	5	-	60	-	0	-	-	-	40		40	20	80		40			80
Fadat, 1967	34	57	5,2		1,7	54	22,8	21		57	1,7	0	0	38					
Fadat et al., 1979	F	286	75	23		7	4	10	18	28		16	28	23	16,4	34		47	
Ferrand in Fadat et al., 1979	29	63	90			7	3			23	1	36	23	60					
Lebeurier, 1982	22-29	41	95	41		12	2			53		32		73		34		Présence	
Sueur, 1983	80	47	44	11		0	31,9		14,8	14,8	6,3	0	4,8	57,4	38,2			88	
Granval, 1983	F	315	50	9,2		99,4*	3,2	27	13,3	35,2		13	8,6	27,6	14,6			90	
Granval, 1984	29	69	77	32,9		98,4*	2,8			21,7		11,4	11,6	55,7	2,8	3,6		80	
Total études françaises (sauf Granval)		439				12,0	8,6	8	20,7	31,3				36,8		34,0			
Granval, total	F	384	54,8	15,6		96,6*	3,1	24	13,5	32,8		20,4	12,8	9,3	33,1	12,5		88	
χ^2						21,35 HS (2)	11,2 HS (2)	43,38 HS (2)	7,55 HS (2)	0,23 NS		9,2 HS (2)		6,19 HS (2)		16,0 HS (2)			
Etudes étrangères																			
Steinfatt, 1938	D	43			2,3	9,3				4,6			14						
Kistjickiny, 1957	SU	42		20,0		2				63	34	12	40	80			20		
Grekov et al., 1973	SU	254	34,7			26				24,8		21,2	24,4	67					
Sierbetz et Kiss, 1977	RH	100		20,3		24,7				6,1		11,5	15	16,8				26,5	
Kiss et Sierbetz, 1977	RH	226				22,9				10,1		14,5		35,1				46,5	
Hirons, 1978	GB	100				88*	4,0			15		22	55	61					
Total études françaises		883				8,26	6,2	14,3	17,6	31,9		17,1		33,4		14,8			
Total études étrangères		765				18,2	0,8	9,2	5,9	17,2		15,5		45,6		22,6			
χ^2						36,6 HS	34,1 HS	12,37 HS	52,36 HS	47,0 HS		7,88 HS		23,5 HS		16,5 HS			

* soies. (1) Lieux de prélèvement. F France. 22 Côte-du-Nord. 29 Finistère (forêt de Fréau). 34 Hérault. 80 Somme. GB Grande-Bretagne. D Allemagne. SU URSS. RH Roumanie-Hongrie. (2) HS : hautement significatif. NS : non significatif. (3) Géodril. : géodrilomorphes. Lithobio. : lithobiomorphes.

* setae. (1) Sampling sites. F France. 22 Cotes-du-Nord. 29 Finistere (Freau forest). 34 Hérault. 80 Somme. GB Great Britain. D Germany. SU U.S.S.R. RH Rumania, Hungary. (2) HS : highly significant. NS : not significant. (3) Geodril. : Geodrilomorpha. Lithobio. : Lithobiomorpha.

TABLEAU 2
Fréquence relative des différentes proies dans le régime alimentaire diurne de la Bécasse (§ 3.2.2.3.)

TABLE 2
Relative frequencies of the various preys in the diurnal diet of the Woodcock (§ 3.2.2.3)

	Sterbetz-Kiss, 1974 Kiss-Sterbetz, 1979	Grekov et al., 1973	Fadat, 1967	Lebeurier, 1982	Sueur, 1983	Granval, 1983	Granval, 1984	Granval			Total autres auteurs
								Total	M	CV	
Gastéropodes		13,5									1,5
Lombriciens											
• intacts	4,0	13,3	38,0	1,8	0			1,4	1,84	1,18	
• soies						55,7	38,7	51,1	2,28	1,25	9,4
Crustacés	1,6		traces	traces	6,2	54,0	1,3	1,2	1,58	0,68	traces
Myriapodes											
• luides	7,4	} 9,4	44,0	21,5	1,0	6,4	1,9	6,2	1,17	0,43	
• Géodrilomorphes											
Lithobiomorphes	1,3				3,1	6,2	7,2	6,5	2,11	1,12	
Arachnides					0,8						
Dermaptères	17,3	9,0	0	13	15,9	8,0	5,0	5,3	1,82	1,35	12,1
Coléoptères (adultes)	27,8	48,9	12,0	14,8	7,9	4,6	28,9	8,7	2,13	1,34	30,9
Insectes hydrophiles et leurs larves		5,8									3,0
Insectes sp. (larves)	40,6	13,5	16,0	48,0	65,4	15,0	17,0	19,6	3,37	2,07	31,8

Nous avons repris les données brutes et fait les calculs de fréquence pour chaque groupe taxonomique pour aboutir à cette synthèse finale.

On peut déplorer à ce niveau l'hétérogénéité de la présentation des résultats.

For the synoptic table, we took the raw data and calculated the frequency of occurrence for each taxonomic group.

We regret the somewhat disparate presentation of the results.

M = moyenne du nombre de proies trouvées par gésier. CV = coefficient de variation (§ 3.2.2.4.).

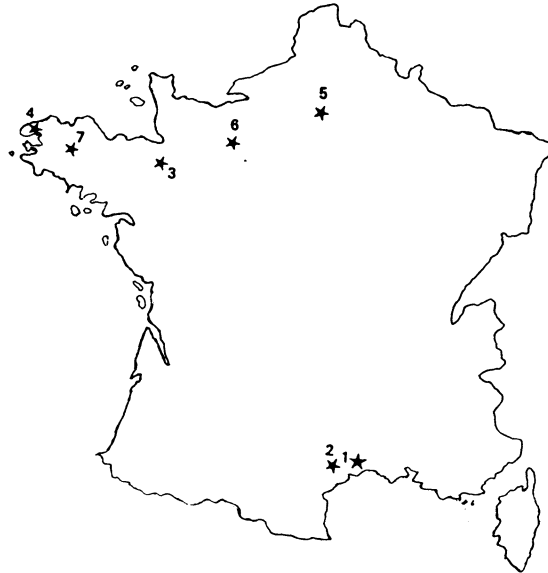
M = mean number of preys found per gizzard. CV = coefficient of variation (§ 3.2.2.4)

régime alimentaire de la Bécasse. L'expression des résultats des études de régime alimentaire en nombre de proies et en importance pondérale relative de chaque type de proies est une étape préliminaire dans l'étude de l'alimentation de l'oiseau. A notre connaissance, l'importance pondérale de chaque type de proie n'a jamais été mesurée. Une alimentation doit s'apprécier à différents niveaux : énergétique, azoté et minéral ; cependant dans l'état actuel des connaissances nos résultats n'exprimeront l'alimentation de la Bécasse qu'en terme énergétique.

Nous présentons ici les résultats de l'analyse de 384 contenus stomacaux recueillis sur sept territoires d'hivernage au cours de 10 saisons de chasse (tableau 1 et 2).

II. TERRAINS D'ÉTUDE (carte 1)

Les lieux d'études ont été choisis en fonction du nombre de contenus stomacaux disponibles par région et de la représentativité des régions relativement aux zones d'hivernages typiques de la Bécasse. Nous ne disposons de renseignements que sur les localités suivantes : les forêts de Fréau (Finistère), de Liffré (Ille-et-Vilaine), de Compiègne (Oise) et la zone Héraultaise (2).



1. Zones de l'Hérault (1 et 2). 3. Forêt de Liffré (3). 4. Zones de Brest et Morlaix (4). 5. Forêt de Compiègne. 6. Zones du Calvados et de l'Orne. 7. Forêt de Fréau.

Figure 1 : Localisation des sites d'études.

Figure 1 : Location of the study sites.

2.1. FORÊT DE FRÉAU (FINISTÈRE)

Le hêtre (*Fagus sylvatica*) couvre 80 % de la surface de cette forêt, c'est la principale essence avec le chêne (*Quercus sp.*) (15 %). Les résineux n'y sont présents que ponctuellement. Les sols brun mésotrophe et acide dominent sur les plateaux alors que les fonds des vallées sont généralement constitués de sols à gley.

La forêt est parcourue par des vallées encaissées, toutefois les notions de vallées et de plateaux employées dans la suite du texte s'appliquent à des variations très faibles de relief. En effet, les dénivellations sont de l'ordre d'une centaine de mètres seulement entre les plateaux (altitude moyenne : 211 m) et les fonds des vallées (altitude moyenne : 100 m). Il faut donc entendre par « vallée » tout point situé en dépression par rapport à l'environnement immédiat, même si aucune rivière ou ruisseau ne coule au fond (FADAT et al., 1979).

2.2. FORÊT DE LIFFRÉ (ILLE-ET-VILAINE)

La répartition des principales essences forestières est la suivante : chênes sessile (*Quercus sessiflora ex robur*) et pédonculé (*Quercus pedunculata*) 30 %, hêtre (20 %), charme (*Carpinus betulus*, 25 %), autres feuillus (10 %), pin maritime (*Pinus pinaster*) et pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) (15 %) (MALLARD, comm. pers.). Le pH est voisin de la neutralité.

2.3. FORÊTS DE L'HÉRAULT (2)

Cette zone présente une grande diversité : variations importantes de l'altitude (100 m à 800 m), variations de la pluviométrie liées à celles de l'altitude, variations thermiques liées aux variations climatiques signalées ci-dessus, variations de structures et de physionomies forestières liées à la climatologie, mais aussi à l'action de l'homme. Au niveau de la flore, trois grands groupes de peuplements sont représentés (chênaie pubescente dégradée, chênaie verte, conifères) ; mais tous ont en commun un sous-bois de buis. Le sol est une rendzine (FADAT, comm. pers.).

2.4. FORÊT DE COMPIÈGNE (OISE)

La zone d'étude se trouve au niveau de la partie marécageuse de la forêt. Sous l'argile plastique apparaissent les sables de Bracieux légèrement podzoliques. La capacité de rétention en eau du sol est souvent dépassée. Les principales essences forestières rencontrées sont les aulnes noirs (*Alnus glutinosa*), le bouleau blanc (*Betula alba*), le charme, le noisetier (*Corylus avellana*) et le frêne (*Fraxinus excelsior*).

TABLEAU 3
Nombre de contenus stomacaux par terrain d'étude

TABLE 3
Number of stomach contents per study area

Numéro du lieu	Lieux	Contenus stomacaux étudiés
1	Hérault (1)	45
2	Hérault (2)	110
3	Ille-et-Vilaine (Forêt de Liffré)	26
4	Finistère (Région de Morlaix)	32
5	Oise (Forêt de Compiègne)	58
6	Calvados Orne	44
7	Finistère (Forêt de Fréau)	69
	Total	384

III. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1. MATÉRIEL

3.1.1. Qualité de la conservation

Les contenus stomacaux autres que ceux récoltés lors des sorties des chasseurs en forêt de Fréau (29) au cours de la saison de chasse 1983-84 ont été conservés dans de l'alcool méthylique, qui, à la différence du formol, n'a pas la propriété d'arrêter les processus digestifs. Les contenus stomacaux de Fréau ont été mis immédiatement dans du formol à 4 % compte tenu de la digestion très rapide chez les oiseaux (tableaux 4 et 5). Rares sont les auteurs qui comme VERNON (1970, pour la Mouette rieuse (*Larus ridibundus* L.)), FUCHS (1975, pour les Bécasseaux variables (*Calidris alpina*), minute (*C. minuta*) et cocorli (*C. ferruginea*)), CUENDET (1979, pour la Mouette rieuse), HIRONS (1982a, pour la Bécasse des bois) et REYNOLDS (comm. pers., pour la Bécasse américaine (*Scolopax minor*)) ont eu recours à la conservation au formol à 4 % et au prélèvement du contenu stomacal aussitôt après la mort de l'oiseau.

3.1.2. Constitution de l'échantillon étudié

Notre échantillon est constitué par l'ensemble des deux mille contenus stomacaux mis à notre disposition. Étant dans l'impossibilité de tous les étudier, nous avons constitué un sous-échantillon, le moins biaisé possible, dans le but de représenter au mieux l'alimentation de l'oiseau. Pour cela nous avons choisi des contenus stomacaux de bécasses provenant de différentes régions typiques de son hivernage et étudiés au moins une trentaine de contenus stomacaux par lieu (GRANVAL, 1983).

TABLEAU 4

Temps (en minutes) de disparition des proies ingérées, pour différentes espèces d'oiseaux d'après Tuck, 1972 ; Coleman, 1974 ; Pitelka et Custer, 1975 et Cuendet, 1979.
Myriapodes - Crustacés : 1,5 facteur correctif estimé

TABLE 4

Disappearance times (in minutes) of ingested prey items in the various bird species, after Tuck 1972, Coleman 1974, Pitelka and Custer 1975, and Cuendet 1979.
Myriapods - Crustaceae : 1.5 estimated correction factor

Proies	Auteurs				Facteur correctif
	Coleman, 1974	Pitelka et Custer, 1975	Cuendet, 1979	Tuck, 1972	
	Etourneau	Bruant	Mouette rieuse	Bécassine	
<i>Triticum sativum</i>	180	150		Après 240 min intact (graines)	-
Oligochètes (lombriciens)	30		40-70	40	4,8
Arachnides (araignées)		18			-
Adultes					
Tenebrio	120	35	> 180		
Tipules		38 élytres : 180 min			
Carabes		25		240	1
Staphylins			220		
Divers insectes					
Larves					
Tenebrio	180		120-200		
Tipules		30	160	60	2,1
Carabes		30			

TABLEAU 5 ^{d'occurrence} la fréquence des lombriciens
Influence de la digestion post-mortem sur les « proies tendres » (en %)

TABLE 5
Influence of postmortem digestion on « soft preys » (in %).

	Gésiers prélevés instantanément conserv. formol (4%)			Gésiers prélevés en fin de chasse conserv. formol (4%)		Gésiers prélevés en fin de chasse conserv. alcool France (div. lieux)
	Fréau (Finis.)	Autres lieux	Total	Fréau (Finistère)	Autres lieux	
Nombre de contenus stomacaux prélevés	39	41	80	30	0	345
Fréquence d'occurrence des lombriciens (%)	10,25	9,75	10,0	3,35	-	2,85
Espèces lombriciennes identifiées	4	5	8	identification impossible		identification impossible
Indice d'alimentation (§ 3.2.2.1)	18	24	21	13,3	-	24,3

3.2. MÉTHODES

3.2.1. Etude du régime alimentaire (GRANVAL, 1984)

3.2.1.1. Examen macroscopique

Le contenu stomacal est vidé dans une boîte de PÉTRI. L'importance du contenu stomacal est évaluée en cinq classes : vide, un quart, moitié, trois-quart, plein. Les gastrolithes de taille supérieure à 1 mm sont comptés. Il est procédé, ensuite à l'identification des proies.

3.2.1.2. Examen microscopique

3.2.1.2.1. Comptage des soies de lombriciens

Nous avons adapté la méthode proposée par BOUCHÉ et al. (1984b) au cas particulier de la Bécasse. Après avoir retiré les proies de taille importante (> 1 cm) de la boîte de PÉTRI, le reste du contenu est placé dans une fiole de 50 cc. Des aliquots de 5 cc sont prélevés pendant l'agitation de la fiole. Lorsque les deux comptages sont cohérents entre eux (différence observée inférieure à 10 soies) on arrête le comptage des soies qui se fait sur une grille quadrillée à l'aide de la loupe binoculaire.

3.2.1.2.2. Signification du dénombrement

A partir du nombre de soies, il devient possible d'estimer le nombre de segments. On a huit soies par segment et le nombre naturel N de soies est inférieur de 7,7 % au nombre théorique calculé. Soit M le nombre de segments, ce nombre M s'obtient de la façon suivante :

$$\frac{N.1077}{1000.8} = N.0.135 = M$$

Pour obtenir la biomasse ou le nombre de lombriciens consommés, il faut définir un nombre moyen de segments d'un individu représentatif de la population lombricienne. BOUCHÉ et GARDNER (1984a) donnent 130 segments et 4,42 mg par segment. Ces valeurs ont été obtenues à Citeaux sur trois ans pour l'ensemble des post-embryons (adultes, subadultes, juvéniles). L'erreur est de l'ordre de 30 %. En conclusion, en l'absence de connaissances suffisantes sur les choix alimentaires de la Bécasse, la biomasse pphc (pphc = poids tube digestif plein, humide, calculé) est de :

$$\frac{N.575.1077}{130.8.1000} \text{ soit } 0,6 \text{ mg par soie observée}$$

$$\text{Le nombre d'individus est de : } \frac{N.1077}{1000.8.130}$$

soit un individu pour 966 soies.

3.2.2. Expression des données

3.2.2.1. L'indice d'alimentation

Dans le but d'évaluer l'importance de l'alimentation diurne de la Bécasse, nous avons utilisé l'indice d'alimentation, il se calcule par le rapport suivant :

$$I.A. = \frac{\text{nombre de contenus stomacaux avec proies à digestion inférieure à 1 heure}}{\text{nombre de contenus stomacaux étudiés}}$$

3.2.2.2. La fréquence d'occurrence

Au niveau de l'estomac de la Bécasse, nous avons raisonné en termes de présence-absence pour les différentes proies. Au niveau de l'échantillon global, nous avons calculé la fréquence d'occurrence (Foc).

$$Foc = \frac{X_i}{N}$$

où X_i est le nombre de contenus stomacaux contenant la proie i et N est le nombre de contenus stomacaux étudiés.

En accord avec HYSLOP (1980) nous pensons que cette fréquence d'occurrence traduit l'intérêt que porte une espèce prédatrice pour un type de proie donnée.

3.2.2.3. La fréquence relative (HENRY, 1983)

La fréquence relative (Fri) est la proportion du nombre d'individus d'une catégorie de proies (P_i) parmi le nombre total des proies capturées (N).

$$Fri = \frac{P_i}{N}$$

3.2.2.4. Le coefficient de variation

Nous avons calculé l'effectif moyen des types de proies consommées par taxon et par contenu stomacal. Le coefficient de variation est le rapport de l'écart-type à la moyenne.

Nous avons utilisé le coefficient de variation afin d'obtenir des indications sur la répartition, la disponibilité des proies et la stratégie de recherche de l'oiseau.

3.2.3. Appréciation énergétique du régime alimentaire

Les modes d'expressions des résultats précédents ne sont qu'une étape préliminaire dans l'approche de l'alimentation de l'oiseau. En l'état actuel des connaissances nous n'envisagerons que l'aspect énergétique de l'alimentation de la Bécasse.

3.2.3.1. Limites des fréquences d'occurrence et relative

L'analyse des contenus stomacaux comporte plusieurs biais. En premier lieu, il existe un certain intervalle entre la prise de nourriture par l'oiseau et le prélèvement du contenu stomacal. Dans le cas de la Bécasse, compte tenu de ses mœurs discrètes, il nous est impossible de le quantifier.

En second lieu, la digestion se poursuit après la mort de l'oiseau et rend impossible l'identification des proies labiles telles que les vers de terre et surévalue les proies aux téguments durs. L'utilisation du formol à 4 % réduit ce biais.

En troisième lieu, les éléments labiles disparaissent plus rapidement que les téguments durs des proies qui peuvent stationner longtemps dans les contenus stomacaux d'où une surestimation de leur importance. COLLINGE (1924-27), le premier a souligné l'existence de cette digestion différentielle chez la perdrix grise (*Perdix perdix*). Depuis de nombreux auteurs (HARTLEY, 1948 ; KOERSVELD, 1951 ; TURCEK, 1956 ; VINO-KUROV, 1960 ; DILLERY, 1965 ; MOOK et MARSHALL, 1965 ; DIRSCHL, 1969 ; GOSS-CUSTARD, 1969 ; BARTONEK et HICKEY, 1969 ; BIRKAN, 1970 ; TAMISIER, 1971 ; SWANSON et BARTONEK, 1970 ; TUCK, 1972 ; COLEMAN, 1974 ; CUSTER et PITELKA, 1975 ; CUENDET, 1979 ; LOWE, 1980 ; LIFJELD, 1983 ; PIROT et al., 1984) en ont fait état chez différentes espèces d'oiseaux. Parmi ces auteurs, certains, après avoir nourri des oiseaux en captivité les ont sacrifiés à intervalles réguliers, afin de déterminer la durée maximale d'identification des proies consommées. Le tableau 4 donne les temps de disparition de quelques proies observés chez différentes espèces d'oiseaux. Des facteurs correctifs ont été calculés à partir des résultats obtenus par TUCK (1972) et CUENDET (1979) respectivement pour la Bécassine des marais (*Gallinago gallinago* L.) et la Mouette rieuse. Il est dommage que ces auteurs n'aient pas indiqué les espèces de lombriciens consommés et le poids moyen des proies ingérées.

Par ailleurs, le temps de disparition des aliments est fonction de la température et de la quantité de nourriture ingérée (KENDEIGH et WEST, 1965). CUENDET (1979) constate la disparition complète des lombriciens en 45 mm pour 15 à 20 grammes et un temps de 77 minutes pour 30 grammes ingérés.

Pour la Bécassine des marais, SENNER et MICKELSON (1979). TUCK (1972) préfèrent considérer les fréquences d'occurrence des différentes proies plutôt que leur nombre, leur masse ou leur volume. PIROT et al. (1984) réduisent le biais de la digestion différentielle en utilisant uniquement les résultats issus des contenus de jabot chez les anatidés.

Nous avons choisi de présenter les résultats sous la forme habituelle (fréquence d'occurrence, fréquence relative) mais également sous la forme de fréquences pondérées par les facteurs correctifs du tableau 4 dans le but de corriger le biais dû à la digestion différentielle (tableau 9). Notre pondération reste relativement approximative puisque nous appliquons les résultats obtenus sur d'autres espèces que la Bécasse. Par ailleurs nous n'avons pas d'éléments sur le temps de séjour des Myriapodes et des soies dans le contenu stomacal. Nous avons cependant considéré que ceux-là étaient plus résistants que les larves mais moins que les insectes. En outre, nous avons constaté la présence de soies au niveau des intestins et des fèces, il y a donc transit de ces éléments résistants à la digestion. Nous avons alors considéré qu'elles avaient un temps de séjour équivalent aux insectes. Cette approximation est toutefois moins imprécise qu'une présentation brute des résultats où l'erreur peut aller jusqu'à 500 %.

3.2.3.2. Expression énergétique du bol alimentaire

Dans le but de comparer les différentes approches d'expression des données, nous calculerons l'importance énergétique de chaque type de proies à partir de la fréquence relative non pondérée et de la fréquence relative pondérée par les facteurs correctifs de la digestion différentielle.

$$\text{Soit la part énergétique de la proie } i \text{ PE } (i) = \frac{\text{Fri.Mfi.MSi.KJi}}{\sum \text{Fri.Mfi.MSi.KJi}}$$

Fri : fréquence relative ; Mfi : masse fraîche ; MSi : matière sèche ; KJi : valeur énergétique de la proie en Kilojoules (cette valeur s'applique à la proie totale bien que tout ne soit pas digéré).

IV. RÉSULTATS

4.1. IMPORTANCE DE LA DIGESTION POST-MORTEM

Le prélèvement du contenu stomacal aussitôt la mort de l'oiseau multiplie par trois le taux de présence des vers de terre ($\chi^2 = 8,82$, ddl = 1, hautement significatif). La présence de nourriture fraîche est également plus élevée dans ce type de contenu stomacal ($\chi^2 = 0,88$, ddl = 1, non significatif, tableau 5). L'identification des espèces de lombriciens n'est possible que dans le conservateur formol à 4 %. C'est à notre connaissance la première fois que l'on identifie les espèces de vers de terre consommées par la Bécasse (tableau 6). L'intérêt de cette détermination est de connaître la part accessible de la biomasse disponible des vers de terre au niveau des sols.

Parmi les lombriciens, on trouve des espèces ayant différents rôles et réciproquement des animaux d'espèces différentes jouant approximativement le même rôle. Il convient donc d'utiliser le concept de catégorie écologique qui décrit directement le rôle des lombriciens, lorsqu'on étudie leurs fonctions (BOUCHÉ, 1975-77). Distingué en trois catégories par BOUCHÉ (1977), il ne faut pas considérer chaque catégorie écologique définitivement close mais comme un pôle adaptif, évolutif avec un nombre élevé d'espèces intermédiaires (BOUCHÉ, 1977).

- Les épigés : ces animaux vivent dans la litière, les troncs en décomposition, les fumiers.
- Les anéciques : ils sont d'intenses fouisseurs, d'où leur rôle agronomique primordial.
- Les endogés : contrairement aux deux précédentes catégories, ces animaux vivent en permanence dans le sol, se nourrissent de terre.

Nous constatons que la Bécasse prélève des vers de terre appartenant aux trois catégories écologiques (tableau 6).

TABLEAU 6
Liste des espèces de vers de terre identifiées dans les contenus stomacaux (conservation formol)

TABLE 6
List of earthworm species identified in the stomach contents (preserved in formaldehyde)

	Finistère Forêt de Fréau	Calvados	Hérault
Epigés	<i>Dendrobaena attemsi</i> (7) <i>Dendrobaena octaedra</i> (2) <i>Dendrobaena sp.</i> (1) <i>Lumbricus rubellus</i> (1) <i>Lumbricus sp.</i> (1)	<i>Dendrobaena octaedra</i> (5)	
Epi-anéciques		<i>Lumbricus festivus</i> (2) <i>Lumbricus soit</i> (1) <i>festivus</i> <i>terrestris</i> <i>centralis</i> <i>Lumbricus sp.</i> (2)	
Anéciques	<i>Nicodrilus soit</i> (1) <i>giardi</i> <i>nocturnus</i> <i>longus</i>		<i>Nicodrilus nocturnus</i> var. <i>cistercianus</i> (1)
Endogés		<i>Allobophora icterica</i> (1) endogé (1)	
Pas de catégorie écologique déterminée		<i>Allobophora chlorotica</i> <i>chlorotica</i> (1) + (3)	

4.2. INDICE D'ALIMENTATION

TABLEAU 7
Variation de l'indice d'alimentation suivant les mois

TABLE 7
Changes in the dietary index over several months.

Contenus stomacaux	sept. oct.	nov.	déc.	janv.	fév.	mars	Indice d'alimentation moyen
1 n = 315	70,4	70,7	78,3	71,3	83,3	83,3	75
2 n = 69		80,0	73,1	83,2	100,0		81,2
3 n = 384	70,4	71,8	77,6	74,6	86,3	83,3	75,8

1. Granval, 1983. 2. Granval, 1984. 3. Granval. Total.

1. Granval, 1983. 2. Granval, 1984. 3. Granval. Total.

Le pourcentage moyen de contenus stomacaux vide est de 75,8%. Il signifie à l'évidence que la Bécasse a une faible activité alimentaire diurne. Cette activité tend à décroître au cours de l'hivernage ($\chi^2 = 2,6$, ddl = 1, non significatif). Ce résultat est conforté par HIRONS (1982a) qui a constaté un volume de nourriture plus élevé dans quelques contenus stomacaux prélevés la nuit. Nos résultats vont donc dans le sens d'une activité alimentaire plutôt nocturne de la Bécasse des bois en hivernage.

4.3. FRÉQUENCE D'OCCURRENCE (tableau 1)

Les vers de terre apparaissent comme les proies les plus présentes sous la forme de soies (98,6%) ; ils sont par contre rarement reconnaissables à l'examen macroscopique (Foc = 3,38%). Les coléoptères adultes viennent ensuite avec 33,1% de présence. Les iules (24%), les géophiles (13,5%), les dermaptères (12,8%), les larves d'élatéridés (12,5%) et de diptères (9,38%) constituent le reste du régime alimentaire. On remarquera la présence régulière de végétaux (54,8%) et des gastrolithes (80,5%). Les éléments végétaux sont composés surtout de fragments de plantes (feuilles, tiges) et de petites graines.

4.4. FRÉQUENCE RELATIVE

La technique de comptage des soies développée au chapitre II nous permet de quantifier par contenu stomacal le nombre de vers de terre consommés. Il s'agit de données statiques et non dynamiques puisque nous n'avons aucune indication sur le transit intestinal (tableau 3). Là encore, les lombriciens sont majoritaires ils totalisent 52,5% du nombre de proies trouvées. Viennent ensuite les larves d'insectes avec 19,6%, les insectes adultes 14% les myriapodes 12,6% qui complètent le régime alimentaire.

TABLEAU 8
Equivalents énergétiques des proies. Valeur alimentaire des proies (en kJ)

TABLE 8
Caloric equivalents of preys. Caloric value of preys (in kJ)

Auteurs	Nature des proies	Biomasse humide	Biomasse sèche	Valeurs retenues
FRENCH et al., 1957	Vers de terre	2,9	19,4	
CUMMINS et WUYCHECK, 1971	Vers de terre	3,3	21,6	20,0
CUENDET, 1985	Vers de terre		22,0	
HEPPLESTON, 1972	Vers de terre		18,5	
JUILLARD, 1984	Vers de terre		12,5	
TOROK, 1981	Isopodes		15,9	15,9
	Myriapodes		17,5	17,5
SLOBODKIN et RICHMAN, 1961	Larves d'insectes chironomes		24,2	
HEPPLESTON, 1972	Larves de Tipules		15,9	20,0
JUILLARD, 1984	Insectes		19,1	
REITZ, 1983	Insectes	6,9	26,0	
TOROK, 1981	Insectes		23,0	24,5
SAUVANT, 1980	Végétaux verts sans graines		18,0	
	Graines		27,0	

Commentaires : Les résultats de CUENDET concordent bien avec ceux de BOLTON et PHILLIPSON, 1976. Il n'existe pas de différences entre espèces, déjà souligné par BOUCHE (1972). Les valeurs obtenues par JUILLARD (1984) sont faibles comparativement aux autres auteurs.

Comments : The results obtained by CUENDET are in good agreement with those of BOLTON and PHILLIPSON, 1976. As BOUCHE (1972) has stressed before, there are no differences between species. The values obtained by JUILLARD are low compared to those of other authors.

TABLEAU 9
Importance énergétique de chaque type de proies dans l'alimentation diurne de la Bécasse

TABLE 9
Caloric value of each type of prey in the diurnal diet of the Woodcock

	Fréquence relative (1)	Fréquence relative (2)	Fréquence relative (3)	Fréquence relative (4)	Poids frais moyen	% MS	KJ/gMS	Part énergétique des différents types de proies dans la ration				
								(1)	(2)	(3)	(4)	
Oligochètes lombriciens												
• intacts	1,4	5	9,4	25,8	380	15a	20	90,6	87,7	47,0	75,8	
• soies	51,1	38,4	-	-								
Crustacés, cloportes	1,2	0,9	traces	traces	51	25d	15,9	0,4	0,4	traces	traces	
Myriapodes	12,7	14,3	11,3	9,7	31	25d	17,5	2,6	3,4	6,7	3,4	
Insectes												
• adultes	14	10,5	46,0	26,3	26	25b	24,5	3,4	2,9	32,1	10,7	
• larves	19,6	30,9	31,8	38,2	30	17c	20,0	3,0	5,6	14,2	10,1	

(1) Granval, total, non pondéré. (2) Granval, total, pondéré. (3) Autres auteurs, non pondéré. (4) Autres auteurs, pondéré.

Dans (3) et (4), gastéropodes assimilés à des insectes. Valeurs MS proposées par les auteurs : a. Bouché, 1972 ; b. Reitz, 1983 ; c. Slobodkin et Richmann, 1961 ; d. estimé.

(2) et (4) sont obtenus en multipliant (1) et (3) par les facteurs correctifs de la digestion post-mortem.

(1) Granval, unweighted total. (2) Granval, weighted total. (3) Other authors, unweighted. (4) Other authors, weighted.

In (3) and (4), gastropods are regarded as insects. Values dry matter basis proposed by the authors : a. Bouché, 1972 ; b. Reitz, 1983 ; c. Slobodkin and Richmann, 1961 ; d. estimated.

(2) and (4) are obtained by multiplying (1) and (3) by the correction factors for postmortem digestion.

	Fréquence d'occurrence (1)	Fréquence d'occurrence (2)	Fréquence d'occurrence (3)	Fréquence d'occurrence (4)
Oligochètes lombriciens				
• intacts	3,4	16,2	15,9	76,4
• soies	98,6	98,6	88,0	88,0
Crustacés, cloportes	3,1	4,6	3,6	5,4
Myriapodes	32,8	49,2	22,3	33,4
Insectes				
• adultes	28,6	28,6	31,8	31,8
• larves	24,4	51,2	26,75	56,2

4.5. IMPORTANCE PONDÉRALE DES DIFFÉRENTES PROIES DANS L'ALIMENTATION DE LA BÉCASSE

Le tableau 9 présente les biomasses fraîches des proies trouvées intactes dans les contenus stomacaux. Les vers de terre apparaissent comme des proies très lourdes comparativement aux autres aliments ingérés (rapport pondéral des proies de 1 à 10). Dans les contenus stomacaux nous avons dénombré au total : 1 193 segments de lombriciens intacts pour une masse de 3 419 mg, soit une biomasse de 2,9 mg/segment, ce résultat est inférieur aux 4,42 mg/segment proposé par BOUCHÉ et al. (1984b) mais il se trouve dans l'intervalle de confiance ($\pm 30\%$) proposé par BOUCHÉ et GARDNER (1984a) (tableau 9). Le tableau 9 souligne le rôle prépondérant du ver de terre dans l'alimentation de la Bécasse (87,7 % de l'énergie apportée).

V. DISCUSSION

5.1. IMPORTANCE DE L'ACTIVITÉ ALIMENTAIRE DIURNE DE LA BÉCASSE EN HIVERNAGE

De nombreux auteurs cynégétiques partageaient l'opinion que la Bécasse était essentiellement un oiseau nocturne (SHORTEN, 1974). Les travaux de radiotélémétrie ont montré que le rythme nyctéméral varie suivant les saisons (FERRAND, 1979 ; OSTERMEYER, 1979 ; WILSON, 1979 ; HIRONS et OWEN, 1982b).

D'après les travaux de HIRONS et OWEN (1982b), WILSON (1979), FERRAND (1979), OSTERMEYER (1979), BICFORD-SMITH (1980). Les résultats ont été obtenus en l'absence de dérangement.

TABLEAU 10
Activité et milieu fréquenté par la Bécasse

TABLE 10
Woodcock activity pattern and habitat use

saison	Milieu fréquenté et activité	
	jour	nuit
automne, hiver	bois, Bécasse peu active	prairie, Bécasse active
printemps, été	bois, Bécasse active	clairière dans le bois, Bécasse peu active

Ces différents auteurs supposent que l'activité nocturne de l'oiseau est liée à l'alimentation. Lors des opérations de baguage nous avons observé des oiseaux en train de se nourrir activement. Sur un suivi nocturne de 5 heures réalisé pendant deux nuits, l'oiseau observé s'est alimenté pendant 50 % du temps, ces observations préliminaires méritent d'être confirmées par des études ultérieures. Il semble donc que la Bécasse a une faible activité alimentaire diurne en hivernage (tableau 7) lorsque les conditions météorologiques sont normales. De plus, il semble que le rythme d'activité alimentaire de la Bécasse coïncide avec l'activité de ses principales proies. En effet, les vers de terre anéciques remontent la nuit en surface pour se nourrir, ils deviennent ainsi plus accessibles pour leurs prédateurs.

5.2. COMPARAISON AVEC LES AUTRES AUTEURS

Au niveau de la fréquence relative des proies (tableau 3), notre étude diffère des autres par la prédominance des lombriciens (soies) et la relative absence des imagos de coléoptères. L'ensemble des travaux s'accorde sur le rôle non négligeable joué par les larves d'insectes. Ces dernières ainsi que les forficules et les coléoptères (imagos) présentent les plus forts coefficients de variation, qui semble indiquer que ces proies vivent en colonies ou sont spécialement recherchées par les bécasses (cas des larves de diptères). Le coefficient de variation assez élevé des vers de terre (tableau 2) traduit d'une part leur plus ou moins grande disponibilité selon les lieux et d'autre part le fait que la Bécasse peut les consommer différemment selon l'heure de la journée.

Les données quantitatives obtenues ne pouvant être comparées à d'autres études méritent confirmation. Remarquons cependant qu'une fréquence d'occurrence élevée n'implique pas obligatoirement, un rôle majeur dans l'alimentation énergétique de l'oiseau ainsi qu'en témoigne l'exemple des coléoptères et des dermoptères dont les fréquences d'occurrence s'élèvent respectivement à 33,1 % et 12,8 % mais dont l'apport énergétique cumulé ne s'élève qu'à 2,9 %. Le rôle prépondérant des lombriciens supposé par certains auteurs peut très bien se démontrer en exprimant les résultats en terme d'importance pondérale (lombriciens : fréquence relative 9,4 % ; fréquence relative pondérée 47 % ; énergie apportée 75 %, tableau 9). Cela signifie que l'expression habituelle des résultats des études de régimes alimentaires donne une image biaisée de la nutrition de l'oiseau. Les résultats doivent obligatoirement être pondéré par les facteurs correctifs de la digestion différentielle et le poids de chaque type de proies.

5.3. APPROCHE QUALITATIVE DE L'ALIMENTATION

L'énergie apportée par les différentes proies n'est pas pondérée par le coefficient d'assimilation digestive. Il est très probable que les larves d'insectes et les vers de terre soient mieux assimilés. Des éléments d'information peuvent être obtenus en réalisant des digestions artificielles à partir de la pepsine (BUTET, 1985).

La composition azotée et minérale doit également être prise en compte. En effet, l'alimentation d'une jeune Bécasse en captivité à partir uniquement de vers de terre s'est révélée incomplète traduisant probablement une alimentation carencée (OSTERMEYER, 1979).

5.4. INFLUENCE DU LIEU D'ÉTUDE SUR LA COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

On constate des variations du régime alimentaire suivant les lieux d'études (Test χ^2 , ddl = 1, différences hautement significatives, tableau 1). Contrairement à l'affirmation de MALHIÉ (1978), l'alimentation

de l'oiseau dépend du milieu fréquenté. Ces résultats suggèrent l'importance du lieu d'origine des oiseaux dans la composition de leur régime alimentaire.

5.5. RÔLE DES VÉGÉTAUX

Nous avons montré (FADAT et al., 1979 ; GRANVAL, 1983) que les végétaux apparaissent comme des éléments constants du régime alimentaire et non comme des aliments d'urgence (BETTMANN, 1961 ; DEMOLE, 1964), toutefois leur présence est certainement surestimée (tableau 4). La consommation des végétaux suivants : grains d'avoine, de maïs, des baies de sorbe, de myrtilles et de sureau recensés par MULLER-USING (1970) apparaît occasionnelle. Chez la Bécassine, cependant, de nombreux auteurs (parmi eux, TUCK, 1972 ; SWIFT, 1979) se refusent à les considérer comme des aliments à part entière. Ils arguent du fait que les végétaux du contenu stomacal ne sont pas frais. Chez la Bécasse cette observation ne tient pas car lors des prélèvements instantanés des contenus stomacaux nous avons trouvé des végétaux verts. En outre, TUCK (1972) n'a pas réussi à isoler macroscopiquement et microscopiquement les résidus végétaux choisis par l'oiseau de ceux provenant des excréments de bovins où les bécassines se nourrissent. Il en conclut à l'ingestion accidentelle des végétaux. Enfin chez la Bécassine, les éléments végétaux servent à la réalisation des pelottes de régurgitation. Il serait important de s'assurer qu'un phénomène de régurgitation identique n'existe pas chez la Bécasse.

En tout état de cause, un ingestat joue en général des rôles variés : remplissage physique du bol alimentaire (pour la régurgitation ou le transit intestinal), source de nutriments pour la flore intestinale de l'animal hôte. Il apparaît difficile de connaître la part de ces différentes fonctions complémentaires sans moyen très spécialisés. Il est encore plus difficile de conclure que peu ou prou une fraction même minime d'origine végétale ne soit pas assimilée par les bécasses, une fois réduite à des éléments simples (acides aminés par exemple). Quelle que soit leur origine (animale ou végétale) les éléments sont assimilés indistinctement au niveau de l'intestin. De toute manière, le rôle secondaire des végétaux demeure mal défini (BOUCHÉ, comm. pers.).

VI. CONCLUSION

Nos travaux, à partir de la recherche des soies dans les contenus stomacaux, montrent que les vers de terre sont les composants principaux du régime alimentaire de la Bécasse. L'expression habituelle des résultats des études de régime alimentaire en terme de fréquence d'occurrence et relative donne une image biaisée de la nutrition de l'oiseau. Ainsi le rôle prépondérant supposé par certains auteurs a pu être démontré en exprimant leurs résultats en terme d'importance pondérale et en tenant compte de la digestion différentielle (9,4 % de fréquence relative, 75,8 % de l'énergie apportée). Cette remarque est

d'autant plus importante que l'alimentation diurne est faible et qu'on ne retrouve plus dans les contenus stomacaux que les restes des prises de nourriture.

La digestion post-mortem diminue par trois le taux de présence des vers de terre et rend impossible l'identification des espèces de lombriciens. Ainsi, en supprimant cette digestion post-mortem nous avons pu identifier pour la première fois huit espèces de vers de terre par conservation des contenus stomacaux dans le formol à 4 %.

Le temps de séjour des soies et des myriapodes nous est malheureusement inconnu. Les espèces de lombriciens ne peuvent pas être identifiées à partir des soies dans l'état actuel des connaissances. Bien que régulièrement présent, le rôle des végétaux dans le régime alimentaire demeure mal défini.

La comparaison de notre étude avec les travaux antérieurs suggère que le régime alimentaire diurne de la Bécasse en hivernage varie suivant les disponibilités alimentaires du milieu tout en reposant principalement sur les vers de terre.

Les recherches devront dorénavant porter sur l'alimentation nocturne (indice d'alimentation diurne faible et absence d'étude de régime alimentaire nocturne) et sur les variations de l'alimentation suivant le lieu, le sexe, l'âge et la saison tout en tenant compte de la répartition spatio-temporelle des oiseaux. Il convient de garder à l'esprit que cette alimentation observée est la résultante de la qualité de l'échantillonnage, des besoins nutritionnels de l'oiseau et des disponibilités alimentaires du milieu. Pour apprécier la part de celle-ci, il sera nécessaire de préciser la biomasse disponible dans les milieux fréquentés ainsi que le comportement de la Bécasse face à la répartition des aliments disponibles.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier : MM. BOUCHÉ, FADAT et TRÉHEN qui par leurs conseils nous ont guidé tout au long de ce travail. MM. MARCHAND, VIVIEN, DEGRENNE, bécassiers et FERRAND, technicien supérieur de l'ONC, qui ont accepté de prélever des contenus stomacaux aussitôt après la mort des oiseaux permettant ainsi l'identification de lombriciens. Les chasseurs qui ont envoyé les contenus stomacaux de bécasse permettant ainsi la constitution d'un important échantillon. MM. FRÉNOT, BELLIDO et VERNON chercheurs de la station biologique de PAIMPONT qui nous ont aidé à déterminer les lombriciens et les insectes. M. CUGNASSE pour avoir mis à notre disposition sa bibliographie. MM. ISENMANN, FERRAND et les frères anonymes qui ont accepté de relire le manuscrit. L'Office National de la Chasse qui a financé l'étude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTONEK J.C. et HICKEY J.J. (1969). - Food habits of cavanbacks, redheads and lesser scaup in Manitoba. *Condor*, 71 (3), 280-290.
- BETIMANN H. (1961). - Die Waldschnepfe, S.C. Mayer Verlag, Munchen-Solln, 1-112.
- BICKFORD-SMITH P. (1980). - Wintering woodcock studies in Cornwall. *Newsletter*, 6, 43-45.
- BIRKAN M. (1970). - Le régime alimentaire de la perdrix grise d'après le contenu des jabots et des estomacs. *Ann. Ecol. Anim.*, 2, 1, 121-153.
- BOLTON P.J. et PHILIPSON J. (1976). - Energy equivalents of earthworms, their egesta and a mineral soil. *Pedobiologia*, 16, 443-450.
- BOUCHÉ M.B. (1971). - Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle pédobiologique des vers de terre. In : PESSON « La vie dans les sols », Ed. Gauthiers-Villars, 187-209.
- BOUCHÉ M.B. (1972). - Lombriciens de France. Ecologie et systématique. *Ann. zool. écol. anim.*, INRA, n° spécial, 72-2, 1-671.
- BOUCHÉ M.B. (1975). - Fonctions lombriciennes. I. Recherches françaises et résultats d'un programme coopératif forestier (RCP 40). *Bull. Scient. Bourgogne*, 30, 139-228.
- BOUCHÉ M.B. (1977). - Stratégies lombriciennes. *Ecol. Bull. (Stockholm)*, 25, 122-132.
- BOUCHÉ M.B. et GARDNER R.H. (1984a). - Earthworm functions. VII. Population estimation techniques. *Rev. écol. biol. sol*, 21, 1, 37-63.
- BOUCHÉ M.B., FAYOLLE L. et RICHARD Ph. (1984b). - Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs. *Gibier Faune Sauvage*, 1, 57-71.
- BUTET A. (1985). - Méthode d'étude du régime alimentaire d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) par l'analyse microscopique des fèces. *Mammalia*, 49, 4, 455-483.
- COLEMAN J.D. (1974). - Breakdown rates of foods ingested by starlings. *J. Wildl. Manag.*, 38, 4, 910-912.
- COLLINGE W.E. (1924). - The food of some British Wild birds. New York, 1-292.
- COLLINGE W.E. (1927). - The food of some British Wild Birds. York Ed. Londres (2^e édition), 1-427.
- CUENDET G. (1979). - Etude du comportement alimentaire de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus* L.) et de son influence sur les peuplements lombriciens. Thèse de doct. Conservation de la faune, Section protection de la nature et des sites du Canton de Vaud, Suisse, 1-111.
- CUENDET G. (1985). - Perte de poids des lombriciens durant leur conservation dans une solution de formaldéhyde et équivalents énergétiques. *Revue Suisse Zoologie*, tome 92, fasc. 4, 795-805.
- CUMMINGS K.W. et WUYCHECK J.C. (1971). - Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Mitt. Int. Verein. theor. Angew. Limnol.*, 18, 1-158.
- CUSTER T.W. et PITELKA F.A. (1975). - Correction factors for digestion rates for prey taken by snow buntings (*Plectrophenax nivalis*). *Condor*, 77, 210-212.
- CRAMP S., SIMMONS K.E.L., BROOKS D.J. and al. (1983). - Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the western Palearctic. Vol. III. Waders to gulls, 1-973.
- DEMOLE E. (1964). - Subtilités de la chasse à la Bécasse. Librairie des Champs-Élysées, Paris, 1-205.
- DILLERY H.J. (1965). - Post-mortem digestion of stomach contents in the Savannah sparrow. *Auk*, 82, 281.
- DIRSCHL H.J. (1969). - Foods of lesser scaup and blue-winged teal in the Saskatchewan River Delta. *J. Wildl. Manag.*, 33, 1, 77-87.
- FADAT Ch., FERRAND Y. et MARTINEL J. (1979). - Etude préliminaire du régime alimentaire de la Bécasse à partir des analyses de contenus stomacaux prélevés en France. *ONC, Bull. mensuel*, 27, 26-33.

Rennes 1 1-12

GRANVAL, Ph., 1983 - Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de la Bécasse (*Scolopax rusticola*). Mémoire fin d'étude ENITA Quétigny (France), 1-94.

GRANVAL, Ph., 1984 - Recherches préliminaires sur l'exploitation alimentaire du milieu par la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola*). DEA Ecologie, Univ. Rennes 1 1-12

- FERRAND Y. (1979). - Approche du comportement de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en période de nidification. Radiotélémetrie. DEA, Univ. Besançon, 1-29.
- FRENCH C.E., LISCINSKY S.A. et MILLER D.R. (1957). - Nutrient composition of earthworms. J. Wildl. Manag., 21, 348.
- FUCHS E. (1975). - Observations sur les ressources alimentaires et l'alimentation des bécasseaux variable, minute et cocorli (*Calidris alpina*, *Minuta* et *feruginea*) en Méditerranée, au passage et pendant l'hivernage. Alauda, 43, 1, 55-69.
- GLUTZ U. von B., BAUER K.M. and BEZZEL E. (1977). - Handbuch der Vögel Mittel Europas. Charadriiformes, 7, 1-1270.
- GOSS-CUSTARD J.D. (1969). - The winter feeding ecology of the Redshank, *Tringa totanus*, Ibis, 111, 338-356.
- GRANVAL Ph. (1983). - Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de la Bécasse (*Scolopax rusticola*). DEA Ecologie, Univ. Rennes, 1, 1-43.
- GREKOW et al. (1973). - In GLUTZ et al., 1977.
- HARTLEY P.H.T. (1948). - The assessment of the food of birds. Ibis, 90, 361-381.
- HENRY C. (1983). - Intérêt de la notion de structure dans l'étude des régions alimentaires. Bull. Soc. Zool. Franç., 3, 365-369.
- HEPPLESTON P.B. (1972). - The comparative breeding ecology of oystercatchers (*Haematopus ostralegus* L.) in Inland and coastal habitats. J. Anim. Ecol., 41, 23-51.
- HIRONS G. (1978). - Winter food of woodcock in Britain. Newsletter, 4, 3-4.
- HIRONS G. (1982a). - The diet and behaviour of woodcock (*Scolopax rusticola*) in winter. Trans. Inter. Congr. Game Biol., 14, 233-235.
- HIRONS G. et OWEN J.R. (1982b). - Radiotagging as an aid in the study of woodcock. Symp. Zool. Soc. Lond., 49, 139-152.
- HYSLOP E.J. (1980). - Stomach contents analysis : a review of methods and their application. J. Fish. Biol., 17, 411-429.
- JULLIARD M. (1984). - Eco-éthologie de la Chouette chevêche, *Athene noctua* (Scop.) en Suisse. Thèse doc. Sci., Univ. Neuchâtel (Suisse), 1-243.
- KENDEIGH S.C. et WEST G.G. (1965). - Caloric values of plant seeds eaten by birds. Ecology, 46, 553-555.
- KISS J.P. et STERBETZ I. (1979). - Data on the feeding of the woodcock (*Scolopax rusticola*). Különlenyamat, Aquila, 1978, V, 85, 107-111.
- KISTJAKINSKIJ (1957). - In Glutz et al., 1977.
- KOERSVELD E. (1951). - Difficulties in stomach analysis. Proc. Int. Ornith. Congress, 10, 592-594.
- LEBEURIER E. (1982). - Séjour et régime alimentaire de la Bécasse en Bretagne (arrondissements de Morlaix et de Châteaulin). L'Oiseau et La Revue française d'ornithologie, 52, 3, 237-250.
- LIFJELD J. (1983). - Stomach content analyses of the Dunlin *Calidris alpina* : bias due to differential digestibility of prey items. Fauna now. Ser. C, Cinclus 6 : 43-46.
- LOWE V.P.W. (1980). - Variation in digestion of prey by the tawny owl (*Trix aluco*). J. Soc. Zool. Lond., 192, 283-293.
- MADON P. (1928). - Esquisse du régime alimentaire des gruiniformes, charadriiformes, lariformes. L'oiseau et la revue franç. d'ornith., 9-79.
- MALHIE M. (1978). - La bécasse européenne (*Scolopax rusticola* L.). Connaissances actuelles. Thèse Doct. Ecole Vétérinaire Toulouse, 1-74.
- MOOK L.J. et MARSHALL H.G.W. (1965). - Digestion of Spruce budworm larvae and pupae in the Olive-backed thrush, *Hylocichla ustulata swainsoni* (Tschudi).
- MULLER-USING D. (1970). - Die Schnepfen Deutscher Jagdschutz. Verband, 12, 3-15.
- OSTERMEYER R. (1979). - Approche du comportement de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en période de reproduction en forêt domaniale de Compiègne (Oise, France). Essai de mise en place d'une méthode d'étude par radio-télémetrie. Mémoire ENITA, 1-105.
- PARIS P. (1914). - Examen du contenu stomacal de quelques rapaces. RFO, LXIV-LXV, 357-359.

- PIROT J.Y., CHESSEL L. et TAMISIER A. (1984). – Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit : modélisation spatio-temporelle. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, **39**, 167-192.
- REITZ F. (1983). – Besoins énergétiques du poussin de perdrix grise (*Perdix perdix* L.) et ressources alimentaires disponibles en plaine de grande culture. Possibilités d'exploitation trophique du milieu par les couvées. Thèse Doct. Ing., INA, Paris-Grignon, 1-144.
- SAUVANT D. (1980). – L'alimentation énergétique des animaux domestiques. Ed. Zootechnie, INA Paris-Grignon, 1-294.
- SENNER S.E. et MICHELSON P.G. (1979). – Fall foods of Common Snipe on the Cooper River Delta, Alaska, *Canad. Field. Nat.*, **93**, 2, 171-172.
- SHORTEN M. (1974). – The European woodcock (*Scolopax rusticola*). The Game Conservancy, 1-93.
- SLOBODKIN L.B. et RICHMANN S. (1961). – Calorie/G in species of animals. *Nature*, 191-299.
- STEINFATT O. (1937). – In Glutz et al., 1977.
- STERBETZ I., et KISS J.P. (1974). – Contribution à la détermination de la nourriture de la Bécasse.
- SUEUR F. (1983). – Le régime alimentaire de la bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) dans le Marqueterre (Somme). *L'Avocette*, **7**, 38-48.
- SWANSON G.A. et BARTONEK J.C. (1970). – Bias associated with food analysis in gizzards of blue-winged teal. *J. Wildl. Manag.*, **34**, 4, 739-746.
- SWIFT J.A. (1979). – The winter ecology of a snipe at Sevenoaks. Unpublished M. Phil. Thesis, Liverpool Polytechnic.
- TAMISIER A. (1971). – Régime alimentaire des sarcelles d'hiver (*Anas creccas* L.) en Camargue. *Alauda*, **39**, 261-311.
- TOROK J. (1981). – Food consumption of nestling blackbirds in an oak forest bordering on an orchard. *Opusc. Zool. Budapest*, **18-19**, 145-156.
- TUCK L.M. (1972). – The snipes : a study of the *Genus Capella*. *Can. Wildl. Ser.*, **5**, 1-439.
- TURCEEK (1956). – Review in *Rundschreiben. Int. Union Angew. Ornithol. (Hamburg)*, **5**, 8.
- VERNON J.D.R. (1970). – Food of the common gull on grassland in autumn and winter. *Bird Study*, **17**, 36-38.
- VINOKUROV A.A. (1960). – K vorpusu o skorosti perevarivaniya psichi tsaplyami. (The problem of the rate of food digestion by herons). *Byull. Mosk. Obschestva Ispyt. Prir. Otd. Biol.*, **65**, 5, 106 and Engl. Abst. seen, *Biol. abstr.*, **39**, 2, 17610.
- WHITERBY H.F., JOURDAIN F.C.R., TICEHURST C.B. et TUCKER B.W. (1940). – The handbook of British Birds. Vol. 4, 184-192.
- WILSON J. (1979). – Wintering site fidelity of woodcock (*Scolopax rusticola* L.). In *Proc. 1st European Woodcock and snipe Workshop, Ebelfort, Denmark, 24-26 April 1979*.

**DIURNAL DIET OF THE WINTERING WOODCOCK
(SCOLOPAX RUSTICOLA) : A QUANTITATIVE APPROACH**

P. GRANVAL

KEY WORDS : Woodcock (*Scolopax rusticola*), diet, stomach contents, setae, Lumbricidae, differential digestion, food choice.

SUMMARY

The purpose of this methodological study is to determine the effects of postmortem digestion, the influence of data presentation upon the composition of the diet and the importance of earthworms in the diet of the Woodcock. The diurnal diet of the Woodcock was studied by

counting earthworm setae in 384 stomach contents. Postmortem digestion decreases the rate of occurrence of earthworms by a factor of three and makes identification of the various species impossible. As postmortem digestion was minimized at the utmost by removing the stomach contents immediately after the birds' death and by preserving food items in a 4% formaldehyde solution, we were able to identify eight different species. For the first time, it has been demonstrated that the daily energy intake of the Woodcock is low, that it varies according to the food availabilities in the habitat, and that it is mainly based on earthworms (98.6% frequency of occurrence, 52.5% of the number of preys and 87.7% of the energy supply). The presentation of dietary study data in terms of frequency of occurrence and relative frequency gives a skewed image of the bird's diet. It is possible to show the by some authors assumed preponderance of earthworms, if data are expressed as indicated hereabove (relative frequency 9.4%, energy supply 75.8%).

Trans. by Eveline Taran

TAGES-NAHRUNGSSPEKTRUM DER ÜBERWINTERNDEN WALDSCHNEPFE (*SCOLOPAX RUSTICOLA*): QUANTITATIVE ANNÄHERUNG

Ph. GRANVAL

SCHLÜSSELWÖRTER: Waldschnepfe (*Scolopax rusticola*), Nahrungsspektrum, Mageninhälte, Borste, Lumbricidae, differentielle Verdauung, Nahrungswahl.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese methodologische Untersuchung hat zum Ziel, die Auswirkungen der post-mortem-Verdauung, den Einfluß der Ausdrucksweise der Ergebnisse hinsichtlich der Zusammensetzung des Nahrungsspektrums und die Rolle der Regenwürmer in der Ernährung der Waldschnepfe zu bestimmen. In 384 Mageninhälten wurde durch Zählung der Regenwurmborsten das Tages-Nahrungsspektrum der Waldschnepfe untersucht. Die post-mortem-Verdauung verringert um ein Drittel die Wurmpräsenz und macht eine Artenbestimmung unmöglich. Wir haben diese post-mortem-Verdauung auf ein Minimum reduziert, indem wir den Mageninhalt sofort nach dem Tod des Vogels entnahmen und in Formol zu 4% konservierten; auf diese Weise konnten wir acht verschiedene Spezien identifizieren. So wird zum ersten Mal bewiesen, daß die Tages-Energieaufnahme der Waldschnepfe gering und je nach dem Angebot des Milieus variiert ist, daß sie aber hauptsächlich auf Regenwürmern beruht (98,6% der Vorkommenshäufigkeit, 52,5% der Beuteanzahl und 87,7% der eingebrachten Energie). Werden die Ergebnisse der Untersuchungen von Nahrungsspektren in Vorhandenseinsfrequenz und relativer Frequenz ausgedrückt, entsteht ein verzerrtes Bild der Ernährung des Vogels. Die von gewissen Autoren vermutete Vorrangstellung der Regenwürmer wird dadurch bewiesen, indem die Ergebnisse wie oben beschrieben ausgedrückt werden (9,4% relative Häufigkeit, 75,8% Energiezufuhr).

Übers. Kerstin EBNER