RESUME

Trois objectifs ont été poursuivis, du plus spécialisé au plus général :

1) une recherche méthodologique permettant de quantifier la consommation des lombriciens dans les contenus stomacaux de Bécasse,

2) une étude sur les ressources alimentaires des milieux fréquentés afin d'expliquer le regroupement nocturne des bécasses et des autres prédateurs de lombriciens sur les prairies permanentes,

3) à terme, existe-t-il des itinéraires techniques agricoles et forestiers, utilisant les lombriciens comme laboureurs biologiques, qui concilient une forte productivité et le respect des exigences alimentaires de ces prédateurs ?

A l'aide d'une nouvelle méthode reposant sur le dénombrement des soies lombriciennes, le régime alimentaire diurne de la Bécasse a été étudié à partir de l'analyse de 384 contenus stomacaux provenant de la bordure méditerranéenne et de l'ouest de la France. Le ver de terre est l'aliment principal (98,6 % de présence, 52,5 % du nombre de proies et 87,7 % de l'énergie apportée). La Bécasse forestière le jour, utilise les prairies la nuit ; ces milieux sont six fois plus riches en lombriciens que les espaces délaissés. Le rôle trophique des lombriciens a été estimé par une analyse bibliographique (268 références dans 85 revues différentes). 186 prédateurs ont été recensés (mammifères, oiseaux, reptiles et amphibiens). Sur un domaine expérimental, il est montré qu'un milieu riche en lombriciens est très favorable à leurs prédateurs et à la production végétale. Ainsi, la diversité paysagère et la richesse en lombriciens apparaissent comme des facteurs-clés d'une gestion de l'espace visant à une bonne richesse faunistique.

Mots-clés :

Bécasse des bois, Lombricien, Régime alimentaire, Biais digestif et pondéral, *Scolopax rusticola*, Prédateur, Contenu stomacal, Optimisation agro-écologique des terres

PLAN

Liste des figures
Liste des tableaux
Liste des cartes

Remerciements

I. INTRODUCTION **1-5**

II. PRESENTATION DES ACTEURS **7-40**

II.1. Les lombriciens **8-24**

II.1.1. Les peuplements lombriciens 9-11

II.1.2. Les catégories écologiques 11-18
II.1.2.1. Les formes épigés, II.1.2.2. Les formes anéciques, II.1.2.3. Les formes endogées, II.1.2.4. Rythme d'activité des trois catégories écologiques

II.1.3. Les rôles des lombriciens 18-24
II.1.3.1. Rôle métabolique, II.1.3.2. Rôle physique, II.1.3.3. Rôle chimique, II.1.3.4. Rôle biologique

II.2. La bécasse **25-40**

II.2.1. Classification 25

II.2.2. Eléments de la biologie de la Bécasse 26-33
II.2.2.1. Sommaire sur l'écologie de la Bécasse
II.2.2.1.1. Eléments caractéristiques de la Bécasse eurasiatique, II.2.2.1.2. Classes d'âge, II.2.2.1.3. Différence entre mâle et femelle, II.2.2.1.4. Régime alimentaire, II.2.2.2. Etude des adaptations spécifiques du prédateur
II.2.2.2.1. Le bec, II.2.2.2.2. L'oeil

II.2.3. Habitat 33-37
II.2.3.1. Les deux milieux utilisés, II.2.3.2. Milieu forestier utilisé, II.2.3.3. Le sol, II.2.3.4. Les variations météorologiques, II.2.3.5. Saison, II.2.3.6. Influence du sexe, de l'âge sur le choix de la remise
II.2.3.6.1. Influence du sexe, II.2.3.6.2. Influence de l'âge, II.2.3.6.3. Conclusion

II.2.4. Rythme nycthéméral et migration 38-39
II.2.4.1. Rythme nycthéméral, II.2.4.2. Migration
II.2.4.2.1. Données générales II.2.4.2.2. Conséquences de la migration

II.2.5. Estimation du prélèvement cynégétique 40

III. MATERIEL ET METHODE 41-58

III.1. Matériel 42-47

III.1.1. Constitution du sous-échantillon étudié 43

III.1.2. Choix des lieux d'étude 43-47
III.1.2.1. Lieux d'études des 315 premiers contenus stomacaux, III.1.2.2. La localisation diurne des bécasses n'a été réalisée qu'en forêt de Fréau, III.1.2.3. Localisation nocturne des bécasses et lieux d'études pour la répartition spatiale

III.2. Méthodes 48-57

III.2.1. Technique d'étude du régime alimentaire 48-49
III.2.1.1. Examen macroscopique, III.2.1.2. Examen microscopique

III.2.2. Expression des données 50-57
III.2.2.1. Limites des fréquences d'occurrence et relatives, III.2.2.2. Expression énergétique du bol alimentaire

III.3. Etude de la faune lombricienne 57

IV. RESULTATS 59-101

IV.1. Introduction 61

IV.2. Signification intrinsèque du contenu stomacal 61-71

IV.2.1. Importance de la digestion post-mortem 61
IV.2.2. Indice d'alimentation 62
IV.2.3. Importance du nycthémère et du lieu d'étude sur l'échantillon 62-63
IV.2.4. Fréquence d'occurrence 63
IV.2.5. Fréquence relative 63
IV.2.6. Importance pondérale des différentes proies 63-65
IV.2.7. Identification spécifique des lombriciens à partir des soies 65-67
IV.2.8. Comparaison avec les résultats des autres auteurs 67-69
IV.2.9. Rôle des végétaux 69-70
IV.2.10. Conclusion 70-71

IV.3. Traitements globaux des résultats 71-78

IV.3.1. Présentation de la problématique 71-78
IV.3.1.1. Objectifs généraux, IV.3.1.2. Méthodes utilisées, *IV.3.1.2.1. Objectifs ded l'AFC, IV.3.1.2.2. Données recueillies, IV.3.1.2.3. Techniques utilisées, IV.3.1.2.4. Résultats des calculs*
IV.3.2. Conclusions 78

IV.4. Interprétation du régime alimentaire **79-89**

IV.4.1. Résultats 79-85
IV.4.1.1. Echantillon national et local, IV.4.1.2. Echantillon local, IV.4.1.3. Résultats de l'étude des facteurs de variation du régime alimentaire

IV.4.2. Discussion des résultats obtenus sur les variations du régime alimentaire 85-87
IV.4.2.1.. Variations locales du régime, IV.4.2.2. Variations saisonnières du régime alimentaire, IV.4.2.3. Variations du régime alimentaire suivant le sexe

IV.4.3. Conclusions 87-89

IV.5. La proie principale : sa disponibilité **89-101**

IV.5.1. Technique de prélèvement des vers de terre 89-93
IV.5.1.1. Choix des emplacements de prélèvements de lombriciens, IV.5.1.2. Technique d'extraction des lombriciens, IV.5.1.3. Analyse de variance, IV.5.1.4. Appréciation de l'accessibilité de la nourriture

IV.5.2. Influence de la disponibilité et accessibilité des lombriciens : choix des milieux fréquentés par la Bécasse des bois 93-98
IV.5.2.1. Fréquentation diurne et biomasse lombricienne (milieu forestier), IV.5.2.2. Fréquentation nocturne et biomasse lombricienne (milieux ouverts), IV.5.2.3. Influence des pratiques agricoles sur les biomasses lombriciennes, IV.5.2.4. quelques informations sur les espèces de lombriciens prélevées *IV.5.2.4.1. Les milieux forestiers échantillonnés, IV.5.2.4.2. Les milieux prairiaux et cultivés*

IV.5.3. Discussion 98-100
IV.5.3.1. Critique de la technique de prélèvement des lombriciens, IV.5.3.2. Influence du type de milieu sur la biomasse lombricienne, IV.5.3.3. Influence du mode de gestion agricole

IV.5.4. Conclusions 100-101

V. IMPORTANCE ALIMENTAIRE DES LOMBRICIENS POUR LA FAUNE **103-140**

V.1. Introduction **105**

V.2. Espèces recensées comme prédatrices de lombriciens **105-119**

V.2.1. Les oiseaux 105-114
V.2.1.1. Les lombriciens sont la proie principale (fréquence d'occurrence > 50 %) de 11 espèces suivantes, V.2.1.2. Ils sont la proie régulière (10 % < fréquence d'occurrence < 50 %) de 33 espèces appartenant essentiellement au groupe des limicoles et des turdidés, V.2.1.3. Le ver de terre est la proie occasionnelle (fréquence d'occurrence < 10 %) de 82 espèces, V.2.1.4. Alimentation des jeunes

V.2.2. Les mammifères 114-116
V.2.2.1. Les lombriciens sont la proie principale (fréquence d'occurrence > 50 %) de 5 espèces, V.2.2.2. Ils sont une proie régulière (10 % > fréquence d'occurrence > 50 %) de 5 espèces, V.2.2.3. Ils sont une proie occasionnelle (fréquence d'occurrence < 10 %) de 7 espèces

V.2.3. Les reptiles et les batraciens 116-117
V.2.4. Estimation de l'Importance des lombriciens dans l'alimentation du gibier 117-119

V.3. Signification des informations disponibles 119-127

V.3.1. Influence de la méthode d'étude sur la fréquence d'occurrence des vers de terre dans le régime alimentaire de leurs prédateurs 119-121

V.3.2. Nature et validité des résultats exprimés 121-125
V.3.2.1. Nature des résultats exprimées, V.3.2.2. Les espèces prédatrices sous-étudiées, V.3.2.3. Evolution des régimes alimentaires au cours du cycle nycthéméral et annuel, V.3.2.4. Espèces lombriciennes consommées, V.3.2.5. Quantités consommées, V.3.2.6. Importance qualitative des lombriciens

V.3.3. Conclusions 125-127

V.4. Influence de la richesse lombricienne des milieux sur les vertébrés 127-131

V.4.1. Richesse du milieu et fréquentation des prédateurs 127-129
V.4.1.1. Chez les macromammifères, V.4.1.2. Chez les micromammifères, V.4.1.3. Chez les oiseaux

V..4.2. Richesse du milieu et reproduction aviaire 129
V.4.2.1. Observations chez la Corneille noire (*Corvus corone corone*), V.4.2.2. Observations chez le Vanneau huppé (*Vanellus vanellus*)

IV.4.3. Accessibilité de la nourriture et accroissement des peuplements d'oiseaux 130
V.4.3.1. Accessibilité au site, V.4.3.2. Accessibilité au sol

V.4.4. Accessibilité des proies 131

IV.5. Gestion de l'espace et actes humains 131-139

V.5.1. Introduction 131

V.5.2. Influence des modes de culture sur les biomasses lombriciennes 131

V.5.3. Effet des pesticides sur les peuplements lombriciens 132-134
V.5.3.1. La substance a un effet létal , V.5.3.2. La substance n'a pas d'effet létal connu, V.5.3.3. Conséquences de l'utilisation despesticides sur les lombriciens (sur quelques cas étudiés)

V.5.4. Conséquences de l'usage de certains pesticides pour les prédateurs 134-137
V.5.4.1. Diminution des potentialités trophiques,
V.5.4.2. Diminution du taux de reproduction,
V.5.4.3. Augmentation des dégâts aux cultures,
V.5.4.4. Le transfert de contaminants

V.5.5. Système agropastoral et lombriciens 137-139

V.6. Conclusions 139-140

V.6.1. Importance du ver de terre dans l'alimentation de la faune 139-140
V.6.2. Conséquences de la diminution des lombriciens sur la faune 140

VI. CONCLUSIONS GENERALES **141-149**

VI.1. Remarques épistémologiques **142**

VI.2. Quels enseignements tirer des résultats que nous venons d'exposer ? **143-146**

VI.2.1. Remarques méthodologiques 143-145
VI.2.1.1. Méthodologie d'étude du régime alimentaire,
VI.2.1.2. Technique d'échantillonnage des lombriciens

VI.2.2. Quelques éléments pour l'aménagement du territoire 145-146
VI.2.2.1. Cas des Bécasses, VI.2.2.2. Autres espèces

VI.3. Perspectives **146-149**

VI.3.1. Bécasse 146-147

VI.3.2. Les prédateurs de lombriciens 147

VI.3.3. Optimisation agrocynégétique de la gestion de l'espace rural 147-149

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES **151-179**

ANNEXE 1 **1-9**

ANNEXE 2 **1-19**

LISTE DES FIGURES

Figure II.1.1.
Schéma d'aide à une meilleure gestion des peuplements lombriciens (d'après EDWARDS, 1980)

Figure II.1.2.
Calcul des distances entre espèces lombriciennes à partir de leurs caractéristiques morphologiques par Analyse des Coordonnées Principales par SIMS (1980) sur les données de BOUCHE (1972b). Relations avec les catégories écologiques épigés, anéciques et endogés et le 4ème facteur : l'hydrophilie (H).

Figure II.1.3.
Estimation du niveau d'activité individuel par l'indice de mobilité Mi de trois espèces typiques respectivement.

Figure II.1.4.
Effet de l'activité des vers de terre sur les caractéristiques physiques du sol (d'après SYERS et SPRINGETT, 1983).

Figure II.1.5.
Bilan de l'activité lombricienne sur la productivité végétale

Figure II.2.1.
Ouverture en pince du bec de la Bécasse

Figure II.2.2.
Articulation de la mandibule supérieure (d'après SUMACHER in MALHIE, 1978)

Figure II.2.3.
Champ visuel de la Bécasse (d'après MALHIE, 1978)

Figure III.1.
Poids moyen des principales proies ingérées par la Bécasse

Figure III.2.
Comparaison entre la fréquence relative et la biomasse ingérée chez la chouette chevêche (JUILLARD, 1984)

Figure III.3.
Comparaison entre la fréquence relative et la biomasse ingérée chez la loutre (LIBOIS et al., 1987)

Figure III.4.
Temps de digestion chez la mouette rieuse (CUENDET, 1979)

Figure III.5.
Détermination des lieux de nourriture en forêt de Fréau

Figure III.6.
Influence de la digestion post-mortem sur la fréquence d'occurrence des fragements de lombriciens

Figure IV.1.
Nutrition de la Bécasse (GRANVAL, 1987)

Figure IV.2.
Fréquence relative et importance énergétique des différentes proies. Résultats sans pondération (A) et avec pondération (B) par les facteurs correctifs (GRANVAL)

Figure IV.3.
Fréquence relative et importance énergétique des différentes proies. Résultats sans pondération (A) et avec pondération (B) par les facteurs correctifs (AUTRES AUTEURS)

Figure IV.4.
Effet de la variation du nombre de modalités de la variable Lieu sur les contributions relatives (CTR) de 3 caractéristiques : lieu, saison, sexe vis-à-vis des trois premiers avec factoriels

Figure IV.5.
Effet de la variation du nombre de contenus stomacaux sur les contributions relatives (CTR) de 3 caractéristiques : lieu, saison, sexe vis-à-vis des trois premiers axes factoriels

Figure IV.6.
Représentation des projections sur les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances et contributions relatives (CTR en pour mille) des descripteurs et taxons aux axes (n = 384 contenus stomacaux, données qualitatives)

Figure IV.7.
Représentation des projections sur les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances et contributions relatives (CTR en pour mille) des descripteurs et taxons aux axes (n = 384 contenus stomacaux, données quantitatives)

Figure IV.8.
Représentation des projections sur les axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances et contributions relatives (CTR en pour mille) des descripteurs et taxons aux axes (n = 69 contenus stomacaux de Fréau)

Figure IV.9.
Variations du régime alimentaire suivant la région et la saison (fréquence d'occurrence)

Figure IV.10.
Répartition spatiale des bécasses suivant la topographie en forêt de Fréau

Figure IV.11.
Perception du régime alimentaire en fonction du sexe en fréquence d'occurrence : comparaison des résultat du présent travail et des autres auteurs

Figure IV.12.
Biomasses lombriciennes des différentes localités : distribution de la variance en fonction de la moyenne des milieux

Figure IV.13.
Nature des milieux ouverts échantillonnés

Figure IV.14.
Biomasses lombriciennes en forêt de Fréau suivant l'utilisation des milieux par la Bécasse

Figure IV.15.
Biomasses lombriciennes en milieux ouverts suivant la présence de la Bécasse (résultats globaux)

Figure IV.16.
Biomasses lombriciennes en milieux ouverts suivant la présence de la Bécasse et le site d'étude

Figure IV.17.
Biomasses lombriciennes en milieux ouvert suivant le type d'agriculture et la méthode d'extraction des lombriciens

Figure V.1.
Comparaison de la fréquence d'occurrence de lombriciens suivant les méthodes d'étude de régime alimentaire

Figure V.2.
Alimentation de la mouette rieuse

Figure V.3.
Sources de nourriture exploitées par les turdidés anglais (SIMMS, 1978)

Figure V.4.
Rythme d'activité superficielle (= rythme des disponibilités nutritionnelles pour les vertébrés) des arthropodes (traits forts, croix) et des lombriciens (traits légers). Noter la complémentarité de ces rythmes (réinterprété d'après BOUCHE).

Figure V.5.
Accident de Tchernobyl (26.04.86). Divers niveaux de concentration du ^{137}C chez quelques espèces de gibiers prélevées en juillet 1986 en Suède (FADAT, 1988)

Figure V.6.
Evolution du système prairial sous agriculture raisonnée

LISTE DES TABLEAUX

Tableau II.1.1.
Densités (ind/m^2) et biomasses (g/m^2) de quelques peuplements mondiaux de lombriciens (f : extraction au formol, tm : tri manuel)

Tableau II.1.2.
Relations entre les principales caractéristiques des vers de terre et les catégories écologiques (d'après BOUCHE, 1971 et LAVELLE, 1983).

Tableau II.1.3.
Importance relative et mode de vie des différentes catégories écologiques (BOUCHE, 1979)

Tableau II.1.4.
Effet de l'introduction des vers de terre sur le rendement végétal

Tableau II.2.1.
Caractères distinctifs des jeunes et des adultes à partir de la morphologie externe de la Bécasse (FADAT, sous presse)

Tableau II.2.2.
Caractères distinctifs des jeunes et des adultes à partir de l'anatomie interne de la Bécasse (FADAT, sous presse)

Tableau II.2.3.
Différences anatomiques sexuelles entre jeunes et adultes

Tableau II.2.4.
Activité et milieu fréquenté par la Bécasse

Tableau III.1.
Répartition mensuelle et par région des contenus stomacaux

Tableau III.2.
Répartition mensuelle par sexe et par âge des contenus stomacaux

Tableau III.3.
Influence de la digestion post-mortem sur les proies labiles (en %)

Tableau III.4.
Temps de disparition des proies ingérées, pour différentes espèces d'oiseaux (en minutes) d'après TUCK, 1972 ; COLEMAN, 1974 ; PITELKA et CUSTER, 1975 et CUENDET, 1979

Tableau III.5.
Liste taxonomique des espèces recensées dans les contenus stomacaux

Tableau IV.1.
Liste des espèces de vers de terre identifiées dans les contenus stomacaux de la bécasse (prélèvement instantané)

Tableau IV.2.
Fréquence d'occurrence (en %) des différents aliments rencontrés dans les contenus stomacaux de la bécasse, toute études réunies

Tableau IV.3.
Fréquence relative des différentes proies dans le régime alimentaire diurne de la bécasse

Tableau IV.4.
Importance énergétique de chaque type de proies dans l'alimentation diurne de la bécasse

Tableau IV.5.
Mesure des longueurs et des diamètres de soies de vers de terre

Tableau IV.6.
Résultats du test de comparaison de moyenne

Tableau IV.7.
Variations saisonnières du régime alimentaire pour différents sites (fréquence d'occurrence)

Tableau IV.8.
Evolution de l'équilibre des effectifs après modification de l'échantillon

Tableau IV.9.
Effet de la variation du nombre de modalités de la variable lieu sur les contributions relatives des axes factoriels

Tableau IV.10.
Effet de la taille de l'échantillon (n° pairs 192 contenus stomacaux, n° impairs 192 contenus stomacaux, n° pairs + n° impairs = 384 contenus stomacaux, taxons regroupés) sur les contributions relatives des axes factoriels

Tableau IV.11.
Effet de la taille de l'échantillon (n° pairs 192 contenus stomacaux, n° impairs 192 contenus stomacaux, n° pairs + n° impairs = 384 contenus stomacaux, taxonsn non regroupés) sur les contributions relatives des axes factoriels

Tableau IV.12.
Liste des classes de descripteurs retenus

Tableau IV.13.
Liste des classes de taxons retenus

Tableau IV.14.
Fréquence relative des différentes proies suivant la région, la saison et le sexe (n = 384 contenus stomacaux)

Tableau IV.15.
Fréquence relative (FR) et coefficient de variation (CV) des différentes proies suivant la région, la saison et le sexe.

Tableau IV.16.
Variation du régime alimentaire suivant le sexe (fréquence d'occurrence en %, études françaises antérieures et GRANVAL)

Tableau IV.17.
Comparaison des biomasses lombriciennes (en g de biomasse sèche/m^2
A. en fonction de l'utilisation par la bécasse des milieux ouverts
B. en fonction de l'utilisation par la bécasse des milieux forestiers
C. en fonction des pratiques agricoles

Tableau IV.18.
Liste des espèces identifiées dans les prélèvements effectués en Bretagne et en Normandie

Tableau IV.19.
Liste des espèces lombriciennes trouvées en milieu forestier à Fréau et à Pleumeur-Bodou

Tableau IV.20.
Liste des espèces lombriciennes trouvées en milieux prairiaux et cultivés

Tableau IV.21.
Répartition des biomasses lombriciennes en catégories écologiques (%)

Tableau V.1.
Influence de la méthode d'étude sur la composition en vers de terre du régime alimentaire

Tableau V.2.
Comparaison alimentation disponible - alimentation prélevée (BENGSTON et al., 1978)

Tableau V.3.
Liste des espèces de vers de terre identifiées dans les contenus stomacaux

Tableau V.4.
Nombre de géodrilophages recensés par les auteurs classiques (Paléarctique nord)

LISTE DES CARTES

Carte II.2.1.
Aire de répartition (aire de reproduction et d'hivernage) de la bécasse (*Scolopax rusticola* L.). Aire de reproduction : gris, aire d'hivernage en majorité claire et en pointillés (d'après MAILHE, 1978)

Carte II.2.2.
Origine géographique des populations migratrices et hivernantes en France. Zones d'origine : A, B, C, D. Régions de reprises en France : a, b, c, d (HEMERY et al., 1978).

Carte III.1.
Localisation des sites de prélèvement des contenus stomacaux pour l'étude du régime alimentaire

Carte IV.1.
Localisation des sites d'études pour l'estimation des biomasses lombriciennes

REMERCIEMENTS

Mon travail n'aurait pas été possible sans de nombreuses contributions. Parmi les fées et les anges (ou les démons) qui, parfois à leur insu, se sont penchés sur le berceau de cette thèse, nous tenons à remercier :

M. Marcel BOUCHE, qui en dépit du fait que la problématique de ce travail était initialement à la périphérie de ses travaux, a manifesté un intérêt grandissant et une attitude critique constructive auxquels ce travail doit beaucoup,

M. Charles FADAT, qui a toujours soutenu contre vents et marées mes travaux de recherche et qui m'a fait bénéficier de sa grande connaissance des moeurs de la Bécasse,

M. Paul TREHEN, pour avoir suivi patiemment le déroulement de ma recherche tout en me suggérant d'utiles conseils et finalement pour avoir accepté de présider le jury,

MM. Jean-Claude LEFEUVRE et Michel SAUSSEY pour avoir bien voulu accepter de participer au jury de la thèse,

M. Maurice ROUX qui m'a initié à l'analyse des données. Son appui inconditionnel m'a permis de mieux maîtriser ce fabuleux outil qu'est l'analyse multivariée pour l'écologue,

M. Yves FERRAND, pour son apport très constructif dans la rédaction de ce travail,

M. Paul INSENMAN qui n'a cessé de m'encourager tout au long de ce travail,

M. François GOSSMAN avec lequel les nuits de baguage sont relativement courtes,

M. Jean-Marc CUGNASSE, qui nous a fait découvrir l'ornithologie de terrain. Son apport pour la recherche bibliographique a été déterminant dans la réussite de notre synthèse sur les géodrilophages,

Mlle Régine ALIAGA pour la gentillesse et l'efficacité de son aide déterminante en bien des aspects, notamment fastidieux,

M. Patricio SOTO pour son aide dans l'apprentissage de l'informatique et la sortie de tableaux sur les espèces lombriciennes réalisée par la base de données ECORDRE,

M. Paul HAVET, qui n'a pas ménagé ses critiques toujours pertinentes,

M. Pascal CHAMBOLLE qui a toujours défendu vigoureusement le projet lombriciens-gibier,

MM. Yves FRENOT, Alain BELLIDO et Philippe VERNON, qui nous ont aidé à déterminer les lombriciens et les insectes,

MM. Jean-Dominique LEBRETON pour ses cours de statistiques qui font mentir la maxime de l'étudiant << Si je vivais ma dernière heure, je souhaiterais que ce soit un cours de statistique parce qu'elle me paraîtrait plus longue >> ... et les conseils fructueux qu'il nous a apporté lors de l'analyse des données,

Mme Marie-Solange LANDRY qui nous a procuré un grand nombre de tirés-à-part,

M. Pierre AUPETIT qui a traduit les publications russes,

M. Marc CHEYLAN, pour nous avoir fait part d'observations de terrain,

M. Alain BUTET pour son apport bibliographique sur les micromammifères,

M. Philippe CLERGEAU pour le prêt de nombreux tirés-à-part,

M. Jacques BERTRAND, bien que Leicaïste, pour son initiation aux subtilités de l'art photographique,

MM. Yannick LOIDON, Hervé JAMIN et Philippe RICHARD, gardes ONC, qui nous ont transmis leurs observations sur la zone de Pleumeur Bodou,

MM. BALEMME, FOUCAULT et PROVOST, gardes ONC, qui nous ont facilité le travail de terrain,

MM. Jacques MARCHAND, Serge VIVIEN, André DEGRENNE, bécassiers, qui ont accepté de prélever des contenus stomacaux aussitôt après la mort des oiseaux permettant ainsi l'identification des lombriciens,

Tous les chasseurs qui ont envoyé les contenus stomacaux de bécasse permettant ainsi la constitution d'un important échantillon,

Mme Anne-Marie BACOU et Gérard BANCO, qui m'ont souvent tiré d'affaire dans mes démêlés avec les logiciels SAS et BIOMECO,

MM. Xavier PINOCHET et André SAURAT qui ont accepté de relire le présent travail,

MM. Daniel CLUZEAU et Richard JOFFRE dont les discussions informelles ont amélioré l'efficacité de ce travail,

Rien de tout ceci n'aurait pris corps sans le "nerf de la guerre",

M. LE GARZIC, président de la région cynégétique ouest et de la Fédération des chasseurs des côtes du nord, membre de la commission scientifique du conseil d'administration de l'ONC qui n'a pas ménagé ses efforts pour que le financement de ce travail soit poursuivi,

M. GERARD, responsable régional du conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres qui appuie financièrement la poursuite des travaux,

Et bien sûr l'Office National de la Chasse qui a financé l'étude,

A tous mes plus sincères remerciements, en m'excusant auprès de tous ceux dont j'aurais omis de citer les noms et qui n'en ont pas moins droit à ma reconnaissance pour leur dévouement et sympathie.

Il n'y a pas que les hommes ici bas, occupons-nous un peu maintenant des êtres qui en valent la peine

Jean Giraudoux

I. INTRODUCTION

Le présent travail part d'un constat de désacord relativement ancien entre, d'une part la connaissance intuititive du régime alimentaire de la Bécasse des bois réputée comme consommatrice de lombriciens, et d'autre part les analyses macroscopiques de contenus stomacaux révélant peu d'oligochètes. De même le comportement de chasse, la morphologie du bec, les moeurs crépusculaires de la Bécasse suggèrent fortement une spécialisation dans une prédation de lombriciens assez poussée, prédation non confirmée par les études classiques de contenus stomacaux (FADAT et al., 1979). La carence des connaissances relatives à la quantité de lombriciens ingérés résulte de plusieurs causes :

1) Les lombriciens ont une activité superficielle essentiellement nocturne et en conséquence, une partie de leurs prédateurs les recherche dans des conditions où l'observation directe n'est pas facile.

2) Les débits alimentaires sont différents en fonction de la digestibilité ; les lombriciens très digestes perdent très vite leur intégrité et la quasi-absence de restes indigestes fait qu'ils ne sont pas observés.

3) La digestion se poursuit après la mort des prédateurs, ce qui efface les traces lombriciennes post mortem. CUENDET (1979) et VERNON (1970) ont constaté des fréquences d'occurrence de lombriciens plus élevées en bloquant la digestion dès la mort des mouettes et des goélands cendrés.

Ce constat avait permis le développement d'une technique plus rigoureuse d'appréciation du régime alimentaire de la Bécasse par BOUCHE et al. (1985). Ces derniers ont fait l'analyse des contenus stomacaux à partir du dénombrement des soies, seuls items indigestes. Pour cela, ils ont distingué cinq étapes :

- l'analyse qualitative des lombriciens (observables seulement dans les jabots, gésiers et estomacs de prédateurs),
- l'individualisation des soies encore attachées aux lambeaux de tissus,
- la séparation des soies de l'ensemble du bol alimentaire et/ou fèces,
- le dénombrement-identification des soies,
- l'interprétation des dénombrements sétaux.

Cette étude de contenus stomacaux nous a permis de poser l'hypothèse de la lombricodépendance de la Bécasse par rapport à sa proie principale et à porter une plus grande attention aux corrélations spatiales entre l'oiseau et sa proie. L'étude de la répartition des lombriciens situera l'importance de la gestion humaine des parcelles. Cette gestion pouvant tantôt favoriser les lombriciens tantôt les défavoriser et en conséquence modifier le comportement de l'oiseau prédateur.

Depuis quelques décennies, les paysages caractéristiques de notre pays évoluent au rythme des changements d'usage des sols et des progrès techniques. Il ne faut plus que quelques jours pour transformer des pâtures en champs cultivés, des exploitations à vocation herbagère en exploitations céréalières intensives.

Entre 1970 et 1982, la surface prairiale de l'Ile de France a diminué de 63 %. En France, la prairie permanente a perdu 14 % de la surface qu'elle occupait pendant la même période. Les régions déjà céréalières ont accru leur spécialisation, les dernières prairies ont été retournées. La Bretagne a vu 20 % de ses prairies permanentes se transformer en d'autres spéculations (SCEES, 1984). Parallèlement, des régions entières se vident de leurs habitants faisant progresser friches, landes et garrigues (LEFEUVRE, 1986 ; BOUCHE et GRANVAL, 1987).

La faune subit les contrecoups de ces transformations. Si certaines espèces semblent en tirer profit, beaucoup d'entre elles, tant Vertébrés qu'Invertébrés (HENNUY et al., 1986 ; BOUCHE, 1986) voient leur aire de répartition se fragmenter, se rétrécir et leur effectif diminuer. Ainsi GASPAR (1986) indique que 18 % des espèces d'invertébrés en Belgique sont sérieusement menacés démontrant quantitativement l'existence d'une profonde évolution écologique. Il s'agit globalement d'une modification profonde des systèmes écologiques essentiellement dans le sens de la simplification. Cette simplification se situe à l'intérieur des parcelles (pratiquement maintien d'une seule espèce végétale et donc de sa saisonalité spécifique) ou entre les parcelles (monotonie du paysage par suppression des écotones et de la variété des spéculations). Celle-ci induit corrélativement l'appauvrissement des consommateurs (y compris nécrophages) dépendant de la production primaire. Les lombriciens, animaux casaniers, subissent, sans possibilité de migrations correctrices, de plein fouet les actes humains néfastes au niveau des parcelles.

Notre objectif est de comprendre pourquoi et comment les transformations de l'habitat, la modification générale de l'environnement, les prélèvements de chasse, etc. interviennent dans les variations d'effectifs de la faune vertébrée terrestre en vue d'en améliorer la gestion (LEFEUVRE, 1986).

Très naturellement nous avons été amenés à poser le problème de la gestion de l'espace pour la bécasse. Par ailleurs, il nous est rapidement apparu que l'on ne pouvait pas justifier une gestion de l'espace par rapport à la seule espèce Bécasse mais par rapport à la richesse naturelle du milieu en vertébrés. En effet, les lombriciens interviennent comme nourriture principale ou comme aliments diététiquement déterminants par leur richesse en Acides Aminés Indispensables et en oligo-éléments (comme l'iode).

Les prédateurs exploitant cette manne sont nombreux et divers, probablement beaucoup plus nombreux que nous ne le savons en raison des déficiences des techniques d'observation. Nous essaierons d'y remédier ici.

Quoique bénéficiant de l'abri du sol, les lombriciens sont en quelque sorte contraints de s'exposer à la prédation. Leur adaptation à cette situation s'observe notamment par leur homochromie. La technique mise au point par BOUCHE et al. (1985) est nécessaire pour connaître les diverses modalités de la pression de prédation exercée sur les lombriciens par leurs prédateurs ; en d'autres termes, estimer l'importance des lombriciens comme proies pour leurs prédateurs revient réciproquement à apprécier l'effet de la prédation sur les peuplements de vers de terre.

Sur un plan concret, ces connaissances permettent de mieux percevoir la disparition ou la pullulation de certaines espèces (gibiers, poissons) qui dépendent de l'aliment lombricien. Certaines pratiques humaines, agricoles notamment, facilitent la prédation (cas des labours et hersages facilitant les prélèvements de la mouette sur le pourtour du lac Léman : CUENDET, 1979) ou à l'inverse, raréfient les proies (emploi de techniques mortifères exterminant les lombriciens, pesticides notamment).

En outre, la disparition ou la contamination des gibiers (et autres animaux se nourrissant de lombriciens) peut résulter de l'ingestion de vers intoxiqués. Les lombriciens accumulent des contaminants divers (PCB, métaux lourds, organochlorés) dans leurs tissus (TARRADELLAS et al., 1982). Notons que la raréfaction de certains animaux peut résulter de ces contaminations. C'était notamment le cas du merle américain après traitements d'organochlorés comme cela a été montré très tôt (HUNT, 1965 in RAMADE, 1982).

Cette connaissance permettrait dans les zones contaminées (champs cultivés, espaces d'épandage de déchets, réceptacles de retombées de fumées, etc) une estimation du risque subi par les animaux et même une appréciation des transferts à l'homme par le canal lombricien ---> gibier ---> homme.

Au cours du développement de ce travail, nous nous sommes heurtés à de redoutables problèmes méthodologiques tant au niveau de l'analyse des contenus stomacaux que de l'échantillonnage des bécasses à prendre en compte dans le temps et l'espace, et à la possibilité de généraliser les résultats ainsi obtenus. Notre apport, focalisé quantitativement sur un seul prédateur, ne peut en ce domaine n'être qu'une contribution.

Pour tenter une intégration plus globale des interactions faune-milieu en fonction de la gestion de l'espace rural, nous avons entrepris une revue exhaustive de l'état des connaissances relatif aux vertébrés terrestres prédateurs de lombriciens.

Le savoir acquis nous a permis de reprendre sur une base critique les résultats des autres auteurs pour l'interprétation générale des relations lombriciens-prédateurs. Nous avons dû effectuer un permanent va-et-vient entre le particulier et le général, allant des observations analytiques précises à des généralisations permettant seules de passer de ces observations précises à la gestion de l'espace.

Nous commencerons par présenter les deux acteurs principaux (le lombricien et la Bécasse) au **Chapitre 2**. Ensuite, au **Chapitre 3**, nous approfondirons les techniques mises en oeuvre permettant l'analyse du régime alimentaire de la Bécasse au niveau de l'individu perçu dans le temps et l'espace. Les résultats sont présentés (**Chapitre 4**) en insistant sur le fait que ces résultats analytiques obtenus nous permettent d'avoir une vision globale des processus en cours, pour ensuite, à partir de ceux-ci, sélectionner des résultats plus spécifiques. L'un de ces résultats nous ayant donné la possibilité d'une lecture critique de la littérature, nous nous sommes efforcés de collecter une information étendue et préalablement dispersée pour synthétiser l'impact de l'homme sur les vers de terre et conséquemment, sur les vertébrés terrestres lombricodépendants. Cette perception de la gestion de l'espace vis-à-vis de la faune sera présentée au **Chapitre 5**. Nous dégagerons les principaux enseignements de ce travail dans le **Chapitre 6**.

II. PRESENTATION DES ACTEURS

TABLEAU II.1.1.
Densités (ind/m²) et biomasses (g/m²) de quelques peuplements mondiaux de lombriciens. f : extraction au formol, tm : tri manuel, Fr : masse fraîche, F : masse formolée, S : masse sèche, A : conservation alcool, ppf : biomasse après fixation au formol avec tube digestif plein, Fi : fientes

PAYS ET MILIEU	DENSITE	BIOMASSE	AUTEURS
SUEDE			
Forêt de conifères	7-105 (f)	1-10 (A)	NORDSTROM et RUNDGREN, 1973
Forêt à ormes	121-126 (f)	63-89 (A)	NORDSTROM et RUNDGREN, 1973
Prairie permanente	109 (f)	59 (A)	NORDSTROM et RUNDGREN, 1973
IRLANDE			
Sol minéral	174-197 (f)	93-120 (F)	COTTON et CURRY, 1982
Tourbière	13-47 (f)	6-14 (F)	COTTON et CURRY, 1982
Prairie	310 (f)	129 (F)	COTTON et CURRY, 1980a
Prairie	516 (f)	196 (F)	COTTON et CURRY, 1980b
ANGLETERRE			
Hêtraie	164 (f+tm)	41 (Fr)	PHILLIPSON et al., 1978
Prairie pâturée	305-413 (tm)	78-98 (F)	PIEARCE et PIEARCE, 1979
FRANCE			
Forêt de décidués (Brunoy)	147 (f)	120 (F)	BOUCHE, 1978
Forêt de chênes verts	25 (f)	106 (F)	BOUCHE, 1978
Forêt de conifères	-	5 (S)	BOUCHE, 1975b
Forêt de décidués		40	BOUCHE,
Cultures		50	BOUCHE,
Prairies		100	
Landes bretonnes	52-1090		BOUILLOT et FRENOT, 1981
Prairies bretonnes	330 (f)		BOUILLOT et FRENOT, 1981
Autres prairies bretonnes	580 (f)	333	CABARET, 1983
ILE DE LA POSSESSION			
CROZET			
Littoral sans vertébrés	891 (tm)	91 (F)	FRENOT, 1986
Littoral avec vertébrés Fi	926 (tm)	106 (F)	FRENOT, 1986
Dépression sans vertébrés	410 (tm)	32 (F)	FRENOT, 1986
Dépression avec vertébrés Fi	2119 (tm)	121 (F)	FRENOT, 1986
Pente avec vertébrés Fi	1330 (tm)	95 (F)	FRENOT, 1986
Fell-field sans vertébrés	60 (tm)	3 (F)	FRENOT, 1986

II.1. LES LOMBRICIENS

"Le ver de terre se recroqueville quand on marche dessus. Cela est plein de sagesse. Par là, il amoindrit la chance de se faire marcher dessus. Dans le langage de la morale, cela s'appelle : l'humilité."

NIETZCHE

L'importance des lombriciens a été reconnue depuis longtemps (DARWIN, 1881). Cependant, en raison de leur "humilité" ils ne font l'objet d'études plus élaborées que depuis peu. Pourtant leur biomasse, comprise entre cinq cents kilogrammes et deux tonnes par hectare dans les sols cultivés, représente 60 à 80 % de la zoomasse et est du même ordre de grandeur que celle des micro-organismes (BOUCHE, 1972b).

Ils ont une composition régulière : 85 % d'eau, 72 % du poids sec de protéines riches en acides aminés indispensables, comme la lysine, la méthionine (respectivement 6,8 % et 3 % des acides aminés), 15 % du poids sec de lipides, incluant les acides gras (CHAUDONNERET, 1977).

II.1.1. Les peuplements lombriciens

L'étude multifactorielle effectuée par LAVELLE (1983) sur un gradient latitudinal, montre que l'organisation des peuplements lombriciens entre la Suède et la Côte d'Ivoire dépend d'abord de la latutide puis de l'aptitude de la litière à se décomposer, enfin de la sècheresse.

Le niveau d'une faune lombricienne dans un climat donné est dépendant de l'histoire qui a permis ou non la colonisation des milieux par des espèces adéquates. Il dépend également de la richesse totale du milieu puisque les lombriciens sont les principaux consommateurs macrobiologiques de la production végétale entendue comme l'ensemble des résidus végétaux (racines, feuilles, tiges, fleurs) abandonné par la végétation. En conséquence, les sols pauvres, sous des conditions climatiques drastiques, ont une faune lombricienne pauvre. La biomasse lombricienne semble proportionnellement plus importante en climat frais ou froid, la maintenance énergétique étant proportionnellement moindre dans ces conditions (BOUCHE, 1987, CUENDET, 1984) (**tab. II.1.1.**).

FIGURE II.1.1.
Schéma d'aide à une meilleure gestion des peuplements lombriciens (d'après EDWARDS, 1980)

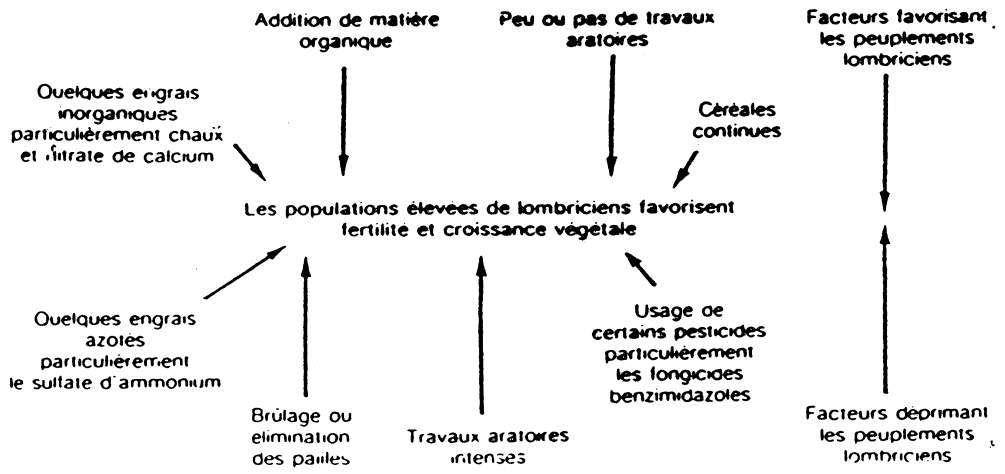
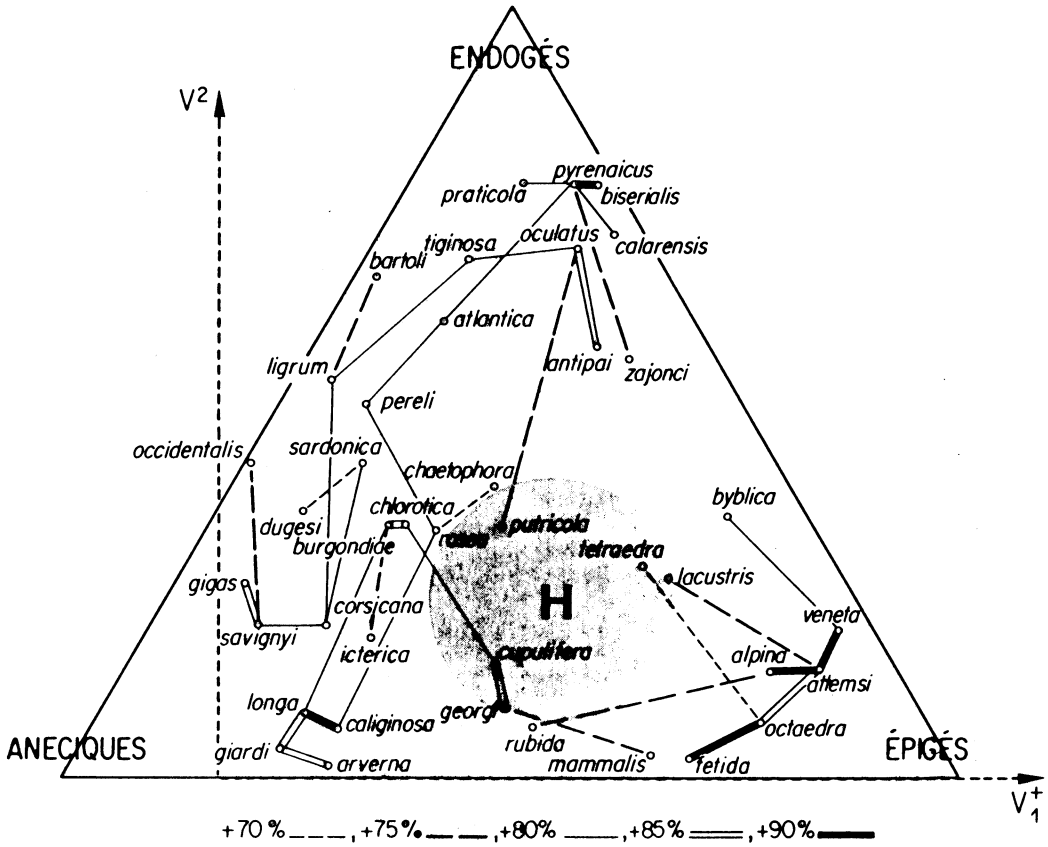


FIGURE II.1.2.
Calcul des distances entre espèces lombriciennes à partir de leurs caractéristiques morphologiques par Analyse des Coordonnées Principales par SIMS (1980) sur les données de BOUCHE (1972b). Relations avec les catégories écologiques épigés, anéciques et endogés et le 4ème facteur : l'hydrophilie (H)



Les pratiques agricoles comme les apports d'engrais à doses appropriées, les amendements organiques et calciques, le semis direct influencent favorablement les peuplements lombriciens. Par contre les travaux aratoires intenses, le brûlage des pailles, l'apport de certains fongicides ont des effets drastiques (EDWARDS, 1980, HENNUY, 1983 ; COTTON et CURRY, 1980 ; CLUZEAU et al., 1985) (**fig. II.1.1.**).

II.1.2. Les catégories écologiques

Le regroupement d'animaux taxonomiquement distincts en catégories de même fonction écologique repose sur une analyse morphologique précise. Les caractéristiques actuelles des lombriciens sont le reflet de leur mode de vie actuel et une similarité morphologique particulière peut indiquer une identité de mode de vie et/ou de parenté (BOUCHE, 1977).

Parmi les lombriciens, on trouve des espèces ayant différents rôles et réciproquement des animaux d'espèces différentes jouant approximativement la même fonction. Il convient donc d'utiliser le concept de catégorie écologique qui décrit directement le rôle des lombriciens, lorsqu'on étudie leurs fonctions (BOUCHE, 1971, 1977). Cette classification écologique répond aux contraintes de distribution dans l'espace, de richesse et de disponibilité des aliments. Trois catégories principales sont distinguées par BOUCHE (1971, 1977). Il ne faut pas les considérer comme closes mais comme des pôles adaptatifs, évolutifs avec un nombre élevé d'espèces intermédiaires (BOUCHE, 1977) (**tab. II.1.2., fig. II.1.2.**).

TABLEAU II.1.3 : IMPORTANCE RELATIVE ET MODE DE VIE DES DIFFERENTES CATEGORIES ECOLOGIQUES (BOUCHE, 1979)

CATEGORIE	LIEU DE VIE	ALIMENTATION	BIOMASSE
EPIGES	Litière matière organ.	Litière matière organ.	0 à 2 %
ANECIQUES	Sol	Litière	70 à 80 %
ENDOGES	Sol	Sol	20 à 30 %

Les paragraphes qui vont suivre sont rédigés à partir du livre "Lombriciens de France. Ecologie et systématique" (BOUCHE, 1972).

TABLEAU II.1.2.
Relations entre les principales caractéristiques des vers de terre et les catégories écologiques (d'après BOUCHE, 1971 ; LAVELLE, 1983)

	EPIGES	ANECIQUES	ENDOGES*
MORPHOLOGIE			
Pigmentation	Homochromique	Sombre antéro-dorsale	Absente
Taille	Petite (10-30 mg)	Grande (200-1100 mg)	Variable
Musculature de fouille	Réduite	Très puissante	Puissante
COMPORTEMENT			
Contraction longitudinale	Nulle	Importante	Nulle ou faible
Mobilité	Rapide	Modérée	Faible
Lucifugie	Faible	Modérée	Forte
Taille des particules ingérées	Moyenne	Grande	Très petite
Forme de résistance	Cocons	Diapause	Quiescence
MILIEUX	Surface	Toute la hauteur du sol	Profondeur
	Litière Ecorce (corticoles) Galeries (pholéophiles) Accum. organique (détritiphages) Fèces (coprophages)	Prise alimentaire en surface	

* Endogés oligohumiques : Grande taille ; géophages stricts ; vivant dans des sols minéraux particulièrement pauvres en matière organique

Endogés polyhumiques : Petite taille ; exploitation sélective de petites concentrations de matière organique, le long des racines ou très près de la surface

Endogés mésohumiques : Catégorie intermédiaire des deux précédentes

II.1.2.1. Les formes épigées

Ces animaux vivent dans la litière, les troncs en décomposition, les fumiers. Etant fortement exposés à la prédation par leur mode de vie (à la surface du sol), des adaptations en découlent : homochromie, petite taille, forte mobilité permettant la colonisation de nouveaux milieux riches en matière organique et reproduction intense. Ils ne sont pas fouisseurs, leur rôle agronomique est très faible. Leur forme de résistance est le cocon jouant le rôle d'"enkystement" pour le peuplement (**fig. II.1.3.**).

Exemples d'espèces

Eisenia fetida fetida (Sav.), *Eisenia fetida andrei* Bouché, *Lumbricus castaneus* (Sav.) souvent appelés vers rouges de Californie par les professionnels de la lombriculture, aux connaissances scientifiques douteuses.

II.1.2.2. Les formes anéciques

Les anéciques sont d'intenses fouisseurs. Ils se déplacent surtout verticalement et se nourrissent généralement en surface. Dotés d'un pouvoir de régénération, ils se caractérisent par leur grande taille et leur couleur brune. Ils représentent 80 % de la biomasse lombricienne dans les sols riches de climat tempéré d'où leur rôle agronomique primordial. La régulation hormonale induit une cessation d'activité par diapause de fin mai à juillet (**fig. II.1.3.**). D'après SAUSSEY (1981), cette diapause se termine généralemnet avant la fin des périodes sèches de telle manière que les conditions difficiles sont intimement liées à des périodes de disette. Par contre, la quiescence est une léthargie temporaire due à des conditions mésologiques (BOUCHE, 1972b).

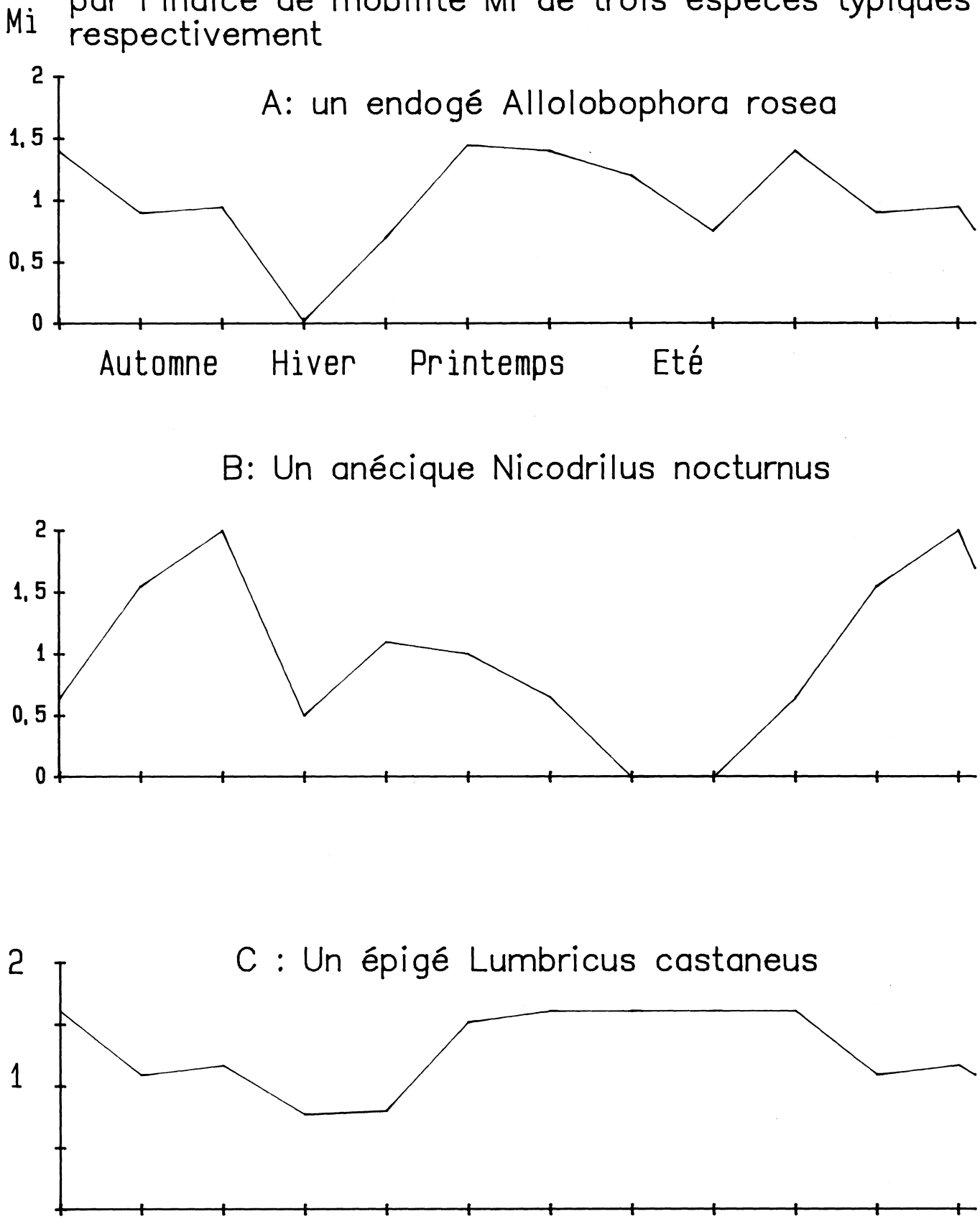
Exemples d'espèces

Pratiquement de nombreuses espèces des genres *Nicodrilus* et *Scherotheca*.

II.1.2.3. Les épianéciques

Ils sont fonctionnellement voisins des précédents mais sans régulation endocrine saisonnière. Cela est très important car ils peuvent être accessibles à la prédation lors de fortes pluies estivales, si le sol est suffisamment humide. Dépendant de la

Fig.II.1.3 Estimation du niveau d'activité individuel par l'indice de mobilité Mi de trois espèces typiques respectivement



température, ils ont donc une activité maximale en été (en fait très anarchiques en fonction des pluies).

II.1.2.4. Les formes endogées

Contrairement aux deux précédentes catégories, ces animaux vivent en permanence dans le sol, se nourrissant de terre. Une musculature de fouille très puissante, une absence de pigmentation et une faible mobilité constituent leurs principaux caractères. Ils jouent un rôle agronomique important de par leur fort transit intestinal, rôle complémentaire à celui des anéciques. Ils représentent de 20 à 50 % de la biomasse des sols fertiles. Ils brassent horizontalement les horizons du sol. LAVELLE (1980) propose trois sous-groupes d'endogés fondés sur leur nourriture et leur localisation dans l'espace :

- les oligohumiques qui ingèrent de la terre pauvre dans les horizons les plus profonds du sol,
- les mésohumiques qui ingèrent la terre moyennement riche en matière organique dans les premiers centimètres du sol,
- les polyhumiques qui choisissent de fins éléments organiques dans la même zone et près des racines,

Les endogés résistent aux périodes critiques en entrant en quiescence (**fig. II.1.3.**). La sortie de léthargie est induite par le même mécanisme inverse responsable de la quiescence.

<u>Exemples d'espèces</u>

Allolobophora icterica (Sav.) et *Nicodrilus caliginosus caliginosus* (Sav.).

II.1.2.5. Rythme d'activité des trois catégories écologiques

BOUCHE (1975b) a proposé d'étudier directement au terrain le degré d'activité d'une espèce en considérant la fraction du peuplement rendu mobile par l'action du formol (méthode d'extraction formol : fo) par rapport aux peuplements complets (méthode d'extraction fobl20 : extraction formol + tamisage de la terre ainsi extraite sur 20 cm de profondeur, IV.5.1.). Pour évaluer cette sensibilité à la technique, on

calcule un indice de sensibilité. Autrement dit, plus l'espèce répond au formol ou est en activité épigée, plus Si est élevé.

$$Sib = \frac{b\,\overline{fo}}{b\,(\overline{fo} + \overline{bl20})} \qquad \overline{} = \text{moyenne sur l'année}$$

A un instant donné t, on peut calculer un index de mobilité d'une population. Il permet de comparer l'influence des facteurs d'ambiance sur l'activité motrice lombricienne in situ. On peut l'utiliser pour comparer l'activité à un instant donné t d'une espèce entre plusieurs régions. Cet indice se calcule de la façon suivante :

$$Mit = \frac{b\,fo}{(b\,fobl20)\,t} \times \frac{1}{Si} \qquad t : \text{à un instant } t$$

(HEIDET et BOUCHE, 1988)
(1/Si corrige l'effet "espèce" sur les captures observées)

L'indice annuel d'activité (A) est lié au peuplement global. Il se définit de la façon suivante :

$$Ab = \frac{\sum_{t=1}^{n} \left(\sum_{i}^{m} bfo \right)}{\sum_{t=1}^{n} \sum_{i}^{m} (bfo + bl_{20})\,i}$$

i : espèce
m : nombre d'espèces du peuplement

Cet indice permet de comparer l'activité annuelle des peuplements lombriciens de milieux différents.

Trois facteurs mésologiques essentiels, la température, l'humidité et la photopériode conditionnent cette activité. Ainsi un ralentissement général est observé en hiver. A l'opposé, en été, la sècheresse est devenue le facteur limitant.

(Le paragraphe suivant est rédigé d'après HEIDET et BOUCHE, 1988)

L'influence de la température, de la photopériode et de l'humidité sur l'indice de mobilité de *Nicodrilus longus longus* (Ude) a été examinée afin d'étudier les facteurs régulant les léthargies (diapause et quiescence) et le niveau d'activité (hors léthargie) de cette espèce. Ce sont des données de terrain qui ont été ajustées à un modèle.

L'hypothèse de départ est la suivante : la mobilité est une fonction de la température, du potentiel hydrique et de la photopériode. Ces facteurs n'étant pas indépendants (la durée du jour est longue, l'été, le sol est chaud et sec, et inversement). La mobilité peut s'écrire selon l'équation (1) :

$$Mib = f(\theta o).g(pFr).h(DJ)$$

Cet indice de mobilité peut être déterminé sur les nombres (Min) ou sur les biomasses (Mib). Dans le travail présenté c'est Mib qui est retenu.

En définitive l'ajustement final optimal s'écrit :

$f(Oo) = e^{a\theta o} + b$ où θ est une température optimisée définie ci-dessus avec :
$a = 0{,}086$, $b = 0{,}5$, OPT = 12°C

Où pFr est un potentiel hydrique résultant de l'équation

$g(pFr) = -2{,}1\ (pFr - 3{,}4) + 1{,}06$ si $3{,}4 < pFr < 3{,}8$
avec $pFr = (O{,}61\ pF\text{-}10 - 0{,}19\ pF\text{-}30) / 0{,}43$

Où DJ représente la durée du jour

$h(DJ) = 1$ si $DJ < 15{,}3$

$h(DJ) = 0$ si $DJ > 15{,}3$

Interprétation

La diapause est déclenchée par la photopériode et s'exprime lorsque la durée du jour est supérieure à 15,30 h.

L'effet de la température sur *N. longus* suit bien une loi exponentielle bornée. Notons que pour *N. longus*, le domaine est particulièrement étroit (2°C < 0 < 12°C).

Le potentiel hydrique du sol intervient sur la mobilité de *N. longus* par deux valeurs. Celle de l'horizon supérieur que l'animal doit traverser pour aller se nourrir à la surface, et celle d'un horizon plus humide où il se réfugie. Lorsque l'horizon superficiel est sec, le stress hydrique est atténué par l'humidité de l'horizon plus profond. En deçà du seuil (pF = 3,4), le potentiel hydrique n'intervient pas sur l'activité de *N. longus*. Au delà du seuil pF = 3,8, *N. longus* résiste au stress hydrique par léthargie.

Ce travail démontre l'existence d'un préférendum hygrothermique qui explique la profondeur du réseau de galeries en prairie. Ces galeries apparaissent aujourd'hui

comme un moyen essentiel pour trouver dans leurs gradients thermiques et hydriques la position d'hygrothermopréférendum la plus proche de l'optimum (BOUCHE, 1987).

On observe chez les endogés lors de périodes de dessiccation, un arrêt d'activité appelé quiescence (**fig. II.1.3.**). Dès le retour de l'humidité, les endogés sont de nouveau actifs à condition de ne pas être en régénération.

L'arrêt d'activité des anéciques est constaté en juin et se maintient pendant deux mois. Ces anéciques sont alors réglés par une diapause vraie. SAUSSEY et DEBOUT (1984), sur *Nicodrilus giardi giardi* (Ribaucourt 1900), ont montré expérimentalement que la photopériode est à l'origine de cette diapause. Ils deviennent ainsi difficilement accessibles à la prédation.

Chez les épigés, la diapause n'existe pas. Le stade cocon est leur mode de résistance en période sèche. Ils n'offrent plus une biomasse susceptible d'être consommée.

La catégorie écologique et la reproduction nous permettent de relier l'aptitude à vivre à la surface ou sur la surface.

Nous remarquons que plus les animaux vivent à la surface du sol, plus ils sont efficacement capturés par la méthode formol. La prédation semble être directement liée à ce degré d'exposition à la surface et être compensée par une reproduction abondante (BOUCHE et GARDNER, 1984).

II.1.3. Les rôles des lombriciens

Les rôles des lombriciens ont été décrits de manière détaillée par EDWARDS et LOFTY (1972, 1977), BACHELIER (1978), BOUCHE (1984c, 1984d) et LEE (1985). Les éléments essentiels de ces rôles sont rappelés ici.

II.1.3.1. Rôle métabolique

Les lombriciens métabolisent des substances en dégageant du gaz carbonique et de l'eau entraînant une "désacidification", une consommation d'oxygène et une production d'eau métabolique que l'on représente par une équation schématique :

$$H\text{-}COOH + 1/2\ O_2 \text{ ---> } CO_2 + H_2O \text{ ---> } CO_3^{--} + 2H^+$$

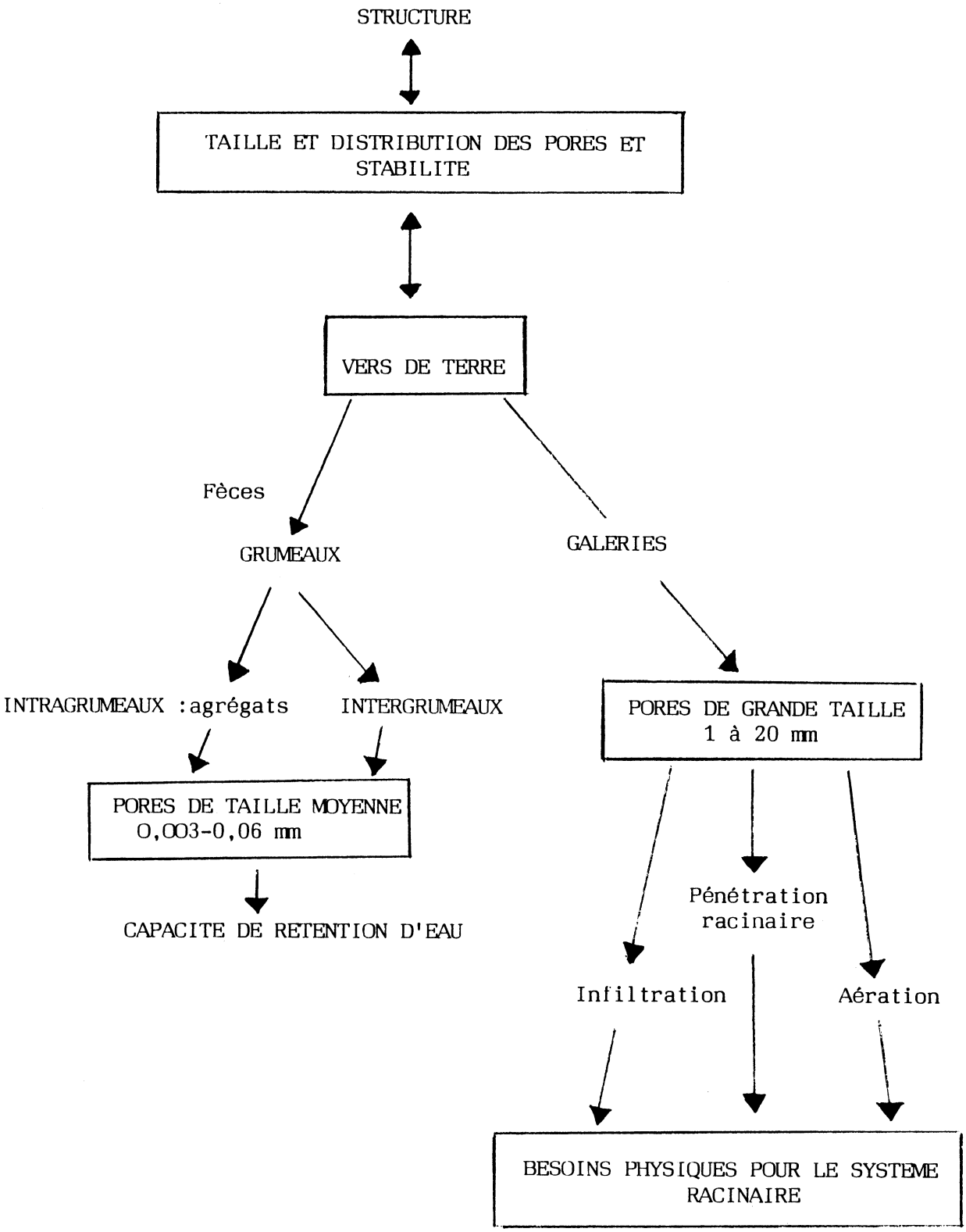
Un transfert d'élément chimique entre trois compartiments (lombriciens, sol, plantes) dans un sol non perturbé a pu être observé dans un milieu naturel par BOUCHE et FERRIERE (1986). Ils ont utilisé la possibilité de co-marquer (coloration + isotope) des lombriciens et leurs aptitudes à pénétrer le sol, pour suivre à partir de ces annélides le mouvement de ^{15}N vers le sol, les racines et les parties végétales aériennes. Dans ces conditions, et au printemps, l'échange d'azote-lombriciens-plantes s'est avéré univoque : l'azote des excrétats lombriciens après un bref séjour dans le sol s'accumule pratiquement en totalité dans les plantes. Ces données sont à prendre avec prudence, les résultats ont été obtenus sur une seule espèce d'anéciques dans des conditions expérimentales précises. Ces résultats se généralisent-ils à l'ensemble des espèces lombriciennes ? Cette minéralisation lombricienne est-elle proportionnelle à la biomasse présente, régulière au cours de la période d'activité et se produit-elle de la même façon dans différentes régions ?

II.1.3.2. Rôle physique

Les lombriciens brassent le sol en ingérant de la terre d'horizons divers. Ce brassage est estimé à 200-400 tonnes/ha/an/tonne de lombriciens. Sur un cas précisément étudié, *Nicodrilus velox* s'alimente de 20 % de feuilles de surface, 14,2 % de l'horizon superficiel organique A, 9,3 % de l'horizon moyen A2, 2,6 % de l'horizon profond B, et 53,9 % de fèces recyclées (RAFIDISON, 1982 ; BOUCHE et al., 1983). Ces pourcentages respectifs varient avec les espèces lombriciennes, les saisons et les conditions locales. Le brassage intestinal intense conduit à des liaisons organo-minérales intimes spécifiques et essentielles qui sont à l'origine des structures grumeleuses caractéristiques des sols fertiles.

Les endogés induisent des déplacements horizontaux de terre. Par contre, les anéciques assurent des déplacements verticaux de sol (50 à 150 T/ha/an/T lombricien de terre remontées en surface) en maintenant un réseau de galeries pour ajuster leur métabolisme aux conditions hydrothermiques optimales (HEIDET, 1988). Il manque encore actuellement, d'une façon générale, des études répétitives où la biomasse et la proportion relative des différentes catégories écologiques seraient différentes. Ces travaux permettraient de voir plus précisément la corrélation entre biomasse et activité. Dans la pratique, cela permettrait de répondre à la question : a-t-on intérêt à augmenter les peuplements lombriciens et jusqu'à quel niveau ?

FIGURE II.1.4.
Effet de l'activité des vers de terre sur les caractéristiques physiques du sol (d'après SYERS et SPRINGETT)



L'activité physique des lombriciens a des conséquences de trois types :

- Les fèces sont à l'origine de la structure grumeleuse du sol de surface, siège d'une intense activité biologique.
- Les galeries verticales ont pour fonction le drainage de l'eau à l'intérieur du profil (ASSAD, 1987), l'aération des racines en profondeur par création de microhabitats et l'augmentation de la profondeur d'enracinement.
- SPRINGETT et SYERS (1983) ont montré que le lessivage faible du phosphore est diminué par les lombriciens qui déposent leurs turricules à la surface du sol (**fig. II.1.4.**).

II.1.3.3. Rôle chimique

Les vers de terre, et principalement les anéciques, favorisent les processus d'humification. Ils contribuent à multiplier la surface des débris végétaux et à les enfouir. RAW (1962) a montré que dans un verger de pommiers, *Lumbricus terrestris* ingérait 90 % de la litière feuillue d'automne entre octobre et février. BOUCHE (1972) a montré *in situ* que les humus de type mull forestiers étaient associés à la présence d'anéciques. Ainsi de nombreux auteurs s'accordent à trouver une action nettement favorable des vers de terre sur l'humification des sols, tout au moins dans les régions tempérées.

GRAFF (1971) a constaté que dans un sol d'Allemagne le poids des excréments de lombriciens était égal au quart du poids de l'horizon supérieur sur 10 cm ; ces excréments contenaient le tiers de l'azote total, du phosphore total et du potassium total et les deux tiers du phosphore et du potassium solubles au lactate de calcium.

Les travaux de FERRIERE et BOUCHE (1985) et BOUCHE et FERRIERE (1986) ont mis en évidence le passage très rapide de l'azote de *Nicodrilus longus* vers les plantes, au printemps, en prairie permanente.

Les vers de terre ont aussi une action sur les oligo-éléments. En Nouvelle Zélande, de nombreux champs, riches en molybdène total mais pauvres en molybdène assimilable, ont vu leur production de trèfle blanc très nettement s'accroître avec la colonisation de ces champs par des vers de terre d'origine européenne. Le passage de la terre à travers le tube digestif des vers de terre a rendu assimilable une partie du molybdène total (HOLMES, 1952), or le molybdène assimilable est essentiel pour les microorganismes fixateurs d'azote. A l'opposé, la disparition des vers de terre peut entraîner l'apparition de carences en oligo-éléments.

II.1.3.4. Rôle biologique

Il vient d'être évoqué à propos des conséquences sur la végétation des rôles métaboliques, physiques et chimiques. C'est également le rôle trophique mais ce dernier point sera particulièrement développé au cours des chapitres suivants.

Les vers de terre accroissent d'une façon générale la microflore ; il s'ensuit une activité globale accrue (LOQUET et al., 1975 ; KILBERTUS et al. 1975).

En bref, ces différents rôles bénéfiques sur l'activité biologique des sols se concrétisent-ils par une augmentation de rendement ? Pour répondre à cette question, il faut comparer les zones sans lombriciens et les zones avec lombriciens. Le **tableau II.1.4** fait le bilan comparé :

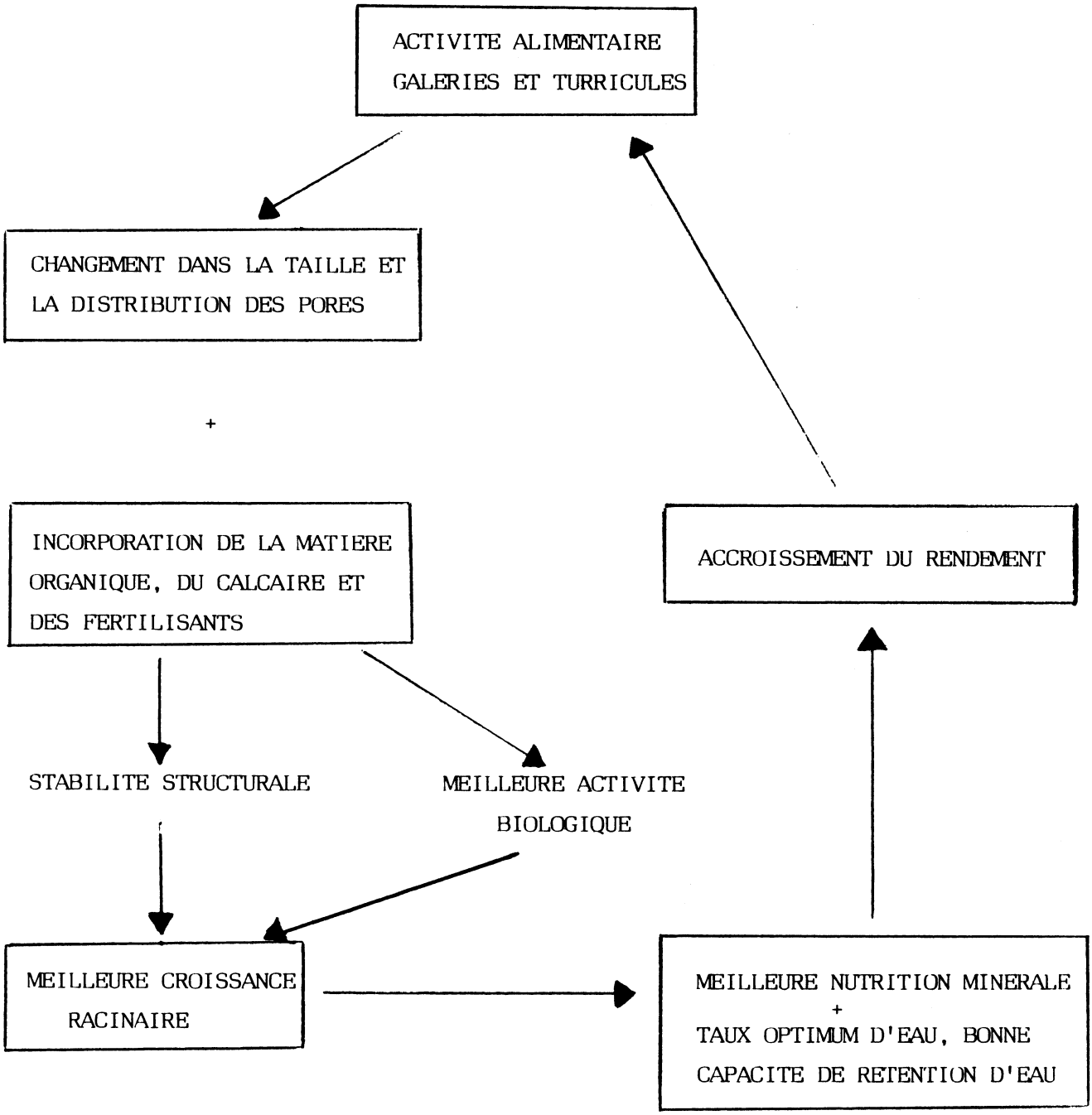
TABLEAU II.1.4. : EFFET DE L'INTRODUCTION DES VERS DE TERRE SUR LE RENDEMENT VEGETAL

AUTEURS	AUGMENTATION DE RENDEMENT PAR RAPPORT AU TEMOIN	CONDITIONS D'EXPERIENCE
SYERS et SPRINGETT (1983)	+ 20-70 %	Long terme production prairiale
HOOGERKAMP et al. (1983) HOOGERKAMP (1987)	+ 8-10 %	Long terme production prairiale
VAN RHEE (1969)	0	Sur la production fruitière mais augmentation du développement des arbres
DE JONG (1983)	0	Court terme

HOOGERKAMP et al. (1983) soulignent deux avantages importants suite aux introductions de lombriciens :

- d'une part, le tapis végétal se maintient sur une plus longue durée grâce à un meilleur ancrage au sol,
- et d'autre part, les conditions de croissance sont améliorées pour les racines.

FIGURE II.1.5.
Bilan de l'activité lombricienne sur la productivité végétale
(d'après SYERS et SPRINGETT, 1983)



Ils constatent que la résistance au piétinement est moindre lors des fortes pluies, mais cela n'a pas de conséquences néfastes à long terme. Par ailleurs, le nombre de taupes augmente, ce qui n'est pas obligatoirement un avantage.

Le "rendement" de VAN RHEE fondé sur une production d'un jeune verger résulte d'une méconnaissance des relations croissance/fructification des vergers. En production fruitière, il faut distinguer deux productions : les fruits et le bois. VAN RHEE (1969) ne distingue aucun effet de l'introduction des vers de terre sur la production fruitière mais constate un effet positif sur la croissance des arbres.

En définitive, le rôle de l'activité lombricienne sur l'accroissement de la productivité végétale est résumé par SYERS et SPRINGETT (1983) (**fig. II.1.5.**).

II.2. LA BECASSE

"Oiseau miracle, oiseau phénix qui renaît de ses cendres, d'un jour à l'autre, oiseau mythique qu'on a parfois l'extraordinatire privilège de tenir entre ses mains ; contempler cette robe brune et or, écarter doucement les ailes, pour admirer la "plume du peintre", rémige particulièrement fine, avec laquelle, dit-on, les peintres terminaient leurs traits les plus délicats, et avec laquelle, encore aujourd'hui, les horlogers nettoient les mécanismes les plus fragiles. Encore une fois un "dit-on" : la bécasse est un vrai animal de légende, mais, je vous le jure, je l'ai rencontrée". (J.J. BROCHIER, Anthologie de la Bécasse, 1987).

II.2.1. Classification

La Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* Linné, 1758) appartient, au sein de la classe des oiseaux, à l'ordre des Charadriiformes, que l'on a de plus en plus tendance à appeler, aujourd'hui Limicoles et à la famille des Scolopacidés (huitriers, pluviers, échasses, avocettes, ...) :

- sous famille des Scolopacinés (courlis, chevaliers, bécasseaux, bécassines),
- genre *Scolopax*
- espèces :

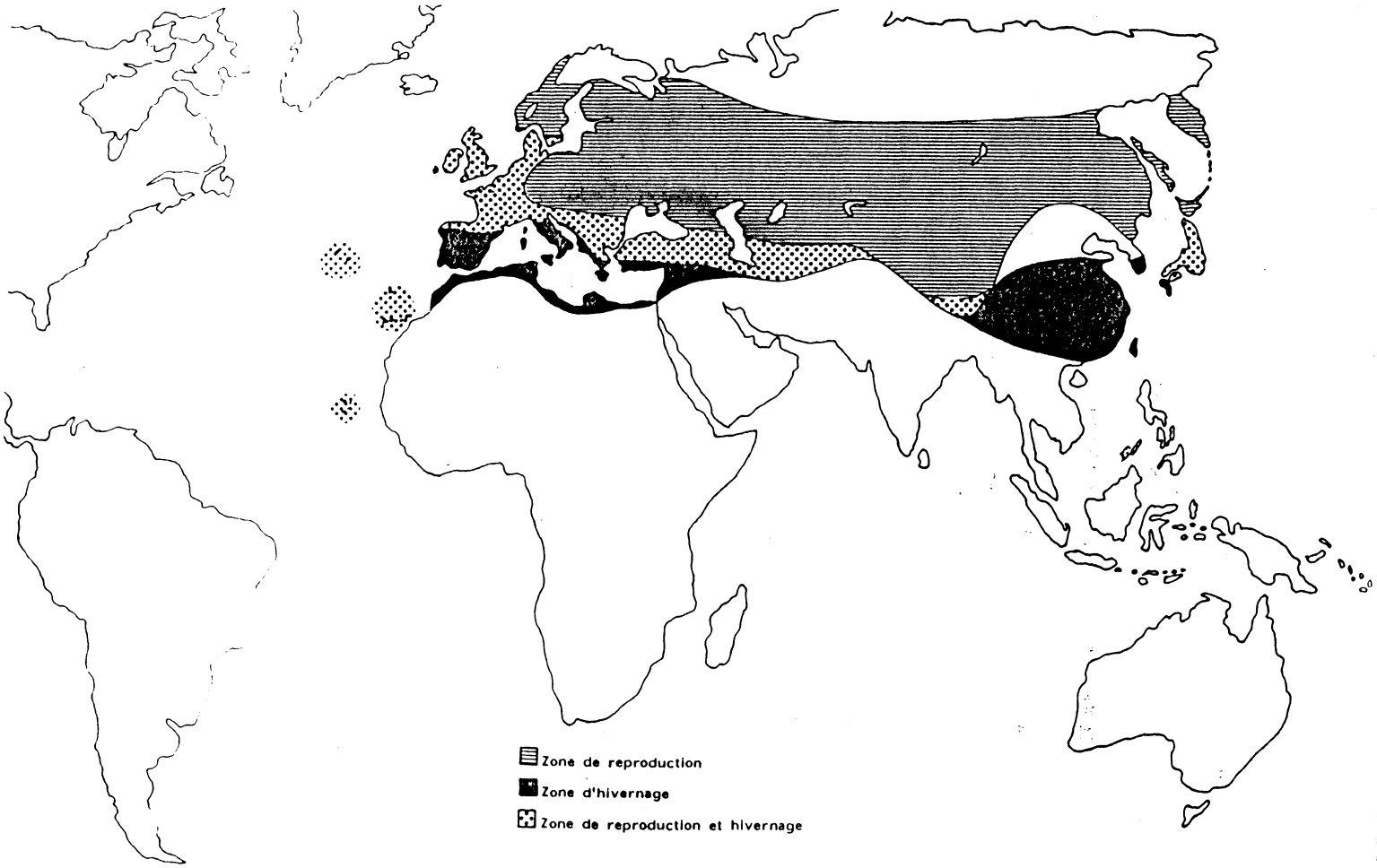
Scolopax rusticola : Bécasse eurasiatique
Scolopax minor : Bécasse américaine
Scolopax mira : Bécasse amami
Scolopax saturata : Bécasse de Java
Scolopax celebensis : Bécasse de Célèbes
Scolopax rochusennii : Bécasse des Moluques

Pas de sous-espèces, mais des groupes suivant les critères retenus.

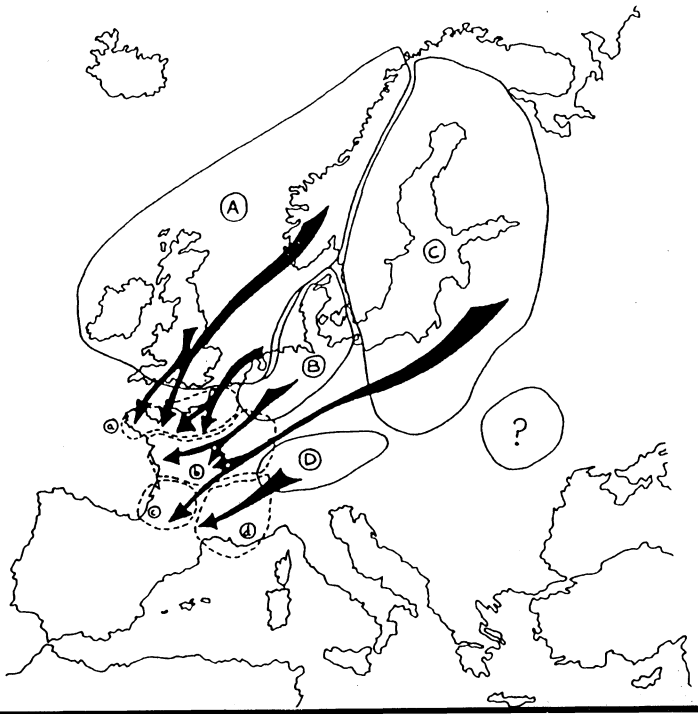
Remarque

On entend souvent parler de "Bécasse européenne". Ce terme est impropre. Les effectifs de bécasses sont plus nombreux en Asie qu'en Europe, le terme "eurasiatique" serait mieux approprié.

CARTE II.2.1.
Aire de répartition mondiale de la Bécasse des bois (Scolopax rusticola) (d'après MALHIE, 1978 et CRAMPS et SIMMONS, 1983) mise à jour par FERRAND (en prép.)



CARTE II.2.2.
Origine géographique des populations migratrices et hivernages en France.
Zones d'origine : A,B,C,D. Régions de reprises en France : a,b,c,d. D'après CRBPO



II.2.2. Eléments de la biologie de la Bécasse

La Bécasse a de tout temps suscité l'intérêt des chasseurs pour la difficulté de sa chasse, la qualité de sa chair et l'étude de son comportement original. La littérature bécassière est relativement abondante mais elle est très générale, qualitative et subjective. Dans ces conditions, il s'avère difficile d'en résumer les éléments rigoureux.

II.2.2.1. Sommaire sur l'écologie de la Bécasse

II.2.2.1.1. Eléments caractéristiques de la Bécasse eurasiatique

La bécasse a de tout temps exercé un attrait particulier sur l'homme par sa beauté, le mystère de sa vie, le caprice de son vol et de son comportement, qui font les joies et les difficultés de sa chasse. A cela s'ajoute la succulence de sa chair, très prisée des gourmets. La bécasse reste un des gibiers au caractère entièrement sauvage et nous assistons, comme pour le gibier d'eau, probablement à une augmentation des chasseurs s'intéressant à cet oiseau.

a) Aire de répartition

La bécasse est un oiseau migrateur, son aire de répartition (reproduction, hivernage, **carte II.2.1.**) s'étend 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 VON BLOTHZEIM, 1977).

b) Morphologie externe

La bécasse a une taille voisine de la perdrix. Son plumage, dont les couleurs de base sont le brun rouille, le blanc-jaune et le noir, lui confère une bonne homochromie avec le milieu fréquenté (OSTERMEYER, 1979). La bécasse utilise les propriétés de son plumage pour se défendre contre ses prédateurs, en particulier l'homme, ne s'envolant que lorsque l'homme est très proche d'elle (5 mètres). La bécasse se distingue par son bec très long (60-80 mm) sauf pour les brévirostres (30-60 mm) et la position sommitale des yeux lui assure une vision binoculaire comme chez la grenouille, l'hippopotame (II.2.2.2.2.).

c) Appareil digestif

L'oesophage conduit directement à l'estomac. Le proventricule et surtout le jabot sont inexistants. L'estomac est peu musculeux, la digestion est rapide surtout grâce aux enzymes (peu de trituration).

TABLEAU II.2.1.
Caractères distinctifs des JEUNES et des ADULTES à partir de la morphologie externe de la Bécasse (d'après FADAT, comm. pers.)

MORPHOLOGIE EXTERNE

- **QUEUE**
  - mue terminée : se rapporter aux autres indicateurs d'âge
  - mue non terminée : Jeune certain issu de nichée tardive (cf./ couverture secondaire)
- **AILE**
  - **rémiges non crénelées** — couverture secondaire
    - **mue terminée** — couverture primaire
      - claire — ADULTE
      - brune — JEUNE
      - probabilité non déterminée
    - **mue non terminée** — JEUNE certain — nichée tardive d'origine locale probable
  - **rémiges crénelées** — couverture secondaire
    - **mue non terminée**
      - usure très faible — JEUNE certain
      - usure forte — JEUNE certain : origine nordique probable
    - **mue terminée** — couverture primaire
      - **claire** — ADULTE
      - **brune** — JEUNE

TABLEAU II.2.2.
Caractères distinctifs des JEUNES et des ADULTES à partir de l'anatomie interne de la Bécasse (d'après FADAT, comm. pers.)

ANATOMIE INTERNE

- Glande de Fabricius
  - **présente** : Jeunes certains .....
    - 62 % de présence en octobre
    - 52 % de présence en novembre
    - 13 % de présence en décembre
    - inférieur à 1 % de présence en hiver
  - **absente** : voir les autres indicateurs d'âge
- Organes génitaux
  - **OVAIRE**
    - **ADULTES**
      - forme plutôt triangulaire (8 à 12 mm.)(pointe à l arrière)
      - ovules nettement visibles blanc franc
      - oviducte épais (1 à 2 mm.) sinueux, festonné
    - **JEUNES**
      - forme plutôt ovale (pointe à l'arrière)
      - ovules peu visibles, rosés
      - oviducte fin, rectiligne
  - **TESTICULES**
    - semblable à un rectangle, angles arrondis (6 à 8 mm.)
    - blanc franc
    - forme plutôt ovale (pointe à l'arrière)
    - pôle arrière plus rosé que l'autre

II.2.2.1.2. Classes d'âge

Le **tableau synoptique II.2.1.** résume les principaux critères permettant de différencier les classes d'âges.

II.2.2.1.3. Différences entre mâle et femelle

A. Différences externes

BENOIST (1930) et GARAVINI (1962) parmi d'autres auteurs, ont affirmé que l'on pouvait distinguer les sexes à partir de la couleur des pattes, jaunes pour les femelles, gris plomb pour les mâles. Outre le caractère subjectif de la couleur, l'autopsie a révélé des femelles ayant les pattes gris plomb et des mâles des pattes jaunes. Face à cette situation contradictoire, FADAT (1968) refuse d'accorder le titre de caractère sexuel secondaire à la couleur des pattes, et à la protubérance de la base de la mandibule supérieure. La femelle ayant le bec plus long, mais la queue et les ailes plus courtes que le mâle, il propose de calculer un indice de sexualité (Is) (FADAT, 1968) :

$$Is = \frac{\text{longueur de la queue x longueur de l'aile}}{\text{longueur du bec}}$$

Ce rapport est plus grand chez le mâle que chez la femelle. DEVORT (1977) a calculé ce rapport sur 222 oiseaux en Bretagne dont le sexe fut déterminé par dissection. Trouvant un Is = 269 de moyenne, 77 % des mâles se trouvaient au-dessus et 72 % des femelles avaient un Is inférieur. Les 2/3 des bécasses fréquentant la Bretagne sont des femelles. On aura donc 8 chances sur 10 d'avoir une femelle pour un Is inférieur à 269 et 6 à 7 chances sur 10 d'avoir un mâle pour un Is supérieur à 269. Le pourcentage d'erreur avec une telle méthode s'élève à 20 %. On ne peut donc être certain du sexage qu'en autopsiant l'oiseau.

B. Différences anatomiques sexuelles

1. Différence mâle/femelle

Pour la dissection et le sexage de l'oiseau on se rapportera au tableau II.2.3.

2. Différence entre l'oiseau jeune et l'adulte (FADAT, 1974) (**tab. II.2.2.**)

Les jeunes âgés de moins de 10 mois possèdent une glande de Fabricius au-dessus du rectum débouchant dans le cloaque. Lors de la dissection, il faut ouvrir

l'oiseau près de l'anus, côté ventral, rechercher l'arrivée du rectum dans le cloaque et isoler la glande de Fabricius de couleur jaunâtre (qui se trouve parfois dans la graisse ce qui rend difficile l'observation).

TABLEAU II.2.3. : DIFFERENCES ANATOMIQUES SEXUELLES ENTRE JEUNES ET ADULTES

	ADULTES	JEUNES
Ovaire (non tâché de sang)	Forme plutôt triangulaire (pointe à l'arrière) Ovocytes nettement visibles blanc franc Oviducte épais (1 à 2 mm), sinueux, festonné	Forme plutôt ovale (pointe à l'arrière) Ovocytes peu visibles rosés Oviducte fin, rectiligne
Testicules (non tâchés de sang)	Semblables à des rectangles blancs, angles arrondis (6-8 mm) Blanc franc	Forme plutôt ovale (pointe à l'arrière) Pôle arrière plus rosé que le pôle avant

II.2.2.1.4. Régime alimentaire

Le régime alimentaire a été relativement bien décrit en Russie (KISTJACINKY, 1957 ; GREKOV et al., 1973), en Roumanie et Hongrie (STERBETZ et KISS, 1974 ; KISS et STERBETZ, 1973), en Allemagne (STEINFATT, 1937 ; GLUTZ von BLOTSHEIM et al., 1977), en Angleterre (HIRONS, 1978, 1982a ; CRAMP et al., 1983), en Tchécoslovaquie (KOUBEK, 1986) et en France (FADAT, comm. pers., FADAT et al., 1979, LEBEURIER, 1982 ; SUEUR, 1983 ; GRANVAL, 1983, 1984 ; **tab. IV.2. et IV.3., annexe 2, pages 3-4**). Seuls SUEUR (1983) et GRANVAL (1983, 1984) ont présenté leurs résultats en nombre de proies par catégorie alimentaire.

Les effets du lieu, de l'heure, de la saison de prélèvement, du sexe et de l'âge de l'oiseau ont été étudiés qualitativement et quantitativement sur la composition du régime alimentaire diurne de la bécasse. FADAT et al. (1979) et GRANVAL (1984) constatent que les femelles consomment plus de larves d'insectes et de Myriapodes que les mâles en forêt de Fréau (Finistère). A l'opposé, SUEUR (1983) ne trouve aucune différence de régime alimentaire selon le sexe. Les résultats précédents apparaissent

ponctuels, contradictoires et ne reposent uniquement que sur des tests de corrélation entre variables qualitatives.

WILSON (1981) en Irlande, HIRONS (1980) en Grande-Bretagne, FERRAND et GOSSMANN (1986) en France ont montré la fidélité intra-annuelle des oiseaux à leurs remises, leurs préférences pour les prairies pâturées ainsi que leur répartition spatiale agrégative dans ces milieux. Ils pressentent une relation entre le choix de ces remises et les potentialités alimentaires. Existe-t-il un lien entre les disponibilités alimentaires de ces milieux et le régime alimentaire ?

La bécasse d'Amérique (Scolopax minor) présente un comportement analogue à la bécasse des bois, en automne-hiver. REYNOLDS et al. (1977) ont montré que cette bécasse choisissait les sites diurnes les plus riches en lombriciens. STRIBBLING et DOERR (1985) ont constaté que les bécasses ont leurs gagnages nocturnes dans les zones les plus riches en vers de terre.

II.2.2.2. Etude des adaptations spécifiques du prédateur

Ce paragraphe est écrit d'après MALHIE (1978).

Le nom bécasse a pour origine la longueur importante du bec. *Acu* (aiguille) et *ascia* (instrument tranchant) sont deux origines latines possibles. *Scolopax rusticola* a une origine mixte grecque (*scolops* = pieu) et latine (*rustica* = champêtre) donnée par LINNE.

II.2.2.2.1. Le bec

Le bec est un organe des sens important puisque réunissant l'odorat, le goût et le toucher. Les papilles gustatives sont situées sur le plancher de la bouche et à la base de la langue. La pointe du bec recèle des corpuscules de Herbst de nature sensitive et afférente. Ils jouent un rôle tactile et de perception des mouvements vibratoires (repérage des lombriciens et autres animaux).

La longueur, la forme, la structure articulaire confèrent au bec un rôle important dans la recherche de nourriture. La pénétration dans le sol à la recherche des lombriciens et autres animaux se réalise aisément grâce à la forme du bec (en forme de pieu). Mais une fois le bec enfoncé dans la terre, l'ouverture des deux mandibules exigerait trop d'efforts : un dispositif judicieux et complexe permet le soulèvement du tiers antérieur du bec. Le bec est articulé (fausse articulation) au

FIGURE II.2.1.
Ouverture en pince du bec de la bécasse

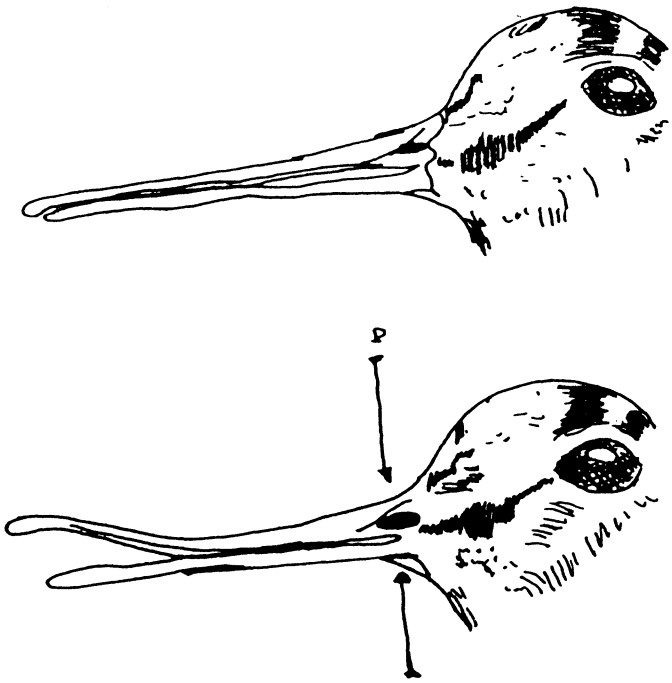
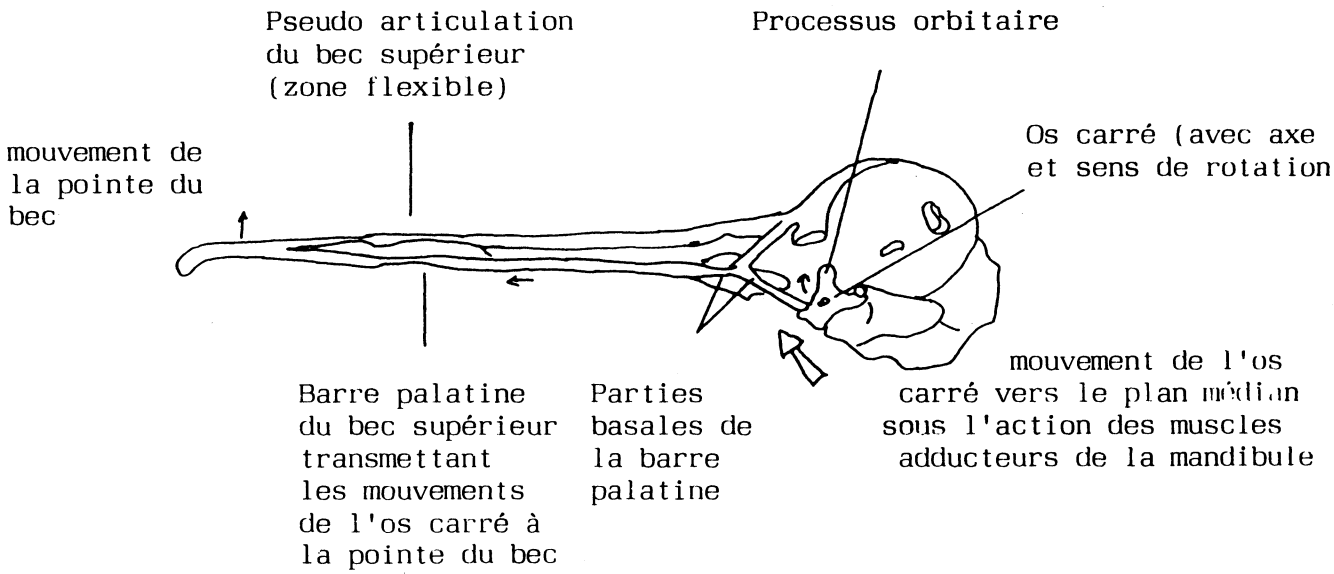


FIGURE II.2.2.
Articulation de la mandibule supérieure



milieu de la mandibule supérieure, en raison d'un amincissement osseux à cet endroit. Cette particularité, rare, chez les oiseaux, permet à la Bécasse de faire jouer les extrémités de ses mandibules à la manière d'une pince à biopsie utilisée en chirurgie, où l'os carré joue le rôle de came. Ce mécanisme lui permet de saisir une proie relativement grosse, du bout du bec, et de l'extraire par l'orifice pratiqué par la seule introduction du bec fermé. La dépense d'énergie pour le prélèvement de la nourriture, souvent endogée, est ainsi réduite, de même que la durée, ce qui permet d'effectuer ainsi un très grand nombre de sondages du sol, pas toujours couronnés de succès (FADAT, en prép.).

Sur une bécasse morte, on peut faire fonctionner le mécanisme en appuyant sur l'os carré ou en exerçant une pression opposée des deux doigts sur les mandibules à la base du bec **(fig. II.2.1.)**.

II.2.2.2.2. L'oeil

Il est intéressant de mettre l'étude de l'oeil dans le même paragraphe que celui du bec afin de déterminer quel peut être le rôle de chacun d'eux dans la recherche de nourriture.

La disposition latérale des yeux assure à la bécasse un champ visuel de 360°, 205° pour chaque oeil (vision monoculaire), 20° en vision binoculaire avant et 30° en vision binoculaire arrière d'après MALHIE (1978). Cette disposition présente l'avantage de voir venir un éventuel prédateur tout en sondant le sol de son long bec et de s'envoler avec agilité d'un roncier, en surprenant le chasseur en effectuant les crochets qui font le charme de son envol.

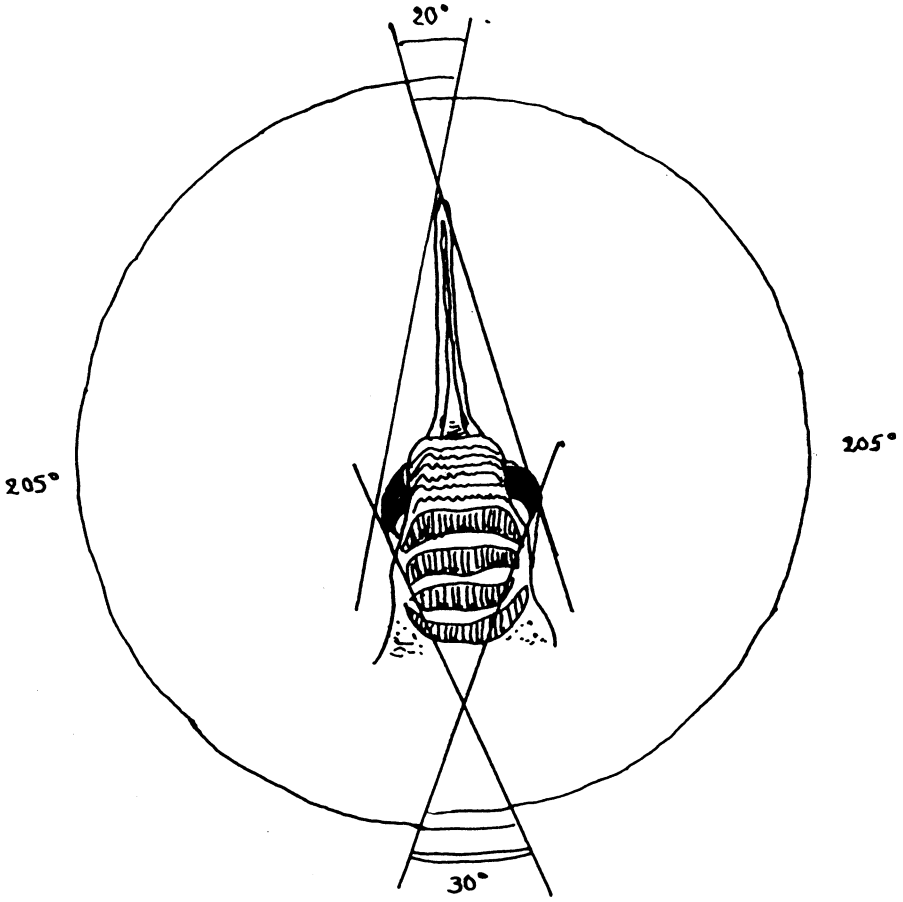
II.2.3. Habitat

II.2.3.1. Les deux milieux utilisés

En dehors des périodes migratrices, pendant l'hivernage, la bécasse utilise alternativement deux types de milieux différents séparés de quelques centaines de mètres. Le milieu forestier est utilisé le jour ; au crépuscule, elle quitte le bois pour occuper les milieux ouverts contigüs aux zones boisées ; le déplacement varie de 0 à 1,5 km (WILSON, 1982 ; HIRONS, 1982). Elle passe sur ces milieux 60 % de son nycthémère. Les milieux ouverts seront décrits au paragraphe IV.5.

FIGURE II.2.3.
Champ visuel de la Bécasse

20° en vision binoculaire avant
30° en vision binoculaire arrière
205° pour chaque oeil
360° pour les deux yeux



La jonction entre les deux milieux s'effectue au crépuscule, le soir et le matin, par un vol direct et rapide, appelé "la passée", entrecoupé parfois par une halte à un point d'eau où la Bécasse fait sa toilette et/ou s'abreuve. C'est un des rares moments où de son propre chef la bécasse se déplace et peut être vue, sans qu'elle soit forcée à l'envol et être éventuellement tirée.

II.2.3.2. Milieu forestier utilisé

La bécasse contrairement aux autres Charadriiformes, affectionne le milieu forestier pour y vivre en solitaire. WENSTROM (1974) a dégagé qu'il n'y a pas de lien entre espèce végétale et bécasse et nous partageons son opinion : "*L'habitat de la Bécasse américaine doit être envisagé sous un aspect physique relatif à sa physionomie beaucoup plus que par sa composition floristique*".

En règle général
e, comme le souligne MALHIE (1978), la forêt est d'autant plus fréquentée par la bécasse qu'elle est vallonnée, humide, composée d'espèces forestières différentes et d'alternances coupe-taillis.

A. Age-hauteur de la végétation

Les auteurs cynégétiques (JOURDEUIL, 1870 ; DEMOLE, 1964, ...) ont donné les âges de la végétation arbustive des forêts fréquentées par la Bécasse : 6-10 ans pour le premier, 7-12 ans pour le second. SHORTEN (1974) donne plus judicieusement une hauteur de taillis favorable : pour la Bécasse, la hauteur optimale d'un taillis de feuillus est de 5-6 mètres, les conifères doivent se situer entre 2 et 4 mètres. Ces résultats sont le fruit de l'empirisme cynégétique et non d'une méthodologie stricte.

D'une façon rigoureuse, IMBERT (1986) a montré la préférence de la bécasse pour le taillis âgé entre 9 et 15 ans, dont la densité est de 2000 plants/ha et la hauteur de 8 mètres en forêt de Boulogne. Par contre, elle évite les zones de fûtaie et les zones rasées à blanc. Ces résultats reposent sur 9 années de répartition cartographique des oiseaux.

B. Structure de la végétation des sites utilisés

Possédant des pattes courtes, la bécasse affectionne les sols sans obstacle. Pour beaucoup d'auteurs, ceci est une règle d'or, bien que le couvert très souvent roncier soit très épais. D'après DEVORT (1977), les repères humides et protecteurs sont constitués d'aubépines, ronces, aulnes, bourdaines, houx, fougères, buis, ajoncs, mais

cette végétation doit être suffisamment ouverte pour permettre à l'oiseau de s'échapper en vol. Là encore, aucune étude scientifique n'a décrit les remises et les sites non fréquentés.

C. Relation milieu-densité de bécasses

La relation milieu-densité de bécasses étudiée par HEMERY et al. (1978) montre que les caractéristiques des régions à forte densité de bécasses en France sont les suivantes :

" - *une grande abondance de bois inférieurs à 0,5 ha, de landes riches, ...*

- *un fort taux de bois de résineux et de bois mixtes,*

- *un faible taux de surfaces occupées par les feuillus purs, peupliers, prairies permanentes et de pré-vergers*".

II.2.3.3. Le sol

Les lombriciens, les insectes (larves et imagos) et les myriapodes sont les aliments principaux du régime alimentaire (II.2.2.1.4.). WENSTROM (1974) a montré l'existence d'une corrélation directe entre la distribution de la bécasse américaine et la densité des vers de terre. On en déduit aisément le rôle considérable joué par l'humidité. Les auteurs américains vont même jusqu'à définir un intervalle de 61-70 % pour l'hygrométrie au sol, admettant que la Bécasse délaissera tout espace trop sec ou trop humide. Cette interprétation floue (le % d'eau a peu de signification vis-à-vis de l'humidité réelle des sols) est un peu contredite par MALHIE (1978) : les bécasses peuvent fréquenter les endroits rocailleux ayant à leur base une terre noire, humifère, avec une forte activité de vie lombricienne. D'après MARSHALL (1974) la litière de feuilles mortes joue un rôle très important en maintenant une humidité permettant le développement des insectes et l'activité des lombriciens.

II.2.3.4. Les variations météorologiques (température, précipitations, vents)

L'humidité et la température conditionnent l'activité de la faune du sol. On en déduit l'importance qu'elles jouent sur l'attrait des terrains pour la bécasse. D'après HEMERY et al. (1978) qui ont étudié la relation variables climatiques-densité des bécasses, les zones à forte densité de bécasses sont caractérisées par une forte pluviosité et humidité, des précipitations fréquentes, et des gelées rares. Cette relation densité-variables climatiques est à relier avec le mode de nutrition par sondage de la bécasse.

II.2.3.5. Saison

Les remises fréquentées varient en fonction de l'année. En début de migration, les bécasses affectionnent les haies et bosquets, progressivement au cours de l'hiver elles gagnent les grandes forêts. Lors de son arrivée, la Bécasse se pose en bordure du bois, en lisière d'une coupe.

II.2.3.6. Influence du sexe, de l'âge sur le choix des sites utilisés

II.2.3.6.1. Influence du sexe

FADAT et al. (1979), GRANVAL (1984) ont montré lors d'une étude sur le régime alimentaire de la bécasse à Fréau (Finistère) que les fonds et flancs de vallée étaient fréquentés par les femelles, les mâles utilisant proportionnellement plus les plateaux sommitaux. La dénivellation est dans ce cas d'une centaine de mètres ce qui permet de distinguer les termes de vallée et plateau.

Par ailleurs, il semblerait que les mâles hivernent plus en altitude que les femelles. Cette constatation fut signalée par FADAT (1975) à partir d'observation des tableaux de chasse.

II.2.3.6.2. Influence de l'âge

FADAT (1978) a étudié depuis 1965 dans l'Hérault les variations de l'âge-ratio en fonction des différents parcours de chasse où seule la végétation change. Il en ressort que les milieux très fermés sont très fréquentés par les adultes.

II.2.3.6.3. Conclusion

Suite aux variations spatio-temporelles des structures de population hivernante, nous pouvons émettre l'hypothèse de l'existence de différences de régimes alimentaires entre jeunes et adultes, femelles et mâles. FADAT et al. (1979) et GRANVAL (1984) ont noté à partir d'une étude locale réalisée sur un petit échantillon, que les femelles consommaient plus de larves d'insectes que les mâles. Pour vérifier ce point nous avons cherché à étendre l'échantillonnage au niveau national.

II.2.4. Rythme nycthéméral et migration

II.2.4.1. Rythme nycthéméral

La bécasse vit habituellement seule dans 95 % des cas en hivernage, toutefois deux bécasses partagent parfois la même remise.

De nombreux auteurs cynégétiques partageaient l'opinion que la bécasse était essentiellement un oiseau nocturne en hivernage (SHORTEN, 1974). Les travaux de radiotélémétrie ont montré que le rythme nycthéméral varie suivant les saisons (FERRAND, 1979 ; OSTERMEYER, 1979 ; WILSON, 1979 ; HIRONS et OWEN, 1982b, **tab. II.2.4.**). Ces travaux avaient pour but de localiser les milieux utilisés par les bécasses et de déterminer si l'oiseau était en activité ou en repos. Le comportement de la bécasse n'a pas encore été étudié de façon suffisamment précise et rigoureuse.

TABLEAU II.2.4. ACTIVITE ET MILIEU FREQUENTE PAR LA BECASSE

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

SAISON	JOUR	NUIT
Automne-hiver	Bois, bécasse peu active	Prairie, bécasse active
Printemps-été	Bois, bécasse active	Clairière dans le bois, bécasse peu active

II.2.4.2. Migration

II.2.4.2.1. Données générales

Le problème de la migration est abordé, non pour expliquer ses mécanismes, mais pour envisager les conséquences de ce phénomène sur le régime alimentaire, c'est-à-dire la répartition différentielle des oiseaux sur le territoire et les biais que cela peut introduire dans notre étude. Cela n'exclut pas que le lien entre potentialité trophique et migration ne soit pas le mécanisme expliquant les migrations mais ceci est difficile à démontrer et ne sera illustré qu'ultérieurement.

Le baguage nous apprend qu'en Europe occidentale, la France n'héberge habituellement qu'une faible partie des populations de bécasses eurasiatiques (20 à 30 %) (HEMERY et al., 1978). Par ailleurs, les régions côtières se révèlent d'une importance capitale pour l'hivernage des bécasses en France.

HEMERY et al. (1978) ont montré qu'à une population de bécasses nichant dans une zone géographique donnée correspond une zone d'hivernage propre (**carte II.2.2.**). Il y a donc fidélité au territoire. Cependant, les structures familiales ne se maintiennent que pour les populations occidentales. On assiste à une dispersion migratoire des jeunes bécasses et plus les oiseaux sont nordiques, plus la dispersion est importante (FADAT, 1981a).

Le suivi temporo-spatial de l'âge-ratio dans différentes régions permet d'affirmer que la migration des jeunes ne se fait pas en même temps que celle des adultes (FADAT, 1981b). Plus on s'approche des côtes ouest de la France, plus le pourcentage de jeunes est grand et celui des adultes faible.

II.2.4.2.2. Conséquences de la migration

Les oiseaux tués en septembre, début octobre, sont des oiseaux autochtones. Les premiers oiseaux migrateurs sont observés vers le 15 octobre. Selon CLAUSAGER (1974) les premières températures négatives en pays scandinaves entraînent les premiers arrivages au Danemark. Le mobile du départ en migration est essentiellement d'ordre alimentaire comme chez beaucoup d'espèces d'oiseaux (BLONDEL et FROCHOT, 1972). Les passages les plus importants correspondent à l'apparition des premières températures négatives sur l'Europe non scandinave. Les jeunes arrivent les premiers, suivent ensuite les femelles adultes puis pour finir les mâles adultes. D'où la faiblesse des données relatives aux mâles adultes en octobre : ils ne sont pas arrivés sur leurs lieux d'hivernage. A ce propos, les quartiers d'hiver pour les mâles, plus particulièrement chez les adultes, se situent plus au nord, nord-est que ceux des jeunes et des femelles. Ces mêmes mâles s'envolent plus difficilement et échappent aux chasseurs (FADAT, 1975). Au niveau des données relatives à la Bretagne où il est tué 85 % de jeunes et 60 % de femelles (FADAT, 1982), on comprend mieux les difficultés d'équilibre des effectifs dans une étude pour chaque modalité (mâle, femelle, jeune, adulte).

II.2.5. Estimation du prélèvement cynégétique

L'enquête 1974/75 avait estimé le tableau de chasse national à 1 460 000 bécasses avec une incertitude de 48 % (ONC, 1976). Une seconde enquête ONC a permis de préciser ce prélèvement (1983/84) qui s'élève à 1 321 000 (+ ou - 2,6 %), soit une fourchette d'estimation de 1 287 000 à 1 355 000. FADAT (1986) constate que la frange littorale Manche Atlantique représente 43,9 % du tableau national en 1983/84, mais environ les 2/3 d'après les reprises de bagues.

Une seule synthèse portant sur les reprises de bagues a été publiée par HEMERY et al. (1978). Les auteurs ont effectué une comparaison avec les résultats de l'enquête ONC 1974/75. Cette étude montre l'existence d'une bonne corrélation entre le nombre de reprises de bécasses baguées et celui des bécasses tuées, et une relation étroite avec les fortes densités constatées le long des côtes : environ les deux tiers du tableau national sont prélevés dans la frange littorale Manche Atlantique, qui représente seulement 20 % du territoire.

III. MATERIEL ET METHODE

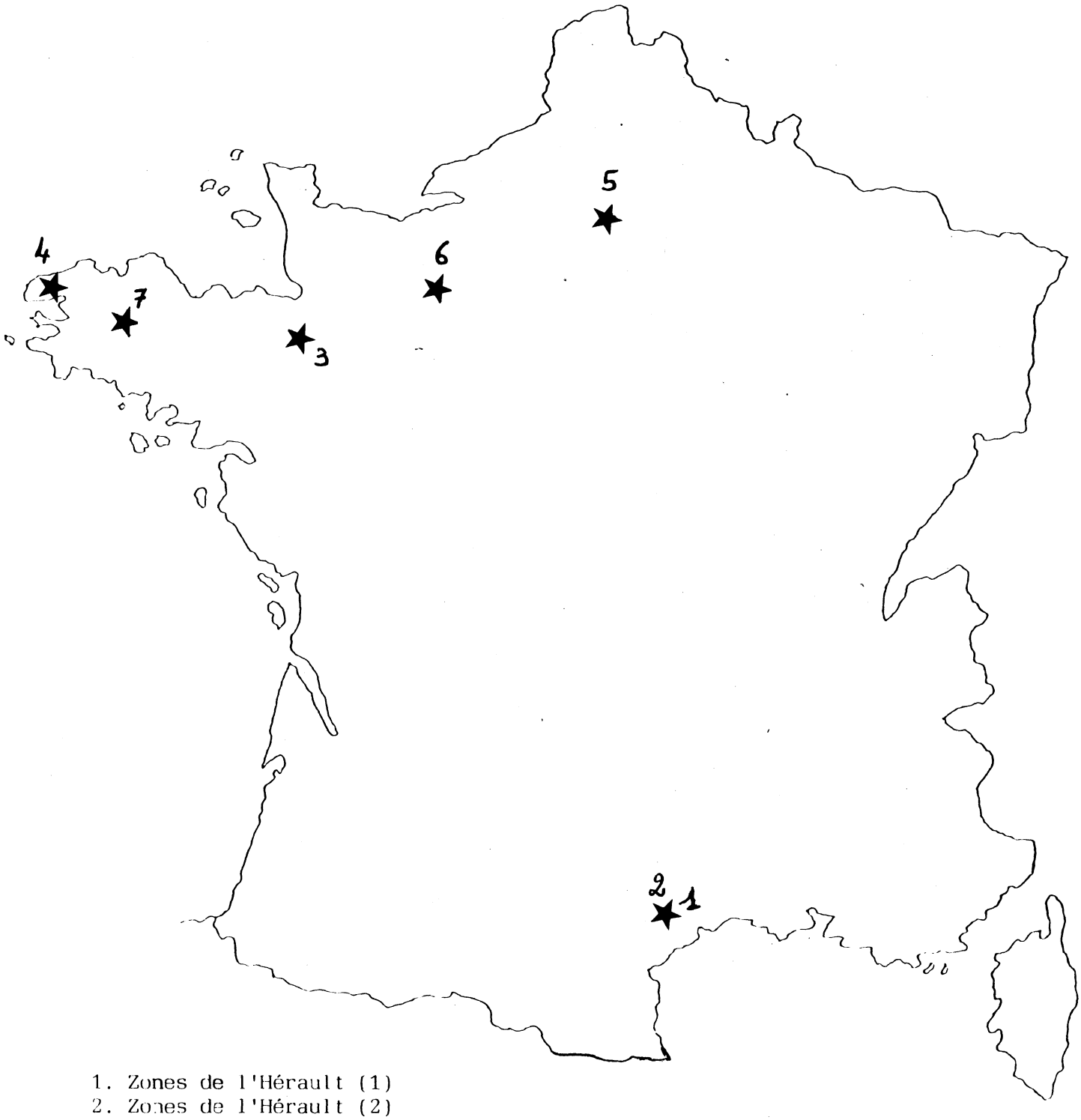
"L'oeil ne voyait bien que ce qu'il était préparé à voir"

P. VALERY

WHITE dès 1770 dans une lettre à l'honorable Daines BARRINGTON écrit : ***"J'ai eu de nombreuses fois l'occasion d'ouvrir des estomacs de bécasses et de bécassines mais il ne se trouvait jamais rien qui puisse m'aider à expliquer en quoi pouvait consister la subsistance ; tout ce que je pouvais trouver était un mucus mou parmi lequel gisaient de nombreux petits graviers transparents"***.

in SHORTEN (1974)

CARTE III.1.
Localisation des sites de prélèvement des contenus stomacaux pour l'étude du régime alimentaire



1. Zones de l'Hérault (1)
2. Zones de l'Hérault (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

III.1. MATERIEL

III.1.1. Constitution de l'échantillon étudié

Le but est de savoir si l'alimentation de la Bécasse présente des différences entre les sites méditerranéens et les sites de l'Ouest. Il est intéressant d'opposer deux régions (Nord de la France) à la pluviométrie abondante à une région réputée sèche (Sud de la France). Pour connaître l'hétérogénité locale éventuelle, on a retenu les sites pour lesquels on disposait d'au moins trente contenus stomacaux afin de pouvoir utiliser les traitements statistiques classiques.

En raison de l'impossibilité de consacrer le temps nécessaire à l'étude de 2000 contenus stomacaux récoltés par les chasseurs bécassiers, nous avons effectué un choix en fonction des régions typiques d'hivernage de la Bécasse (HEMERY et al., 1978 ; FADAT, 1986). Ainsi quatre régions ont été retenues : la Bretagne (17 % du tableau de chasse national 1983/1984), la Normandie (7 %), la Picardie (1,7 %) et le Languedoc Roussillon (0,6 %).

Dans le but d'étudier le rôle du sexe, de l'âge et de la saison sur les variations du régime alimentaire, les effectifs pour chaque modalité des descripteurs précédents ont été équilibrés (**tab. III.1. et III.2.**).

Dans un premier temps, un sous-échantillon de 315 contenus stomacaux a été constitué, le moins biaisé possible, avec pour objectif de représenter au mieux l'alimentation de l'oiseau (GRANVAL, 1983). Dans un second temps, pour préciser ces premiers résultats, une étude locale (69 contenus stomacaux) a été conduite à Fréau (Finistère).

III.1.2. Choix des lieux d'étude (carte III.1.)

Les 384 (315 de la première étude, 69 de la deuxième étude) contenus stomacaux ont été recueillis sur 7 territoires d'hivernage au cours de 10 saisons de chasse.

Nous disposons ainsi de renseignements de nature très hétérogène (en général, les essences végétales sont connues, quelquefois le sol a été étudié) sur les milieux suivants : les forêts de Fréau (Finistère), de Liffré (Ille et Vilaine), de Compiègne (Oise) et la zone héraultaise (2).

TABLEAU III.1.
Répartition mensuelle et par région des contenus stomacaux

REGIONS / MOIS	09 10	11	12	01	02 03	TOTAL
HERAULT						
Zones héraultaises(1)	1	11	15	9	9	45
Zones héraultaises(2)	4	48	23	17	18	110
ILLE ET VILAINE						
Forêt de Liffré	4	4	13	3	2	26
FINISTERE						
Région de Morlaix		9	17		6	32
Forêt de Fréau		15	24	21	9	69
OISE						
Forêt de Compiègne	16	31	11			58
CALVADOS (Région d'Orbec)	2	13	13	9	7	44
T O T A L	27	131	116	59	51	384
% pour chaque mois	7	34,1	30,2	15,4	13,3	

TABLEAU III.2.
Répartition mensuelle par sexe et par âge des contenus stomacaux

	MALES	FEMELLES	TOTAL	ADULTES	JEUNES	TOTAL
OCTOBRE	10	17	27	6	21	27
NOVEMBRE	50	76	126	52	77	129
DECEMBRE	53	60	113	51	65	116
JANVIER	28	32	60	35	26	61
FEVRIER/MARS	17	34	51	22	29	51
T O T A L	158	219	377	166	218	384

+ 9 oiseaux de sexe indéterminé

III.1.2.1. Lieux d'études des 315 premiers contenus stomacaux

A. Forêt de Liffré (Ille et Vilaine)

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

B. Forêts de l'Hérault

Trois grands groupes d'essences forestières sont représentés : chênaie pubescente dégradée (*Quercus lanuginosa*), chênaie verte (*Quercus ilex*) et divers conifères, mais tous ont en commun un sous-bois de buis (*Buxus sempervirens*). Le sol est une rendzine développée sur karst (FADAT, comm. pers.).

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, aux éboulis rocheux, mais aussi à l'action de l'homme.

C. Forêt de Compiègne (Oise)

Les principales essences forestières rencontrées sont les aulnes noirs (*Alnus glutinosa*), le bouleau blanc (*Betula alba*), le charme (*Carpinus betulus*), le noisetier (*Corylus avellana*) et le frêne (*Fraxinus excelsior*).

La zone d'étude se trouve dans la partie marécageuse de la forêt. Sous l'argile plastique apparaissent les sables de Bracheux. La capacité de rétention en eau du sol est souvent outrepassée (= engorgement).

III.1.2.2. La localisation diurne des bécasses n'a été réalisée qu'en forêt de Fréau (29)

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 éthylique qui, à la différence du formol, n'a pas la propriété d'arrêter les processus digestifs (= enzymes restant actifs post-mortem).

La cartographie des endroits où les oiseaux étaient levés, a été effectuée en accompagnant les chasseurs lors de leurs sorties. Afin d'éliminer les sites occasionnels, conséquences des dérangements humains, seules les premières levées ont été repérées. Le contenu stomacal a été prélevé dès la mort des oiseaux et fixé instantanément au formol à 4 %. La recherche de la présence ou de l'absence de proies labiles (vers de terre, larves d'insectes, temps de digestion inférieur à 30 mn) dans les contenus stomacaux a permis de distinguer deux types de remises : les sites d'alimentation et les sites de repos. Le calcul de l'indice d'alimentation sur les premiers contenus stomacaux prélevés indiquent une faible intensité alimentaire diurne. Il devenait important de réorienter le travail de recherche en essayant de répondre aux deux questions suivantes : où vont les bécasses la nuit et que font-elles ?

Forêt de Fréau (Finistère)

Le hêtre (*Fagus sylvatica*) couvre 80 % de la surface de cette forêt ; c'est la principale essence avec le chêne pédonculé (*Quercus pedonculata*, 15 %). Les résineux ne sont présents que ponctuellement. Les sols bruns mésotrophes et acides dominent sur les plateaux alors que les fonds de 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 de faibles variations 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 de 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).

III.1.2.3. Localisation nocturne des bécasses et lieux d'études pour la répartition spatiale

Pour répondre aux deux questions suivantes : Quels milieux sont utilisés par la Bécasse et à quelles fins ? nous avons bénéficié de la collaboration de GOSSMANN qui commençait son travail sur la mise au point d'une méthode de capture nocturne des Bécasses. Les résultats de cette collaboration sont exposés en **Annexe 1**.

Les oiseaux sont repérés sur les milieux ouverts à l'aide d'un phare automobile portatif alimenté par une batterie 12 volts (GOSSMANN et al.,

1986). Les observations portent sur au moins deux hivernages afin de retenir les sites régulièrement utilisé par la Bécasse sur deux années.

Connaissant les sites utilisés ou non par la Bécasse, il devenait possible de comparer les peuplements lombriciens dans chaque milieu.

La répartition spatiale nocturne des bécasses a été étudiée sur trois sites de l'Ouest de la France, région française reconnue comme étant la plus attractive en hivernage (HEMERY et al., 1978 ; FADAT, 1979). Les sites sont centrés sur trois massifs forestiers et comportent une zone périphérique de prairies et de cultures.

A. Le site de Fréau (déjà décrit) **(III.1.2.2.)**

B. Le site de Pleumeur-Bodou (Côtes du Nord)

La végétation est très diversifiée. Les taillis à saule (*Salix sp.*) et bouleau (*Betulosa verrucosa*, 49 %), les landes jeunes (19 %), la fûtaie résineuse (13 %), la lande (9,5 %), et les friches (9 %) se partagent l'espace du bois de Pleumeur-Bodou. L'ensemble du massif peut être considéré comme un système de zones humides diversifiées aux sols limoneux acides (ARNAUD, 1983).

Les exploitations périphériques sont de deux types : exploitations de polyculture-élevage et exploitations exclusivement céréalières.

C. La forêt de Grimbosq (Calvados)

Les caractéristiques de la végétation forestière peuvent être résumées ainsi (PROVOST et LECOINTE, 1979) :

- une chênaie sessiliflore (*Quercus sessiflora*) et acidophile implantée sur des sols bruns lessivés acides à mull-moder, couvre l'ensemble du plateau,
- une chênaie pédonculée (*Q. pedunculata*) et neutrophile implantée sur des sols bruns avec des matériaux d'altération plus épais et plus limoneux, s'est installée dans les vallées,
- une aulnaie (*Alnus glutinosa*) très hygrophile, au bord des ruisseaux, implantée sur des sols bruns alluviaux, s'est développée dans les fonds de vallée.

Cette forêt est située à la limite de deux régions agricoles : le pays d'Auge, zone herbagère traditionnelle d'élevage, et la plaine de Caen où les exploitations sont aujourd'hui surtout à dominante céréalière.

III.2. METHODES

III.2.1. Technique d'étude du régime alimentaire (GRANVAL, 1984)

III.2.1.1. Examen macroscopique

Après dissection, le contenu stomacal est vidé dans une boite de Pétri. Les gastrolithes de taille supérieure à 1 mm sont comptés. Il est procédé ensuite à l'identification des proies.

III.2.1.2. Examen microscopique

a) Comptage des soies de lombriciens

Les soies, résistant à la digestion, sont identifiables .

Le paragraphe qui va suivre est inspiré de l'ouvrage "Lombriciens de France. Ecologie et systématique" (BOUCHE, 1972).

Des éléments protéiques et chitineux constituent les soies. Leur forme est sigmoïde, le nodule central est le point d'ancrage des muscles rétracteurs et varie peu suivant les espèces d'où une utilisation difficile en systématique.

La taille des soies n'est pas proportionnelle à la taille du corps. Elle peut même varier en sens inverse. Ex. : petites soies chez les formes géantes de *Scherotheca*, grandes soies chez *Allolobophora putricola* de petite taille.

Cependant sur un même individu, on distingue généralement deux types de soies :

- les soies normales ayant un rôle d'accrochage au substrat,
- les soies génitales plus grandes et plus fines, moins résistantes, elles permettent l'accrochage sur le partenaire au cours de l'accouplement.

Les crochets se rencontrent chez quelques espèces de Lumbricidae. Ils constituent une variante de soies normales "fortes".

Pour isoler les soies du magma du contenu intestinal, nous avons adapté la méthode proposée par BOUCHE et al. (1984) au cas particulier de la Bécasse. Après avoir retiré les proies de taille importante (> 1 mm) de la boite de Pétri,

le reste du contenu est placé dans une fiole de 50 ml. Des aliquotes de 5 ml sont prélevées pendant l'agitation de la fiole. Le comptage se fait sur une grille quadrillée à l'aide de la loupe binoculaire. Lorsque les deux comptages sont cohérents entre eux (différence observée inférieure à 10 soies), on arrête l'opération.

b) Signification du dénombrement des soies

A partir du nombre de soies, il devient possible d'estimer le nombre de segments. On a, chez les Lumbricoïda (seule sous-classe représentée), huit soies par segment. En raison de pertes-renouvellements (une sorte de perte avec restauration), le nombre naturel N de soies est inférieur de 7,7 % au nombre théorique calculé (= 8 soies par segment). Soit M le nombre de segments, ce nombre M s'obtient de la façon suivante :

$$\frac{N.1077}{1000 \times 8} = N.0,135 = M$$

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. BOUCHE et GARDNER (1984) donnent 130 segments/individu et 4,42 mg par segment. Ces valeurs ont été obtenues à Cîteaux sur trois ans, pour l'ensemble des post-embryons (adultes, subadultes, juvéniles). L'erreur est de l'ordre de 30 %. En l'absence de connaissances suffisantes sur les choix alimentaires de la Bécasse, la biomasse pphc (pphc = poids tube digestif plein, humide, calculé) est estimé par :

$$\frac{N \times 575 \times 1077}{130 \times 8 \times 1000} \text{ soit 0,6 mg par soie observée}$$

Le nombre d'individus est de :

$$\frac{N \times 1077}{1000 \times 8 \times 130} \text{ soit un individu pour 966 soies}$$

III.2.2. Expression des données

D'après CAMPREDON et al. (1982), l'étude du régime alimentaire ne doit pas se limiter à l'examen des aliments ingérés, mais les travaux doivent porter sur :

- la typologie des remises de la Bécasse,
- une étude de la biomasse de ces remises dans la zone exploitée par l'oiseau,
- une étude sur l'ingestion des aliments (BOUCHE, comm. pers.),
- les comportements alimentaires les plus utilisés en fonction de l'heure (jour, nuit) et des conditions physiques du milieu.

3 types de méthodes pour l'étude du régime alimentaire sont envisageables : l'observation directe, l'analyse des contenus stomacaux et des fèces. La difficulté d'observation de la Bécasse, son long bec et sa nourriture d'origine endogée rendent inapplicable la méthode d'observation directe des aliments ingérés. Les fèces ou miroirs chez la Bécasse, ne comportent que des restes très digérés et difficilement identifiables. De plus, il est impossible d'établir un lien entre la Bécasse (sexe, âge, ...) et les fèces. Pour ces raisons, nous ne l'avons pas utilisé. Les contenus stomacaux constituent le matériel le plus facilement disponible. Le principal avantage de ce matériel réside dans le lien entre la nature du contenu et l'identité de l'oiseau. Les aliments peu digérés sont facilement identifiables par un examen macroscopique. Les lombriciens sont des proies labiles par excellence seules les soies résistent à la digestion. Elles sont seulement visibles à la loupe binoculaire.

Nous avons choisi de présenter les résultats sous la forme habituelle (Foc, Fr) mais également de développer l'aspect quantitatif de l'énergie ingérée pour chaque type d'aliments. Le second objectif a été de recenser les différents biais relatifs à ce type d'étude. Il a été quantifié les approximations successives permettant de proposer des facteurs correctifs. Cela engendre une nouvelle présentation des résultats.

1. Fréquence d'occurrence

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

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

où Xi 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.

2. La fréquence relative (HENRY, 1983)

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

$$Fri = \frac{Pi}{Np}$$

Divers indices destinés à apprécier l'importance qualitative et quantitative des différentes proies ont été calculés ; une approche globale est également effectuée grâce à l'analyse factorielle des correspondances (AFC).

3. L'indice d'alimentation

Dans le but d'évaluer l'importance de l'alimentation diurne de la Bécasse, l'indice d'alimentation a été utilisé et il se calcule comme suit :

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

En raison de l'absence de prélèvements de contenus stomacaux nocturnes, l'indice n'a été calculé que sur des prélèvements diurnes.

4. Coefficient de variation

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

Fig III.4 TEMPS DE DIGESTION GASTRIQUE CHEZ LA MOUETTE RIEUSE (CUENDET, 1979)

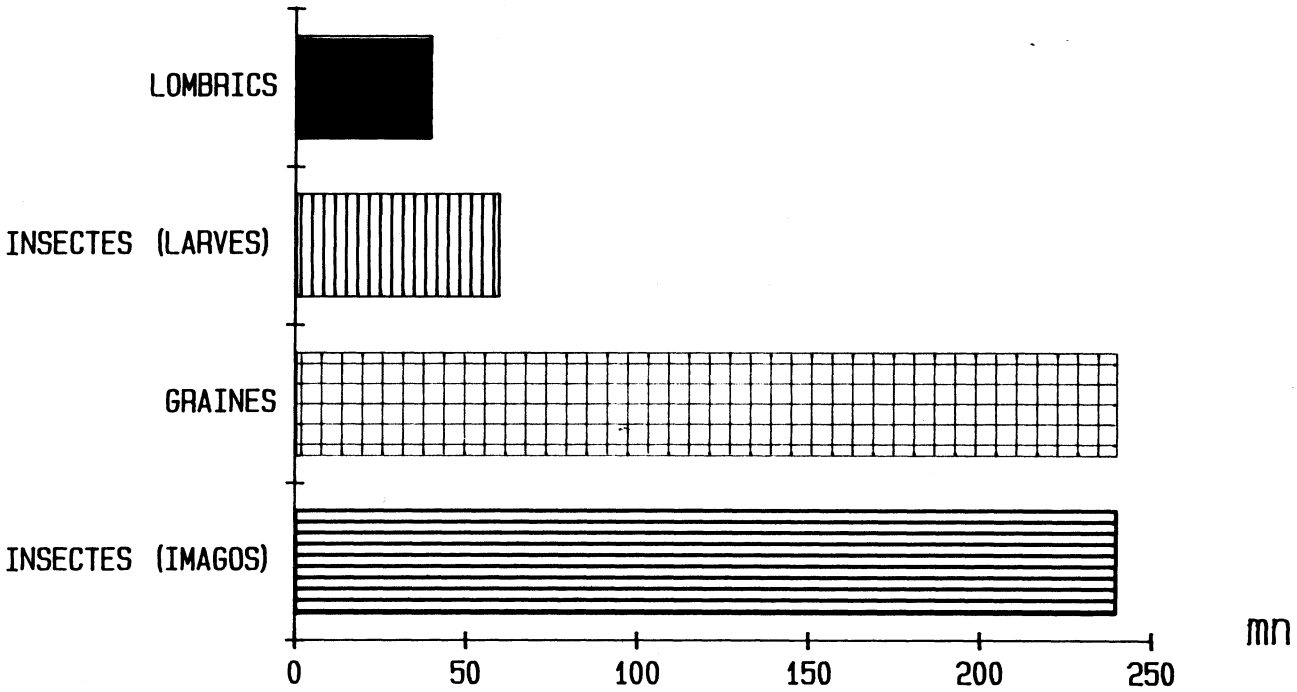
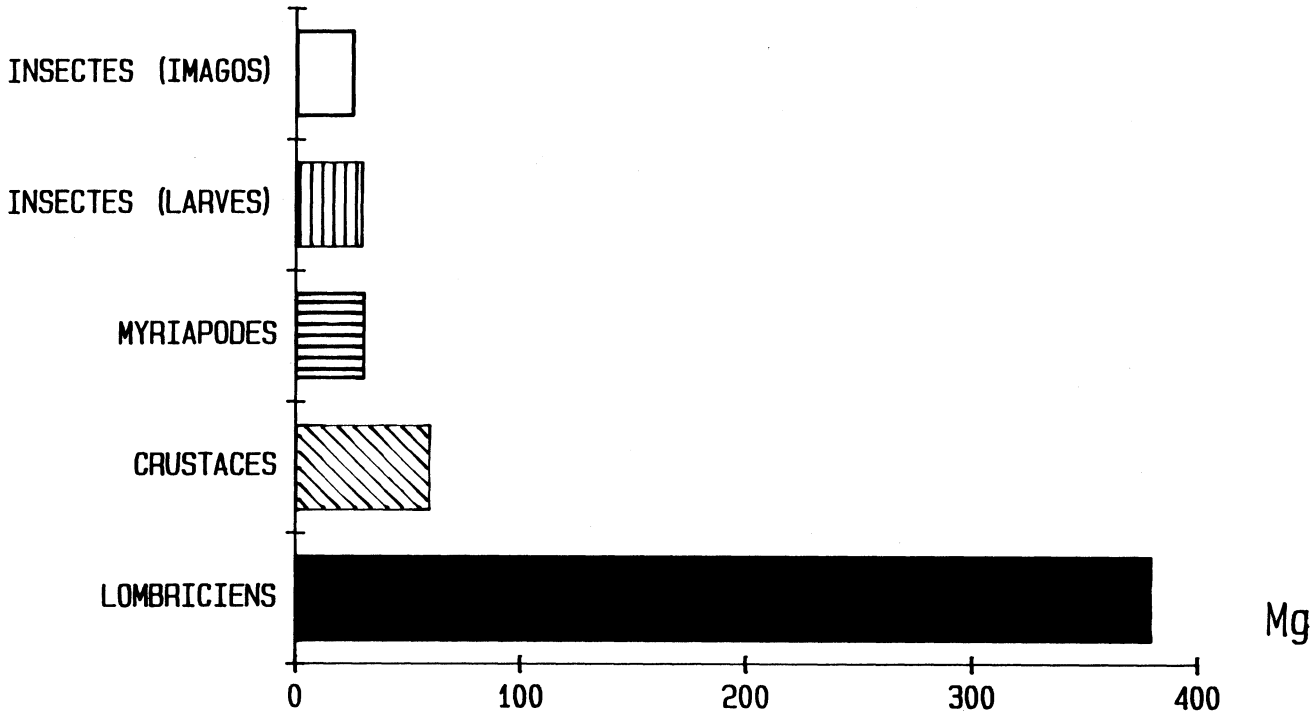


Fig III.1 POIDS MOYEN INDIVIDUEL DES PRINCIPALES PROIES INGEREES PAR LA BECASSE



Le coefficient de variation a été utilisé afin d'obtenir des indications sur la répartition, la disponibilité des proies et la stratégie de recherche de l'oiseau.

5. Appréciation énergétique du régime alimentaire

Les modes d'expression 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.

III.2.2.1. Limites des fréquences d'occurrence et relatives

L'analyse des contenus stomacaux comporte plusieurs biais. Ainsi, deux types de biais peuvent être distingués : les biais pondéraux et les biais digestifs.

a) Biais pondéraux

D'importantes différences de poids entre les proies ingérées ont pu être constatées chez la Bécasse (**fig. III.1.**). CUENDET (1979), JUILLARD (1984), GRANVAL (1987) et LIBOIS et al. (1987) montrent l'image biaisée du régime alimentaire donnée par la fréquence relative (**fig. III.2., III.3.**).

b) Biais digestifs

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 moeurs 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. Les proies à tégument mou sont sous-évaluées. Les contenus stomacaux provenant d'oiseaux de Fréau ont été mis immédiatement dans du formol à 4 % compte-tenu de la digestion rapide chez les oiseaux et de l'existence d'une digestion post-mortem. Rares sont les auteurs qui, comme VERNON (1970) pour le Goéland cendré, FUCHS (1975) pour les Bécasseaux variables, minute et cocorli, CUENDET (1979) pour la mouette rieuse, HIRONS (1982a) pour la Bécasse eurasiatique, ont eu recours à la conservation au formol à 4 % et au prélèvement du contenu stomacal aussitôt après la mort de l'oiseau (**fig. III.5., III.6.**).

En troisième lieu, les éléments labiles disparaissent plus rapidement que les téguments durs des proies ; ces derniers peuvent persister plus longuement

Fig.III.2 COMPARAISON ENTRE LA FREQUENCE RELATIVE ET LA BIOMASSE INGEREE CHEZ LA CHOUETTE CHEVECHE (JUILLARD, 1984)

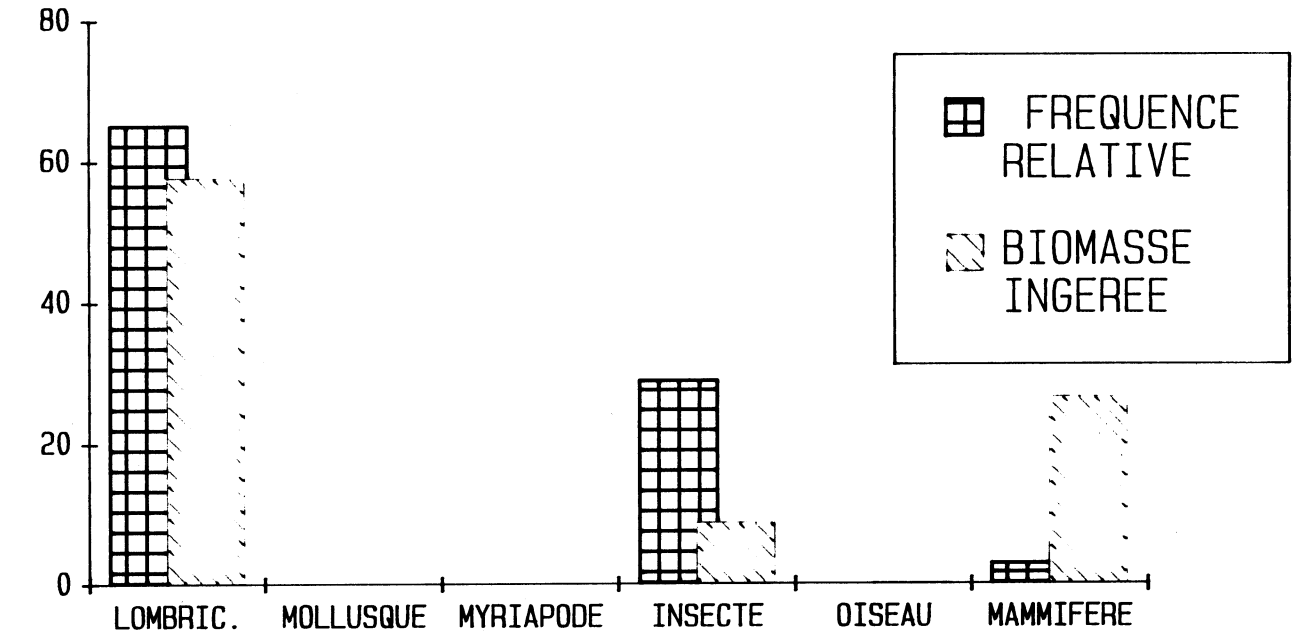


Fig.III.3 COMPARAISON ENTRE LA FREQUENCE RELATIVE ET LA BIOMASSE INGEREE, CHEZ LA LOUTRE (LIBOIS ET Al., 1987)

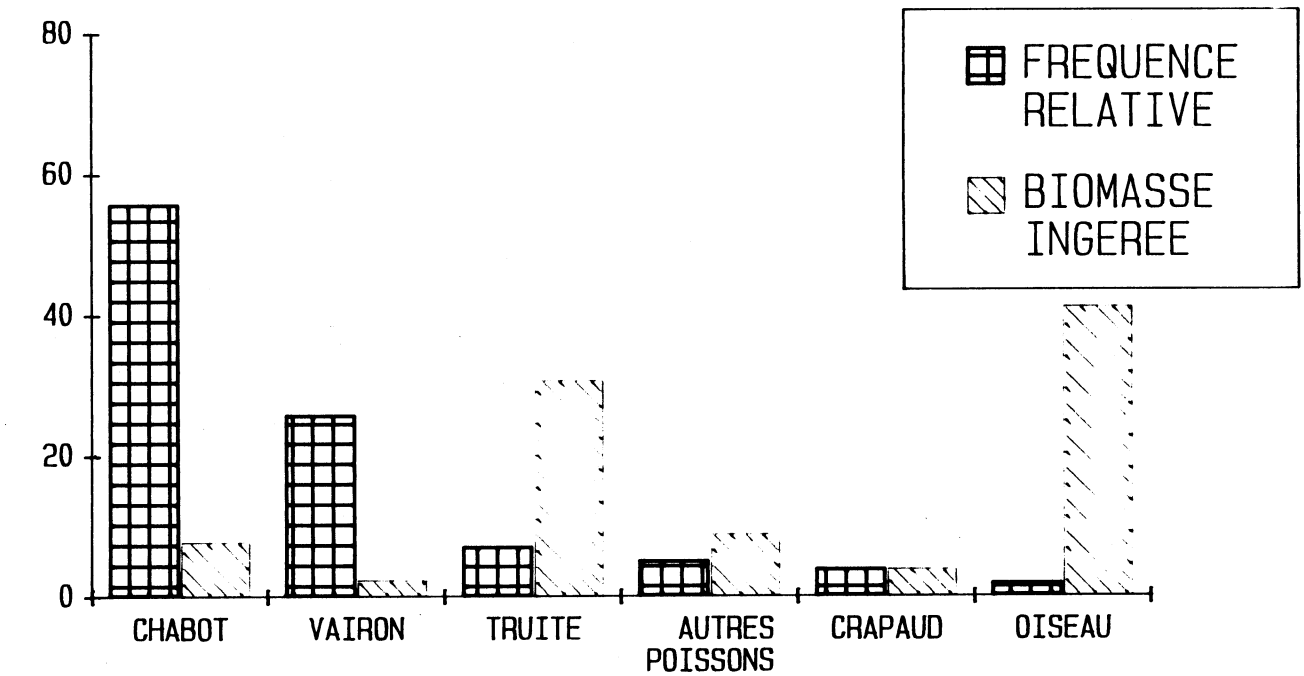


Fig.III.5 DETERMINATION DES LIEUX DE NOURRITURE EN FORET DE FREAU

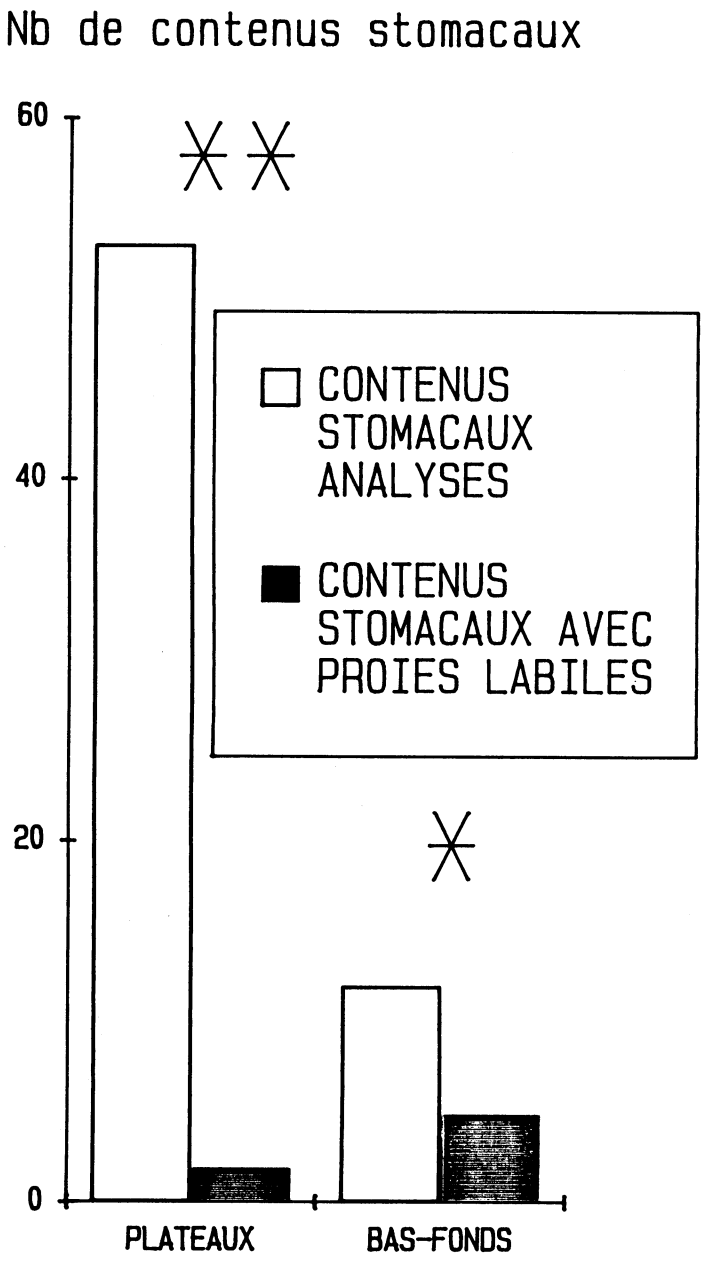
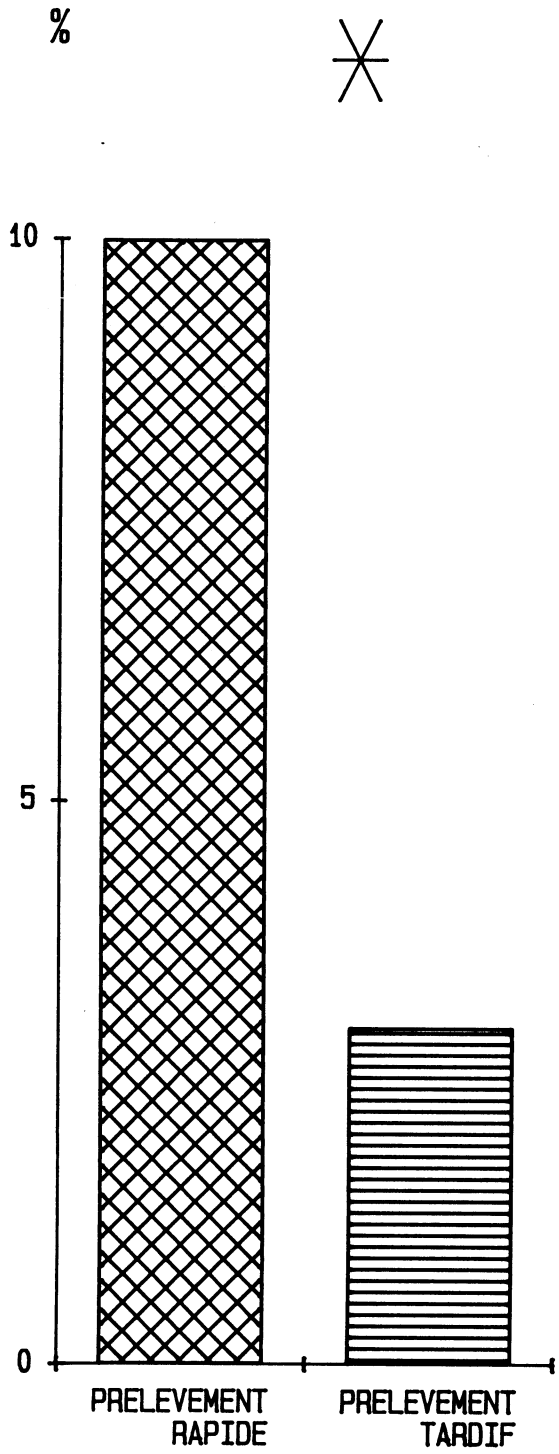


Fig.III.6 INFLUENCE DE LA DIGESTION POST-MORTEM SUR LA FREQUENCE D'OCCURRENCE DES FRAGMENTS DE LOMBRICIENS



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. Depuis de nombreux auteurs (HARTLEY, 1948 ; KOERSVELD, 1950 ; TURCEK, 1956 ; VINOKUROV, 1960 ; DILLERY, 1965 ; MOOK et MARSHALL, 1965 ; 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'identificabilité des proies consommées. Le **tableau III.3., annexe 2 page 1,** et la **figure III.4.** donnent les temps de "disparition" de quelques proies observées chez différentes espèces d'oiseaux. En conséquence, 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*) et la Mouette rieuse (*Larus ridibundus* L.). Il est dommage que ces auteurs n'aient pas indiqué les espèces de lombriciens consommées et le poids moyen des proies ingérées.

Par ailleurs, le temps de disparition des aliments est fonction de la température (chez les oiseaux vivants = 40° C constant) et de la quantité de nourriture ingérée (KENDEIGH et WEST, 1965). CUENDET (1979) constate la disparition complète des lombriciens en 45 mn pour 15 à 20 grammes et un temps de 77 mn pour 30 grammes ingérés.

Pour la Bécassine des marais, SENNER et MICKELSON (1979) et TUCK (1972) préfèrent considérer les fréquences d'occurrence des différentes proies plutôt que la fréquence pondérale (Fp = Fhi.Mfi.Msi/Som (Fri.Mfi.MSi)) car elle surestime les proies lourdes et/ou les proies à digestion lente. Cette remarque ne se justifie que pour une approche qualitative. PIROT et al. (1984) réduisent le biais de la digestion différentielle en utilisant uniquement les résultats issus des contenus de jabot chez les anatidés.

Les résultats ont été présentés sous la forme habituelle (fréquence d'occurrence, fréquence relative) mais également sous la forme de fréquences pondérées par les facteurs correctifs du **tableau III.4, annexe 2 page 1,** dans le but de corriger le biais dû à la digestion différentielle. Cette pondération reste relativement approximative puisque nous appliquons les résultats obtenus sur d'autres espèces à la Bécasse. Par ailleurs, le temps de séjour des restes

chitineux et des soies dans le contenu stomacal est inconnu. Il a été cependant admis qu'ils étaient plus résistants que les larves mais moins que les insectes. En outre, on a constaté la présence de soies au niveau des intestins et des fèces, il y a donc transit de ces éléments résistants à la digestion. On a alors considéré qu'elles avaient un temps de séjour équivalent à celui des insectes. Malgré ces défauts, cette approximation est toutefois moins imprécise qu'une présentation brute des résultats où l'erreur peut aller jusqu'à 500 %.

III.2.2.2. Expression énergétique du bol alimentaire

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

Soit la part énergétique de la proie i = PE(i)

$$PE(i) = \frac{Fri.Mfi.MSi.KJi}{Som\ (FRi.Mfi.MSi.KJi)}$$

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)

On constate très peu de différences sur nos données entre les deux modes d'expression des résultats.

III.3. ETUDE DE LA FAUNE LOMBRICIENNE

La méthode générale suivie est celle de l'observation du prédateur (comportement dans l'espace, type d'ingestats). Il en résulte que secondairement ce travail nous oriente sur la proie principale (les lombriciens) dont l'étude est donc ultérieure. Nous présenterons les techniques spécifiques liées à cette étude avec le paragraphe y afférant (IV.5.).

IV. RESULTATS

TABLEAU IV.1.
Liste des espèces de vers de terre identifiées dans les contenus stomacaux de la Bécasse (prélèvement instantané)
Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre d'individus identifiés pour l'espèce considérée

	FINISTERE Forêt de Fréau	CALVADOS	HERAULT
EPIGES	Dendrobaena attemsi (7) Dendrobaena octaedra (2) Dendrobaena sp. (1) Lumbricus rubellus (1) Lumbricus sp. (1)	Dendrobaena octaedra (5)	
EPI-ANECIQUES		Lumbricus festivus (2) Lumbricus soit (1) festivus terrestris centralis Lumbricus sp. (2)	
ANECIQUES	Nicodrilus soit (1) giardi nocturnus longus		Nicodrilus nocturnus var. cistercianus (1)
ENDOGES		Allolobophora icterica(1) endogé (1)	
Pas de catégorie écologique déterminée		Allolobophora chlorotica chlorotica (1) + (3)	

IV.1. INTRODUCTION

Avant toute étude numérique de l'échantillon (384 contenus stomacaux collectés en France), nous allons discuter de la validité relative de la méthode développée au paragraphe **III.2.** : c'est-à-dire de la signification intrinsèque de chaque donnée (**IV.2.**). Puis la signification de chaque donnée étant présente à l'esprit, c'est sa signification extrinsèque, biologique et écologique qui sera présentée, c'est-à-dire ce qu'elle explique vis-à-vis de l'ensemble des variables étudiées (éléments du contenu, caractéristiques de la Bécasse, localisation, typologie, chronologie, ...). Pour ce faire nous avons, d'une façon générale, procédé du général au particulier, c'est-à-dire sélectionné les études spécifiques non pas à partir d'a priori mais à partir de la connaissance que nous avons dégagée de l'observation générale : autant que possible, c'est le mode déductif à partir des faits effectivement enregistrés qui a été ainsi privilégié dans cette phase d'interprétation. Le traitement global des résultats sera donc d'abord présenté en développant son rôle dans la ré-orientation de l'échantillonnage qu'il a permis (**IV.3.**) puis l'information directement apportée par les contenus stomacaux sera interprétée dans l'espace et le temps du global au particulier (**IV.4.**). Cette information sera alors confrontée à l'étude des variables du milieu perçues d'abord à partir de la première proie (les lombriciens) et de l'influence de ces variables sur la disponibilité de la dite proie (**IV.5.**).

IV.2. SIGNIFICATION INTRINSEQUE DU CONTENU STOMACAL

IV.2.1. 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 (Khi carré = 8,82, ddl = 1, hautement significatif) (**tab. III.3., annexe 2 page 1, fig. III.6.**). Cependant, La présence de proies labiles n'est pas plus élevée dans ce type de contenu stomacal que dans les prélèvements tardifs (3 heures après la mort de l'oiseau) (Khi carré = 0,88, ddl = 1, non significatif). Ce type de prélèvement a permis également la détermination des sites de nourriture. L'identification des espèces lombriciennes n'est possible que dans ces conditions. C'est à notre connaissance la première fois que l'on identifie les espèces de vers de terre consommées par la Bécasse (**tab. IV.1.**). L'intérêt de cette détermination est de connaître la part accessible à la bécasse de la biomasse disponible des vers de terre au niveau des sols.

IV.2.2. Indice d'alimentation

Le pourcentage moyen de contenus stomacaux ayant des proies labiles est de 24,2 %. Cela signifie à l'évidence que la Bécasse a une faible activité alimentaire diurne.

Le dérangement humain (chasse) semble influencer le comportement des Bécasses. Cette hypothèse a pu être testée dans une ancienne réserve du Finistère (Forêt domaniale de Fréau), lors de sa réouverture à la chasse, qui a eu lieu le 11 décembre 1976, soit deux mois après l'arrivée des premières bécasses en Bretagne, donc en plein hivernage.

L'étude de l'adiposité a montré :

- que l'adiposité moyenne des bécasses prélevées à Fréau était nettement supérieure à celle des bécasses prélevées pendant la même période dans le reste de la région (X^2 = 21,7, ddl = 3),
- que les premières bécasses prélevées, à partir du 11 décembre, avaient presque toutes une adiposité maximale de 4, tandis qu'en février, l'adiposité était sensiblement la même que dans le reste de la région. L'adiposité plus forte enregistrée à Fréau provenait donc des oiseaux prélevés dès les premières chasses, qui étaient vraisemblablement présents les jours précédant la réouverture.

Ceci permet de penser que le dérangement est bien le facteur limitant principal de l'adiposité dans l'Ouest et non pas une quantité limitée de nourriture disponible ou face aux besoins de la Bécasse. Suivant les contraintes extérieures, la Bécasse se nourrit plus ou moins le jour (HIRONS, 1982a). Plus l'oiseau est dérangé, moins le temps d'alimentation diurne est important et par conséquent, il va se nourrir davantage la nuit.

IV.2.3. Importance du nycthémère et du lieu d'étude sur l'échantillon

Différents auteurs (**tab. II.2.**) 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 ait une faible activité alimentaire diurne en hivernage dans l'ouest de la France lorsque les conditions météorologiques sont normales, les disponibilités alimentaires sont faibles et que le dérangement humain s'exerce. De plus, il semble que le rythme d'activité alimentaire de la Bécasse (**IV.2.2.**) coïncide avec l'activité de

ses principales proies. En effet, les anéciques remontent au crépuscule en surface pour se nourrir, ils deviennent ainsi plus accessibles pour leurs prédateurs.

On constate des variations du régime alimentaire suivant les lieux d'études (test khi carré sur fréquence d'occurrence, ddl = 1, différences hautement significatives, **tab. IV.2., annexe 2 page 3**). Contrairement à l'affirmation de MALHIE (1978), l'alimentation de l'oiseau dépend du milieu fréquenté. Ainsi, la composition du régime alimentaire est très dépendante de l'endroit où l'oiseau a été tué.

IV.2.4. Fréquence d'occurrence

Les vers de terre apparaissent comme les proies les plus présentes sous la forme de soies (98,6 %) ; ils sont par contre rarement reconnaissables sous forme de fragments (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'Elatéridés (12,5 %) et de Diptères (9,38 %) constituent le reste du régime alimentaire. On remarquera la présence régulière de végétaux (54,8 %) et de gastrolithes (80,5 %). Les éléments végétaux sont composés surtout de fragments de plantes (feuilles, tiges) et de petites graines (**tab. III.5.** et **IV.2., annexe 2, page 3**).

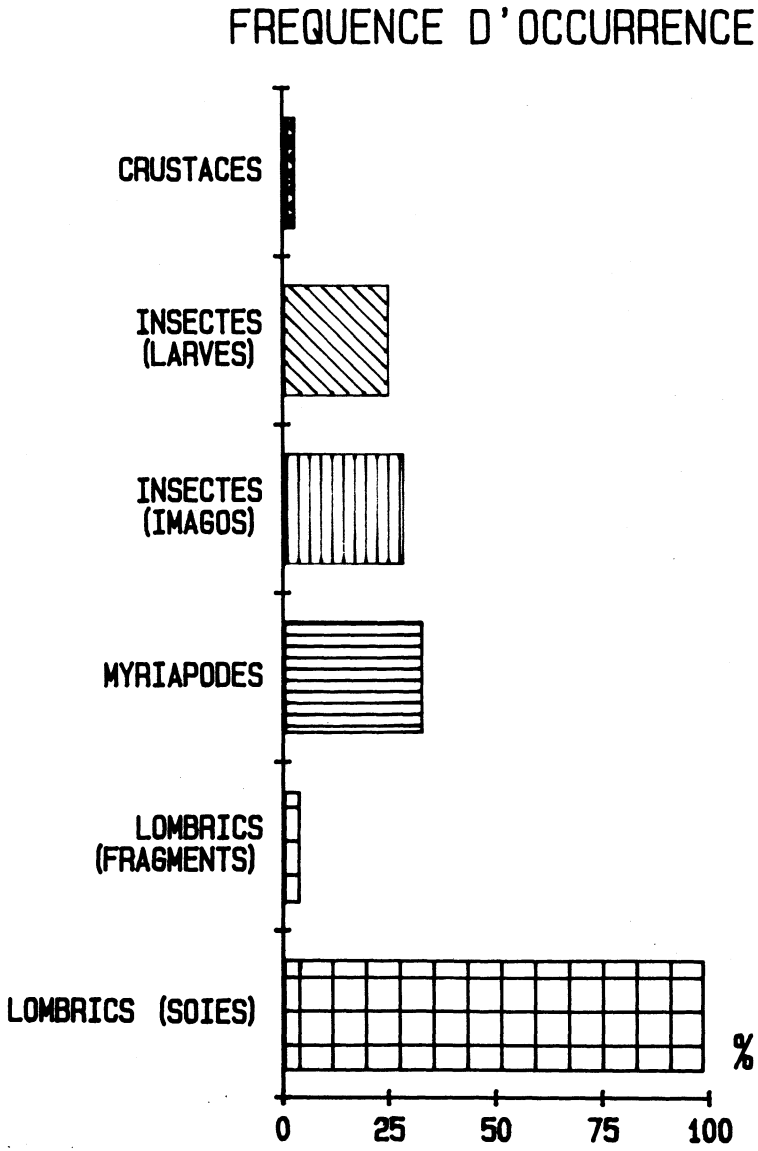
IV.2.5. Fréquence relative

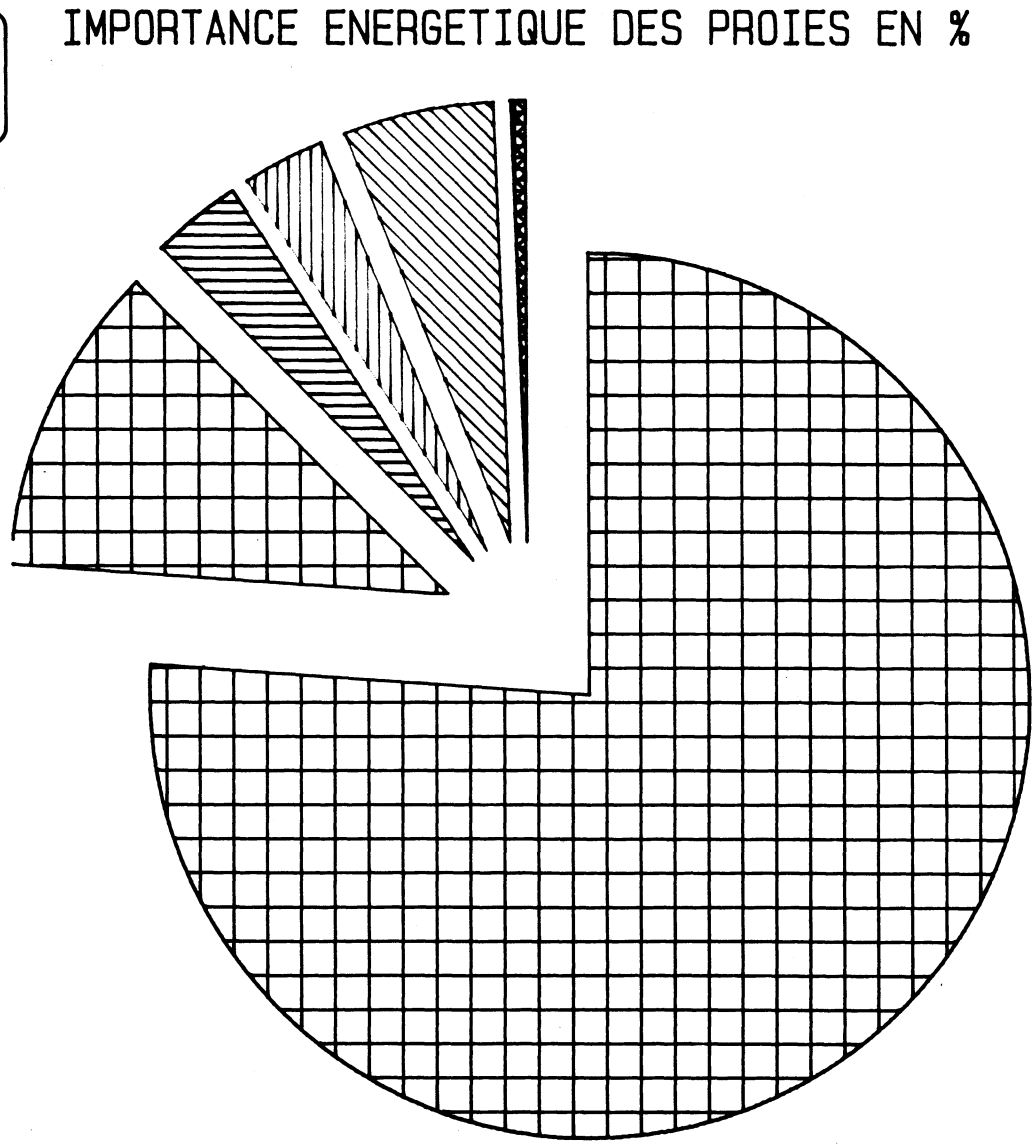
La technique de comptage des soies développée au chapitre II nous permet de quantifier, par contenu stomacal, le nombre de vers de terre consommés. Il s'agit de données statiques et non dynamiques puisque nous n'avons aucune indication sur le transit intestinal (**tab. IV.3, annexe 2, page 4**). Là encore 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.

IV.2.6. Importance pondérale des différentes proies

Le **tableau IV.4. (annexe 2, page 5)** 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 il a été 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 un peu plus faible que la limite inférieure de l'intervalle de l'estimation proposée par BOUCHE et al. (1984). Le **tableau IV.4.**

Fig.IV.1 NUTRITION DE LA BECASSE (GRANVAL, 1987)





(**annexe 2, page 5**) et la **figure IV.1.** soulignent le rôle prépondérant du ver de terre dans l'alimentation de la Bécasse (87,7 % de l'énergie apportée).

IV.2.7. Identification spécifique des lombriciens à partir des soies

Pour l'identification spécifique, des différences significatives au seuil de 1 pour mille ont été obtenues entre trois espèces de lombriciens appartenant à chacune des trois catégories écologiques au niveau des diamètres et des longueurs des soies.

TABLEAU IV.5 : MESURE DES LONGUEURS ET DIAMETRES DE SOIES DE VERS DE TERRE

	Lumbricus terrestris			Lumbricus castaneus			Nicodrilus nocturnus		
	n	X	S	n	X	S	n	X	S
Longueur	32	83	1,36	14	34	0,2	9	41	0,42
Diamètre	32	7	8,95	14	1,6	3,2	9	3,5	3,2

Unité : $x.10^{-2}$ cm
n : nombre de mesures
X : moyenne
S : Ecart-type

Ces différentes mesures ont été comparées à l'aide du test (t) comparaison de moyenne, l'égalité des variances ayant été constatée.

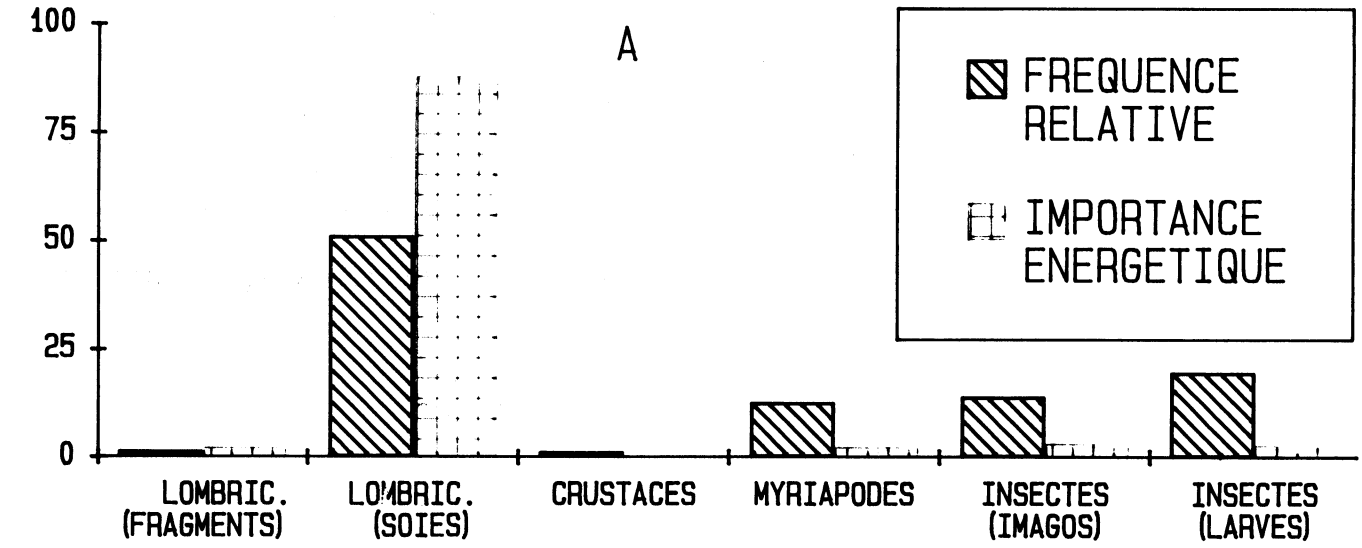
TABLEAU IV.6. : RESULTATS DU TEST DE COMPARAISON DE MOYENNE

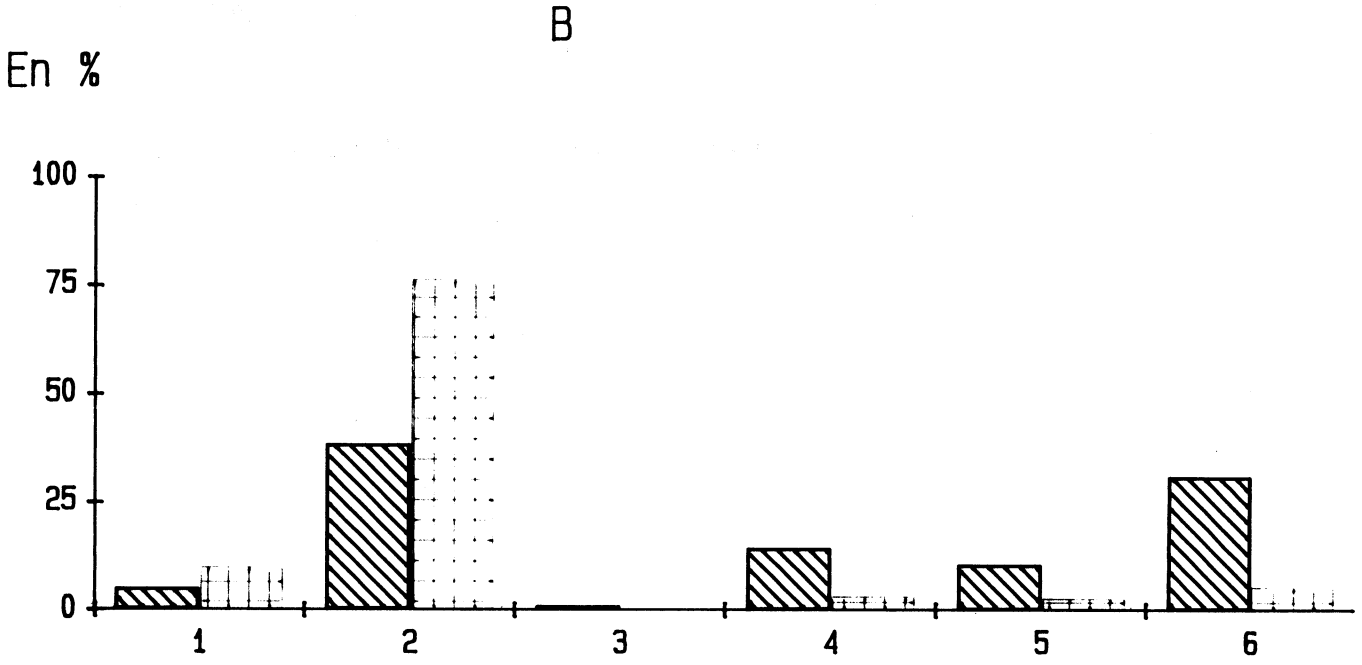
		Lumbricus castaneus	Lumbricus terrestris	Nicodrilus nocturnus
Lumbricus castaneus				
Lumbricus terrestris	L	+++		
	0	+++		
Nicodrilus nocturnus	L	+++	+++	
	0	+++	+++	

L = longueur
0 = diamètre
+ + + = HS

Ces résultats confirment la consommation nocturne probable de l'épianécique *Lumbricus terrestris* dont les grandes soies ont été retrouvées dans les contenus stomacaux.

Fig.IV.2 Fréquence relative et importance énergétique des différentes proies. Résultats sans pondération (A) et avec pondération (B) par les facteurs correctifs (GRANVAL)





Pour savoir jusqu'à quel niveau d'identification taxonomique on peut remonter à partir des soies, il est nécessaire de poursuivre les mesures sur l'ensemble des espèces lombriciennes inventoriées en un lieu donné et d'étudier les variations de ces mensurations suivant l'âge, la maturité sexuelle et le poids des individus (GRANVAL, 1984).

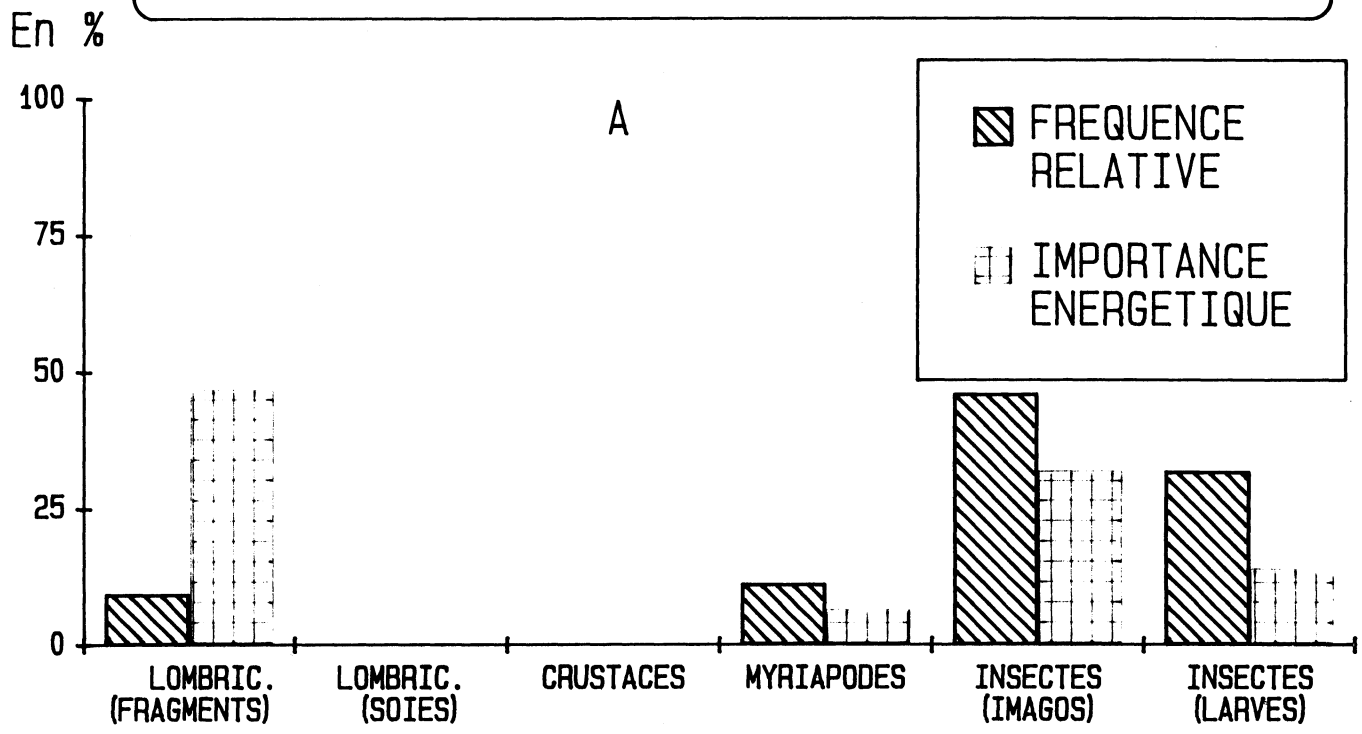
IV.2.8. Comparaison avec les résultats des autres auteurs

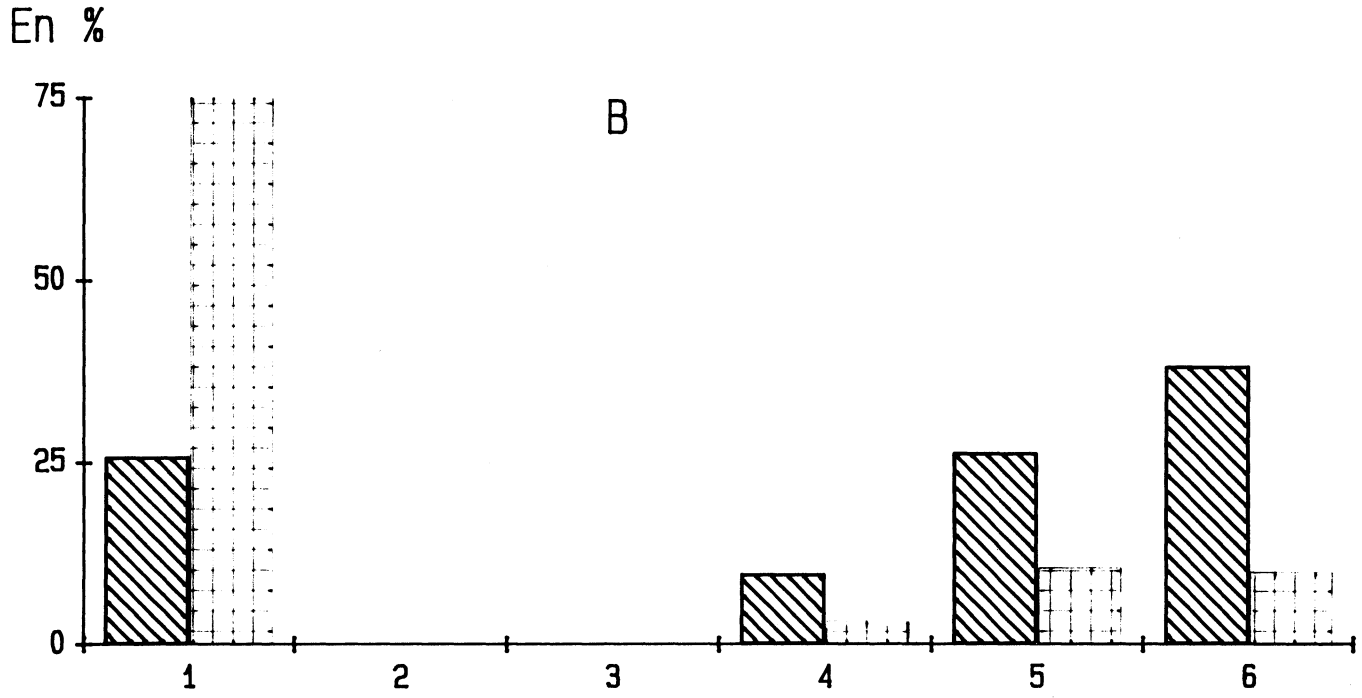
Au niveau de la fréquence relative des proies (**tab. IV.3., IV.7., annexe 2, pages 4 et 6**) notre étude diffère des autres par la prédominance des lombriciens (soies) et la relative absence des imagos de Coléoptères. L'ensemble des travaux s'accorde sur le rôle non négligeable joué par les larves d'insectes. Ces dernières ainsi que les Forficules et les Coléoptères (imagos) présentent les plus forts coefficients de variation, qui semblent indiquer que ces proies ont une distribution spatiale agrégative ou sont spécialement recherchées par les Bécasses (cas des larves de Diptères). Le coefficient de variation assez élevé des vers de terre (**tab. IV.3., annexe 2, page 4**) 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 Dermaptères 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 % (**fig. IV.2.**). Le rôle prépondérant des lombriciens supposé par certains auteurs peut très bien se démontrer en exprimant leurs résultats en terme d'importance pondérale et en appliquant les facteurs correctifs pour corriger le biais dû à la digestion différentielle (lombriciens : fréquence relative 9,4 % ; fréquence relative pondérée 47 % ; énergie apportée 75 %, **fig. IV.3., tab. IV.4., annexe 2, page 5**). 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 pondérés par les facteurs correctifs de la digestion différentielle et le poids de chaque type de proies. Ce type de pondération se justifie encore plus lorsque les soies lombriciennes ne sont pas comptées (**fig. IV.3.**).

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

Fig.IV.3 Fréquence relative et importance énergétique des différentes proies. Résultats sans pondération (A) et avec pondération (b) par les facteurs correctifs.(Autres auteurs)





très élevées et sont donc beaucoup moins digestibles. 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).

IV.2.9. Rôle des végétaux

Il a été montré (FADAT et al., 1979 ; GRANVAL, 1983) que les végétaux apparaissaient comme des éléments constants du régime alimentaire et non comme des aliments d'urgence (BETTMANN, 1961 ; DEMOLE, 1964), toutefois leur présence est certainement surestimée car leur temps de séjour dans le contenu stomacal est très long. 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, 1979a et b) 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 pelotes 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 connaissances plus approfondies de la physiologie de la Bécasse. 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 (BOUCHE, comm. pers.).

IV.2.10. 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 fréquences d'occurrence et relative donne, selon nous, 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 des restes des prises de nourriture.

La digestion post-mortem diminue par trois le taux de présence des vers de terre et rend impossible leur identification spécifique. 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 lombriciennes 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 l'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.

IV.3. TRAITEMENTS GLOBAUX DES RESULTATS

IV.3.1. Présentation de la problématique

IV.3.1.1. Objectifs biologiques

L'analyse factorielle des correspondances (A.F.C., BENZECRI (1980)) a été utilisée dans le but d'expliquer et de préciser les liaisons entre les différents descripteurs influençant le régime alimentaire.

Les études antérieures de régime alimentaire n'avaient pas classé les descripteurs. Cette hiérarchisation des descripteurs par l'AFC est importante car elle aide à dégager les priorités dans la suite des travaux à conduire :

1. Vis-à-vis des milieux : le milieu est-il un facteur déterminant du régime alimentaire ? Les Bécasses choisissent-elles des zones riches en nourriture ?

2. Vis-à-vis des sexes : le sexe a-t-il une influence sur le choix de la remise et quelles en sont les conséquences pour le régime alimentaire ?

3. Vis-à-vis de l'échantillon : a-t-on étudié un nombre suffisant de contenus stomacaux pour que le classement des descripteurs ne soit pas modifié lorsque l'on change le nombre de contenus stomacaux étudiés ?

4. Vis-à-vis de la stratégie de recherche : associer en "temps réel" les acquisitions de données et leur interprétation, par rétroaction, modifier les modalités d'acquisition à partir des interprétations par AFC.

IV.3.1.2. Méthodes utilisées

IV.3.1.2.1. Objectifs de l'AFC

L'objectif général en matière d'analyse des données a été de bien apprendre le fonctionnement de l'outil, comprendre les concepts fondamentaux et finalement, en bon artisan, de s'approprier l'outil.

"Si les outils d'observation liés à l'utilisation de l'ordinateur sont disponibles, ils ne sont pas forcément bien utilisés : pour qu'ils le soient correctement, il importe de bien connaître l'instrument, de l'avoir en quelques sorte "étalonné" sur des données connues pour voir comment il traduit la réalité en langage factoriel. Ayant acquis expérience et confiance dans l'instrument, l'observateur acceptera ensuite de se faire remettre en cause par l'observation qu'il ne se sentira plus le droit de nier" (CIBOIS, 1986).

Pour BENZECRI et al. (1973) *"la comparaison systématique des variables deux à deux, faite ordinairement sur de petits tableaux obtenus par tris croisés (...) nous paraît devoir être abandonnée. Car d'une part, ces comparaisons binaires sont fastidieuses et bien moins suggestives que l'analyse factorielle de grand tableau de correspondance obtenu en juxtaposant tous les petits tableaux binaires (...). Tout au plus recourra-t-on à la comparaison binaire pour confirmer un rapprochement apparu sur un axe de rang élevé (donc moins sûr que les premiers) issu de l'analyse factorielle"*.

Dépouiller les résultats de l'étude du régime alimentaire, c'est sortir de l'analyse traditionnelle qui consiste à croiser le sexe de l'oiseau avec les différents taxons des proies ingérées, par exemple. Pour arriver à cette vision globale, il faut pouvoir étudier l'ensemble de l'information, ce qui peut se faire par l'analyse factorielle qui va examiner cet ensemble et en déterminer les oppositions les plus fondamentales. Cela implique que l'analyse factorielle se situe en début de recherche : c'est une technique d'observation heuristique en ce sens qu'avec elle on ne cherche pas à prouver quoi que ce soit mais on observe le matériel réuni. ROUX et ROUX (1967) précisent : *"le gros avantage que nous voyons dans la méthode d'analyse factorielle est qu'elle donne directement la figure représentative de l'ensemble à classer et ce avec une totale objectivité évidemment"*.

"...Et à propos d'objectivité, nous ne saurions trop louer la méthode d'analyse factorielle qui présente à ce point de vue toutes les garanties que l'on est en droit d'exiger...".

"Cette méthode comme bien d'autres a connu un développement très important grâce aux outils informatiques des années 60 et 70. La facilité d'usage des programmes a même donné l'aspect rassurant de produits d'usage fréquent, sans contrainte d'utilisation." (CARAUX, 1988).

"Cependant, dans ce contexte, les résultats d'un processus expérimental ne sont plus le résultat d'une rencontre entre la capacité d'observation de l'expérimentateur et sa propre perspicacité intellectuelle dans l'analyse de faits expérimentaux. Ainsi le biologiste peut prendre le fruit des algorithmes comme des oracles et non pas comme le reflet d'une réalité complexe, aléatoire et contradictoire qui doit alimenter et éclairer ses

réflexions personnelles. Cela engendre chez les biologistes une génération de spectateur" (CARAUX, 1988). C'est pourquoi, conscients de ce risque, nous avons essayé d'être acteur dans le processus d'analyse des données.

IV.3.1.2.2. Données recueillies

Outre les caractéristiques des contenus stomacaux, quatre descripteurs ont été retenus pour l'analyse factorielle des correspondances après l'élimination des variables autocorrélées. Ces descripteurs sont communs à l'ensemble de la matrice des données (lieu, saison, sexe, âge). Les proies identifiées dans les contenus stomacaux ont été regroupées en grandes catégories de niveaux taxonomiques fort variables pour des raisons évidentes de temps et de difficulté de détermination (proies fortement digérées). Les vers de terre quantifiés à partir des soies ont été regroupés en quatre classe d'abondance.

IV.3.1.2.3. Techniques utilisées

Les AFC présentées dans le chapitre IV, reposent sur le modèle de tableau décrit dans le paragraphe suivant.

Le tableau de contingence sur lequel l'AFC a été appliquée, comporte en lignes les caractéristiques écologiques concernant l'oiseau (sexe, âge), les conditions de prélèvements des contenus stomacaux (heure, semaine, lieu, ...) et en colonnes les types de proies rencontrées dans les contenus stomacaux. A l'intersection de la ligne i et de la colonne j de ce tableau de contingence, on trouve donc le nombre de contenus stomacaux de Bécasse, répondant à la caractéristique i, contenant la proie j. Parmi les descripteurs, les variables actives sont : le sexe, l'âge, la région et la saison. Les autres variables (lieu, département, ...) ont été placées en variables supplémentaires. Les 13 premiers taxons sont des variables actives. Le programme de calcul utilisé (HELWIG et COUNCIL, 1979 ; LEBRETON et al., 1987) permet l'utilisation de lignes ou de colonnes, dites "supplémentaires" ou "passives" sans effet sur les positions des éléments actifs, mais susceptibles d'éclairer l'interprétation des résultats. L'identification des végétaux, assez imprécise, a été placée en variable supplémentaire. La contribution relative des différentes variables est considérée significative si elle est supérieure au double de la contribution moyenne pour l'axe considéré, dans le cas de petits tableaux (présentement, 10 lignes et 13 colonnes, ROUX, comm. pers.).

Deux types de tableaux de contingence ont été utilisés. Dans un deuxième tableau on a pris en compte l'aspect quantitatif du régime alimentaire en divisant les groupes d'espèces, ou espèces, en deux classes d'abondance (0 à 2 individus et au moins 3 individus).

IV.3.1.2.4. Résultats des calculs

Le premier traitement réalisé a mis en évidence l'importance du lieu comme facteur déterminant du régime alimentaire. Il a été également constaté un déséquilibre dans les effectifs. Or une des conditions d'utilisation de l'AFC est de tendre vers une égalité des effectifs dans les modalités des variables contrôlées (sexe, âge, saison, lieu, ...).

1. Réorientation de l'échantillonnage

Pour répondre à cette contrainte, l'échantillon des contenus stomacaux a été rééquilibré en oiseaux mâles et en adultes. Par ailleurs, les taxons identifiés dans les contenus stomacaux ont été regroupés pour éviter d'avoir des modalités de variables à petits effectifs.

TABLEAU IV.8. : EVOLUTION DE L'EQUILIBRE DES EFFECTIFS APRES MODIFICATION DE L'ECHANTILLON

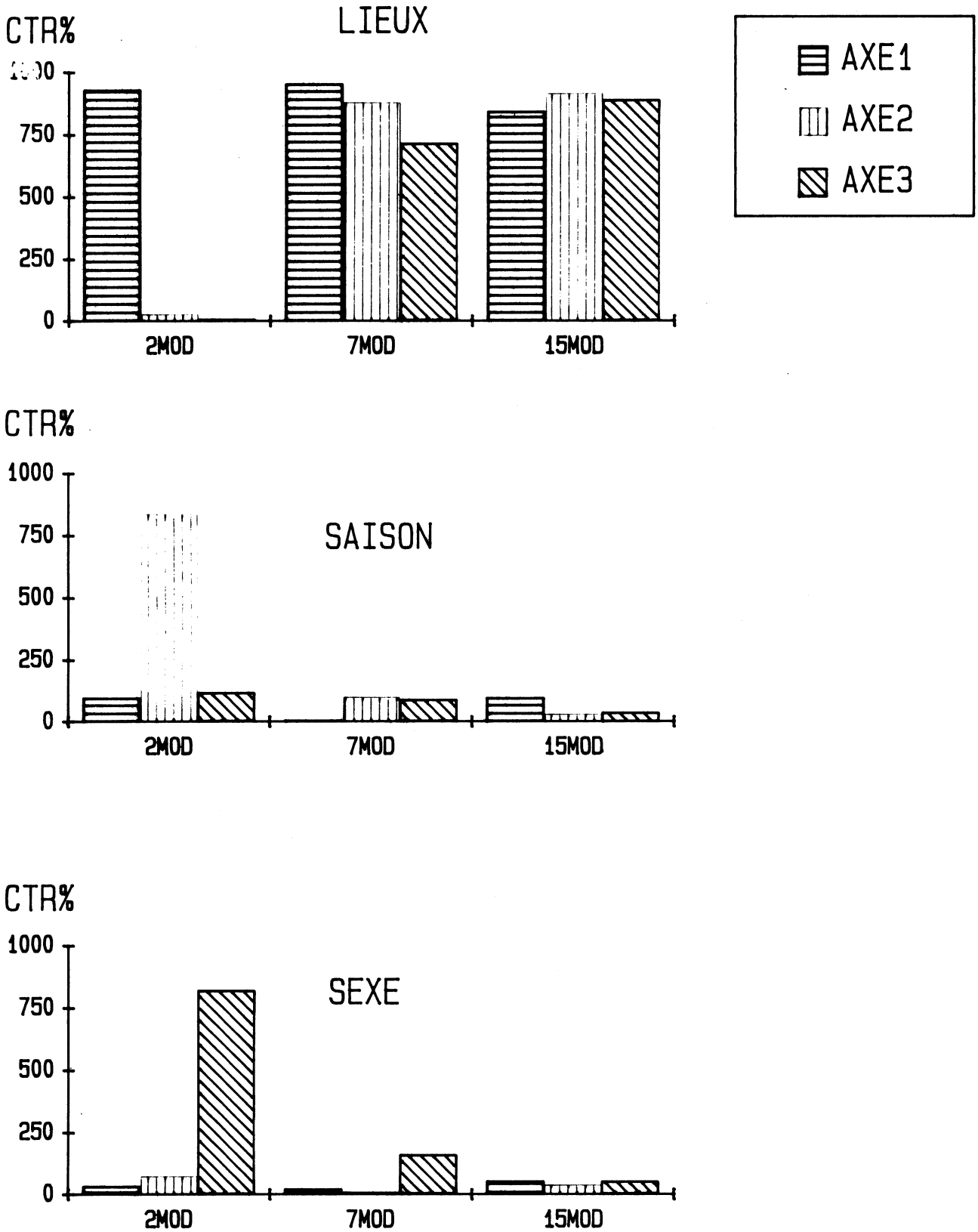
	n = 150	n = 237	n = 315
Sexe ratio	0,55	0,71	0,74
Age ratio	0,40	0,61	0,75
Saison	0,41	-	0,45

Il ressort de l'analyse que le premier axe oppose les Forficules, les larves de Diptères trouvées dans les contenus stomacaux de la zone Nord, aux Iules et aux larves d'Elatéridés des contenus stomacaux de la bordure méditerranéenne. L'axe 2 oppose des contenus stomacaux d'automne avec des proies diverses (crustacés, Iules) aux contenus stomacaux d'hiver contenant peu de nourriture. Le troisième axe oppose le régime alimentaire des femelles, supposant une alimentation plus importante en lombriciens (fragments) et larves d'insectes, au régime alimentaire des mâles se nourrissant d'insectes.

2. Influence du nombre de classes par variable sur les résultats

Il n'est pas toujours possible de se borner à des données homogènes, on hésite parfois entre plusieurs codifications, sans voir d'emblée quelles en seront les conséquences, c'est en multipliant les analyses qu'on s'assure de la stabilité des

Fig.IV.4 EFFET DE LA VARIATION DU NOMBRE DE MODALITES DE LA VARIABLE LIEU SUR LES CONTRIBUTIONS RELATIVES (CTR) DE TROIS CARACTERISTIQUES : LIEU, SAISON,SEXE VIS A VIS DES TROIS PREMIERS AXES FACTORIELS



résultats et donc de leur validité (BENZECRI, 1980). Par la réalisation d'un grand nombre d'AFC et en faisant varier le nombre de classes par descripteur, il a été constaté des contributions relatives différentes (**tab. IV.9., annexe 2, page 7, fig IV.4.**). On constate que le découpage en nombre de classes (2-7-15) différentes de la variable "lieux" entraîne une profonde modification des contributions des autres descripteurs. Ainsi les variables (sexe, saison) n'ont plus aucune influence sur les axes 2 et 3 lorsque la variable lieu a 7 classes. Cela rejoint les conclusions émises par ROUX et MONTANA (1988).

Pour les AFC présentées, le nombre de modalités est identique pour chaque descripteur. En effet, il n'existe pas de programme disponible permettant d'intégrer la modification proposée par ROUX et MONTANA (1988)

$$CTR_m = \frac{CTR_b}{\sqrt{c - 1}}$$

c = nombre de classes
CTR_b = contribution relative biaisée
CTRm = contribution relative modifiée

3. Raffinement de l'interprétation de l'AFC à l'aide des tests X^2

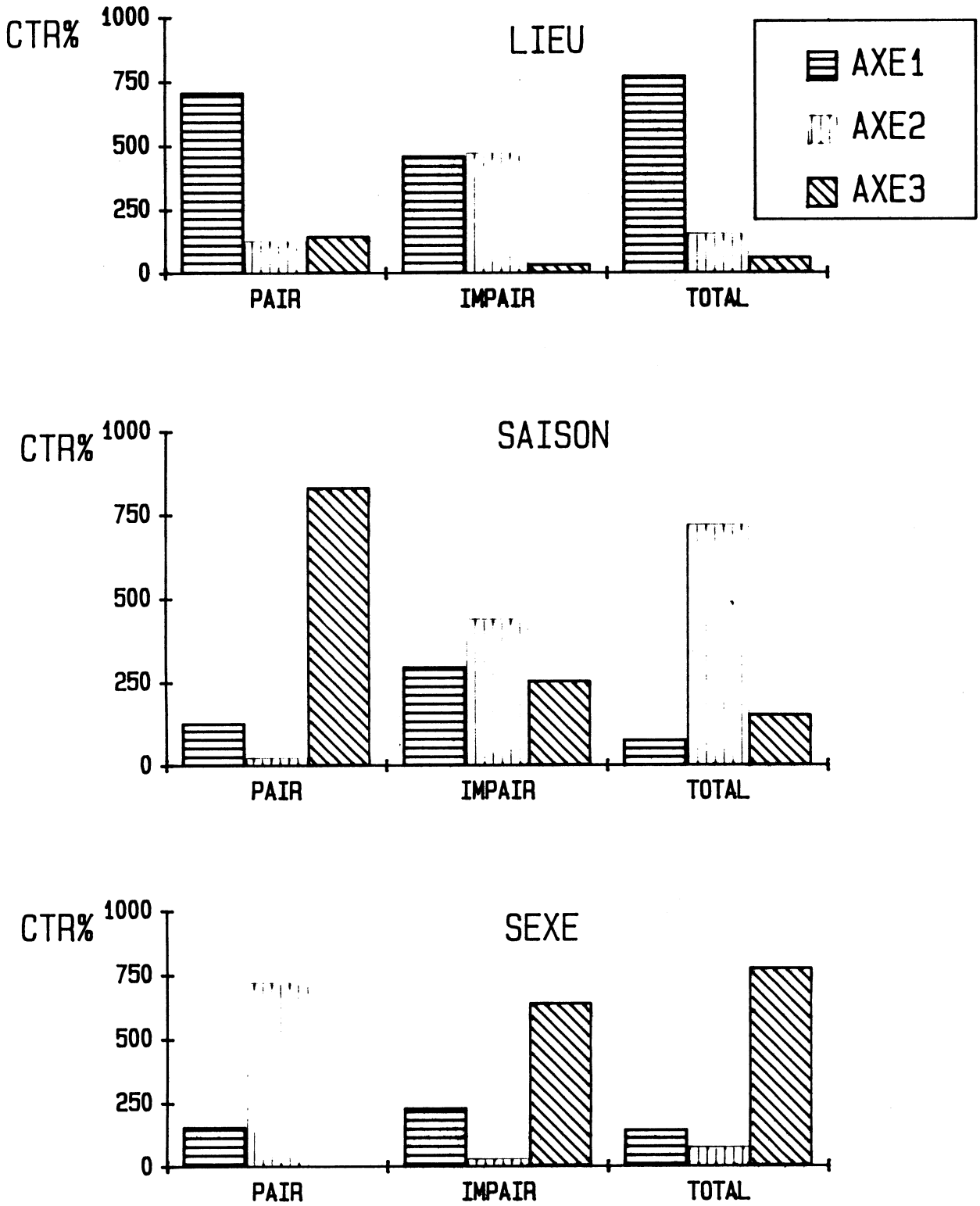
L'AFC ne permet pas d'interpréter la proximité d'un point ligne et d'un point colonne. Le test de "Khi carré" permet d'affiner l'exploitation des résultats en précisant l'existence d'un lien entre les caractéristiques écologiques (variables qualitatives, point colonne) et les types de proies rencontrées (exprimés en fréquence d'occurrence, point ligne).

4. Taille de l'échantillon

L'AFC a permis de vérifier que le nombre de contenu stomacaux étudiés était suffisant. En séparant la matrice initiale des données en deux matrices (contenus stomacaux aux numéros pairs, contenus stomacaux aux numéros impairs), deux AFC ont été appliquées sur chaque matrice (**tab. IV.10., IV.11., annexe 2, pages 8 et 9, fig. IV.5.**).

La classification obtenue par l'analyse finale se retrouve pour chacune des analyses (numéros pairs, numéros impairs) réalisées avec le regroupement des taxons en 9 groupes. Lorsque les taxons sont dissociés en 13 groupes, une des analyses fait apparaître la variable âge qui est plus liée à un problème d'échantillonnage qu'à une

Fig.IV.5 EFFET DE LA VARIATION DU NOMBRE DE CONTENUS STOMACAUX SUR LES CONTRIBUTIONS RELATIVES (CTR) DE TROIS CARACTERISTIQUES : LIEU, SAISON, SEXE VIS A VIS DES TROIS PREMIERS AXES FACTORIELS



réalité biologique. En bref, on peut déduire pour ce type d'analyse que le nombre de contenus stomacaux étudiés est suffisant (n > 190) lorsque l'on regroupe les taxons en 9 catégories.

IV.3.2. Conclusions

En définitive, l'AFC a remis en cause la procédure de récolte des données. Etant donné l'importance des facteurs édaphiques, il devient nécessaire de cartographier les emplacements où les oiseaux ont été tués, de définir si la remise est un site de repos ou un site de gagnage.

Après avoir repéré des groupes de contenus stomacaux associés à des descripteurs (ex : lieux méditerranéens, contenus stomacaux avec lules et larves), il est nécessaire de revenir aux données et de vérifier les interprétations spécifiques proposées quand on passe du général au particulier. Cela nous a conduit à réaliser une étude locale du régime alimentaire en forêt domaniale de Fréau pour confirmer ou infirmer les deux hypothèses suivantes :

1. Le sexe a-t-il une influence plus importante localement que la saison sur le régime alimentaire ?

2. Existe-t-il d'autres variables jouant un grand rôle sur le régime alimentaire ?

Par ailleurs, il nous semble important de souligner l'intérêt de la démarche : travail de terrain, analyse des données, réorientation du travail de terrain qui s'est concrétisé par la mise en évidence de la digestion post-mortem. Les prélèvements instantanés des contenus stomacaux ont permis l'identification de quelques espèces lombriciennes consommées, d'où la détermination de deux types de remises en forêt de Fréau. Le peu de nourriture trouvée dans les contenus stomacaux nous a convaincu de la nécessité d'étudier les disponibilités alimentaires des milieux ouverts (gagnage nocturne). Le dérangement par la chasse peut aussi expliquer en partie cette faible activité alimentaire.

L'analyse des données a répondu aux problèmes posés : hiérarchisation des caractéristiques écologiques, taille de l'échantillon. Cependant, il est clair que les méthodes statistiques nécessitent une certaine expérience. Il apparaît important de contrôler les effectifs des variables contrôlées et de multiplier les analyses afin de s'assurer de la stabilité des résultats. Néanmoins, le problème du nombre de classes de découpage restait posé.

IV.4. INTERPRETATION DU REGIME ALIMENTAIRE

IV.4.1. Résultats

IV.4.1.1. Echantillon national (tab. IV.12. et IV.13. annexe 2, pages 10 et 11, fig. III.1., IV.1., IV.6., IV.7., IV.8., 384 contenus stomacaux)

Le ver de terre, quel que soit le lieu d'étude, constitue l'essentiel de la nourriture de la Bécasse.

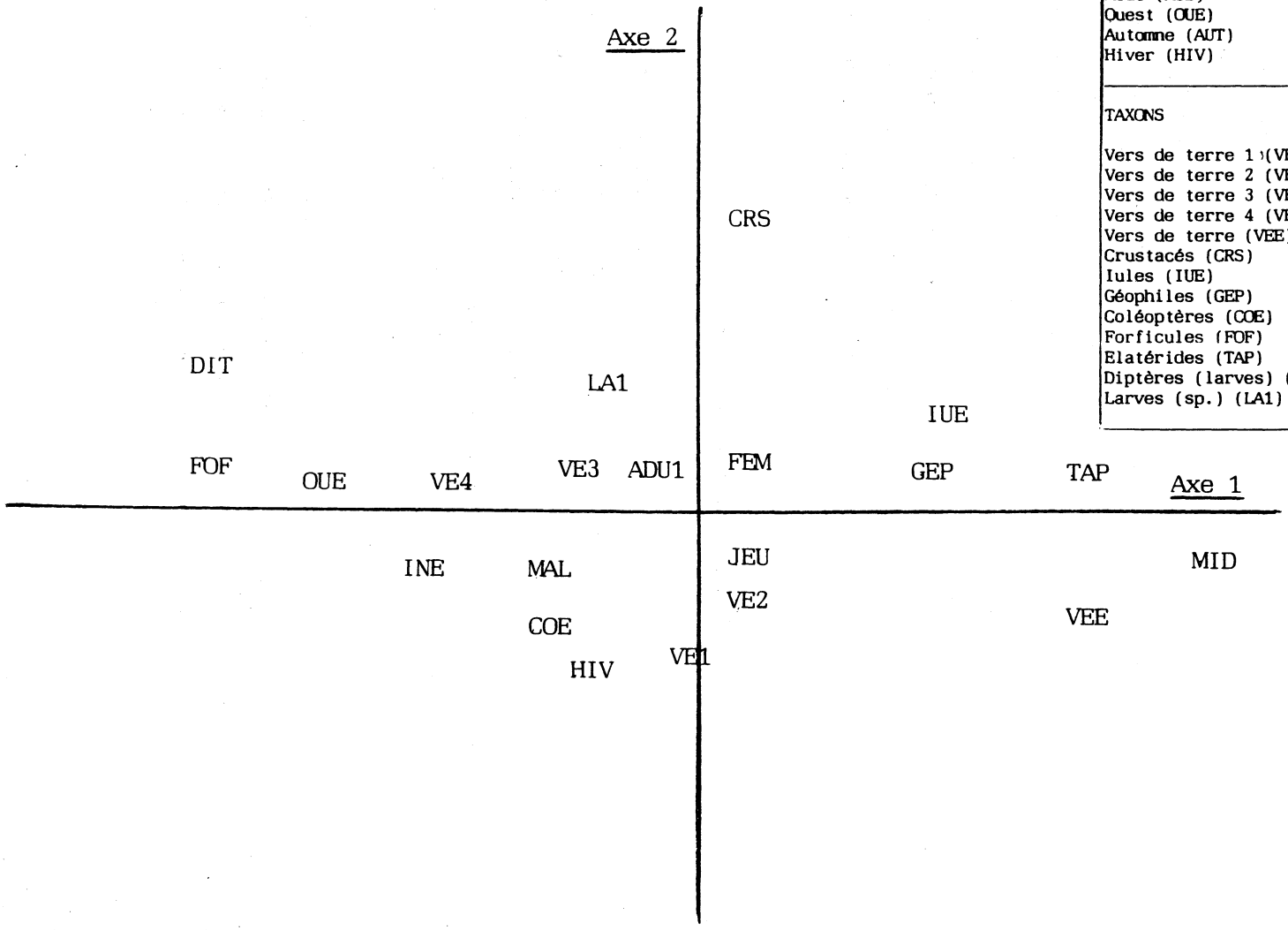
Des quatre descripteurs retenus pour l'analyse factorielle des correspondances, les lieux de prélèvement apparaissent comme le facteur principal de variation du régime alimentaire. La saison et le sexe ont une influence modérée. L'âge n'a pratiquement aucune influence. Ce classement n'est pas modifié par le type de présentation des résultats (fréquence d'occurrence ou données quantitatives, tab. IV.3., IV.4. annexe 2, pages 4 et 5). L'axe 1 oppose les Forficules, les larves de Diptères trouvées dans les contenus stomacaux de l'Ouest de la France aux larves d'Elatéridés et des Iules des contenus stomacaux de la bordure méditerranéenne. L'axe 2 oppose les Iules et les larves de Diptères présents dans les contenus stomacaux d'automne aux contenus stomacaux d'hiver contenant peu de nourriture (lombriciens en faible quantité). L'axe 3 oppose les contenus stomacaux des femelles, contenant des vers de terre distingués macroscopiquement, aux contenus stomacaux mâles.

IV.4.1.2. Echantillon local (fig. IV.8..)

L'analyse factorielle des correspondances des 69 contenus stomacaux de la forêt de Fréau montre que les contenus stomacaux mâles avec peu de nourriture et de lombriciens s'opposent à ceux des femelles des bas-fonds contenant des Iules, des Forficules et des lombriciens en grande quantité (1er axe). Le second axe oppose les contenus stomacaux prélevés l'après-midi sur les zones de plateau avec des quantités moyennes de lombriciens (1 à 2 individus/contenu stomacal) aux contenus stomacaux prélevés le matin contenant des Forficules.

L'analyse factorielle des correspondances nous a donc permis de classer les quatres descripteurs par ordre d'importance décroissante (lieux, saison, sexe et âge). Ce classement se retrouve localement pour chaque zone d'étude à l'exception de la forêt de Fréau et de la bordure méditerranéenne où le sexe devient le deuxième facteur de variation.

FIGURE IV.6.
Représentation des projections sur les axes 1 et 2 de l'AFC et contributions relatives (CTR en ‰) des descripteurs et taxons aux axes (n = 384 contenus stomacaux, données qualitatives)



AXES	1er	2ème	3ème	4ème
% inertie	75,5	13,9	7,5	2,8
DESCRIPTEURS	CTR	CTR	CTR	CTR
Mâle (MAL)	- 21	- 38	505	62
Femelle (FEM)	14	40	- 317	- 10
Jeune (JEU)	6	- 29	+ 20	- 451
Adulte (ADU)	- 4	+ 23	- 28	434
Midi (MID)	535	- 19	+ 6	15
Ouest (OUE)	- 396	+ 12	- 4	13
Automne (AUT)	12	461	67	10
Hiver (HIV)	- 12	- 378	- 54	6
TAXONS				
Vers de terre 1 (VE1)	- 0	- 345	37	35
Vers de terre 2 (VE2)	11	- 55	- 1	- 27
Vers de terre 3 (VE3)	- 12	20	- 11	- 8
Vers de terre 4 (VE4)	- 42	4	51	120
Vers de terre (VEE)	46	- 18	- 495	- 0
Crustacés (CRS)	2	137	- 11	- 56
Iules (IUE)	+ 147	138	20	- 1
Géophiles (GEP)	+ 75	11	- 5	324
Coléoptères (COE)	- 35	- 82	- 63	- 146
Forficules (FOF)	- 255	13	91	- 14
Elatérides (TAP)	181	15	97	- 140
Diptères (larves) (DIT)	- 193	110	- 79	0
Larves (sp.) (LA1)	- 2	53	- 38	88

FIGURE IV.7.
Représentation des projections sur les axes 1 et 2 de l'AFC et contributions relatives (CTR ‰) des descripteurs et taxons aux axes (n = 384 contenus stomacaux, données quantitatives)

AXES	1er	2ème	3ème	4ème
% inertie	74,2	17,9	4,7	3,0
DESCRIPTEURS	CTR	CTR	CTR	CTR
Mâle (MAL)	- 24	- 152	22	516
Femelle (FEM)	23	112	- 5	- 152
Jeune (JEU)	0	- 30	- 353	- 1
Adulte (ADU)	- 0	29	- 581	- 8
Midi (MID)	495	- 75	- 1	- 0
Ouest (OUE)	- 367	24	- 10	- 1
Automne (AUT)	49	308	23	162
Hiver (HIV)	- 62	- 240	- 4	- 159
TAXONS				
Vers de terre 1 (VE1)	- 4	- 426	4	- 8
Vers de terre 2 (VE2)	13	- 63	- 66	- 121
Vers de terre 3 (VE3)	- 17	82	- 10	- 4
Vers de terre 4 (VE4)	- 69	16	122	399
Larves rares (LAR)	36	138	- 198	3
Larves abondantes (LAA)	8	88	452	- 141
Myriapodes rares (MYR)	368	0	59	17
Myriapodes abondants (MYA)	31	110	- 75	7
Insectes rares (INR)	- 167	- 8	- 13	92
Insectes abondants (INA)	- 287	68	0	- 207

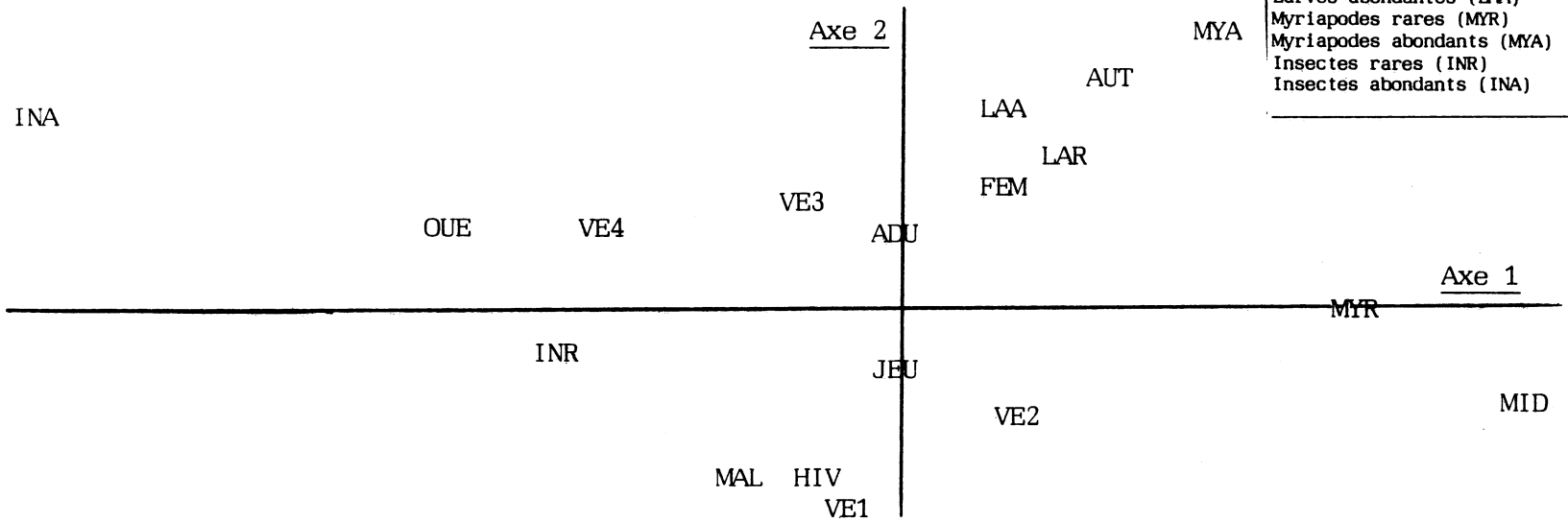
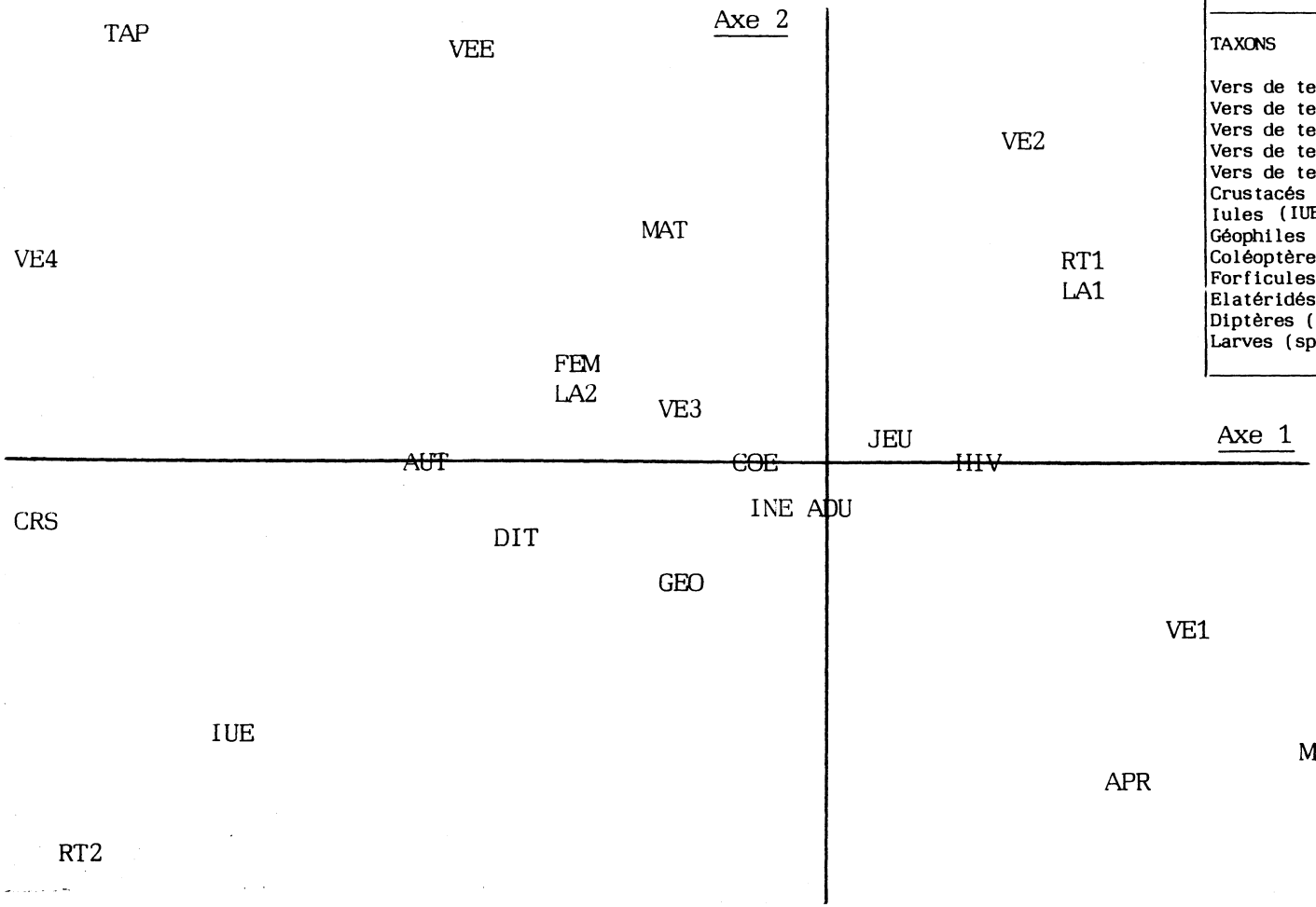


FIGURE IV.8.
Représentation des projections sur les axes 1 et 2 de l'AFC et contributions relatives (CTR en ‰) des descripteurs et taxons aux axes (n = 69 contenus stomacaux de FREAU)



AXES	1er	2ème	3ème	4ème
% inertie	51,9	19,4	13,0	8,5
DESCRIPTEURS	CTR	CTR	CTR	CTR
Mâle (MAL)	+ 204	- 160	85	- 30
Femelle (FEM)	- 80	35	- 31	1
Jeune (JEU)	2	4	113	- 197
Adulte (ADU)	0	- 2	- 127	327
Automne (AUT)	- 110	0	- 174	- 245
Hiver (HIV)	52	0	58	146
Plateaux (RT1)	+ 81	141	- 63	- 3
Fond des vallées (RT2)	- 367	- 273	61	22
Matin (MAT)	- 29	181	133	0
Après-midi (APR)	74	- 204	- 154	- 29
TAXONS				
Vers de terre 1 (VE1)	219	- 116	- 17	0
Vers de terre 2 (VE2)	24	234	- 234	16
Vers de terre 3 (VE3)	- 15	9	9	- 156
Vers de terre 4 (VE4)	- 107	21	12	23
Vers de terre (mac.) (VEE)	- 29	102	- 71	- 24
Crustacés (CRS)	- 68	- 1	- 210	- 216
Iules (IUE)	- 120	- 65	- 145	6
Géophiles (GEP)	- 13	- 15	- 60	- 25
Coléoptères (COE)	- 11	0	50	- 7
Forficules (FOF)	- 100	- 242	60	51
Elatéridés (TAP)	- 55	57	53	- 161
Diptères (larves) (DIT)	47	- 5	- 36	106
Larves (sp.) (LA1)	11	19	- 3	0

IV.4.1.3. Résultats de l'étude des facteurs de variation du régime alimentaire

Nous parlerons uniquement de la partie animale du régime alimentaire, le rôle des végétaux a été précédemment discuté.

1. Variations géographiques du régime alimentaire

L'opposition Ouest de la France/bordure méditerranéenne mise en évidence par l'analyse factorielle des correspondances a été retrouvée par l'analyse monovariée (tests khi carré). Les Myriapodes, les Coléoptères (Elatéridés) caractérisent les contenus stomacaux de la bordure méditerranéenne tandis que les larves de Diptères, les Orthoptères (Forficules) sont bien représentés dans l'Ouest de la France (**tab. IV.14 et IV.15, annexe 2 pages 12 et 13, fig. IV.9.**)

Localement, les différences de régime alimentaire entre lieux de prélèvement sont aussi marquées. Ainsi pour les deux zones de la bordure méditerranéenne, les larves d'Elatéridés sont seulement présentes dans la deuxième zone.

2. Variations saisonnières du régime alimentaire

Les Iules, les larves d'Elatéridés et les autres larves sont moins consommées en hiver. On retrouve localement ce résultat pour les différentes zones d'études (**tableau IV.15., annexe 2 page 12, fig. IV.9.**).

3. Variations du régime alimentaire suivant le sexe

3.A. Sur l'échantillon national

Les tests "khi carré" confirment les résultats de l'AFC ; les vers de terre distingués macroscopiquement, les Myriapodes et les larves d'insectes sont plus souvent trouvés dans les contenus stomacaux des femelles (**tab. IV.16 annexe 2, page 14**). En fréquence relative, les différences sont moins importantes, seuls les vers de terre (fragments) sont consommés en plus grande quantité par les femelles (**fig. IV.8.**).

3.B. Sur les échantillons locaux

Les AFC réalisées sur les échantillons de la forêt de Fréau (**fig. IV.8.**) et de la bordure méditerranéenne (zone 2) indiquent que le sexe est le deuxième facteur de variation du régime alimentaire avant le facteur saison. En revanche, pour les zones 3, 4, 5 et 6 aucune différence dans l'alimentation des oiseaux suivant le sexe n'est constatée. Il apparaît clairement que les lieux d'alimentation de la Bécasse sont les fonds de vallées. Ces lieux sont recherchés par les femelles qui fréquentent ces milieux

Fig.IV.10 REPARTITION SPATIALE DES BECASSES SUIVANT LA TOPOGRAPHIE

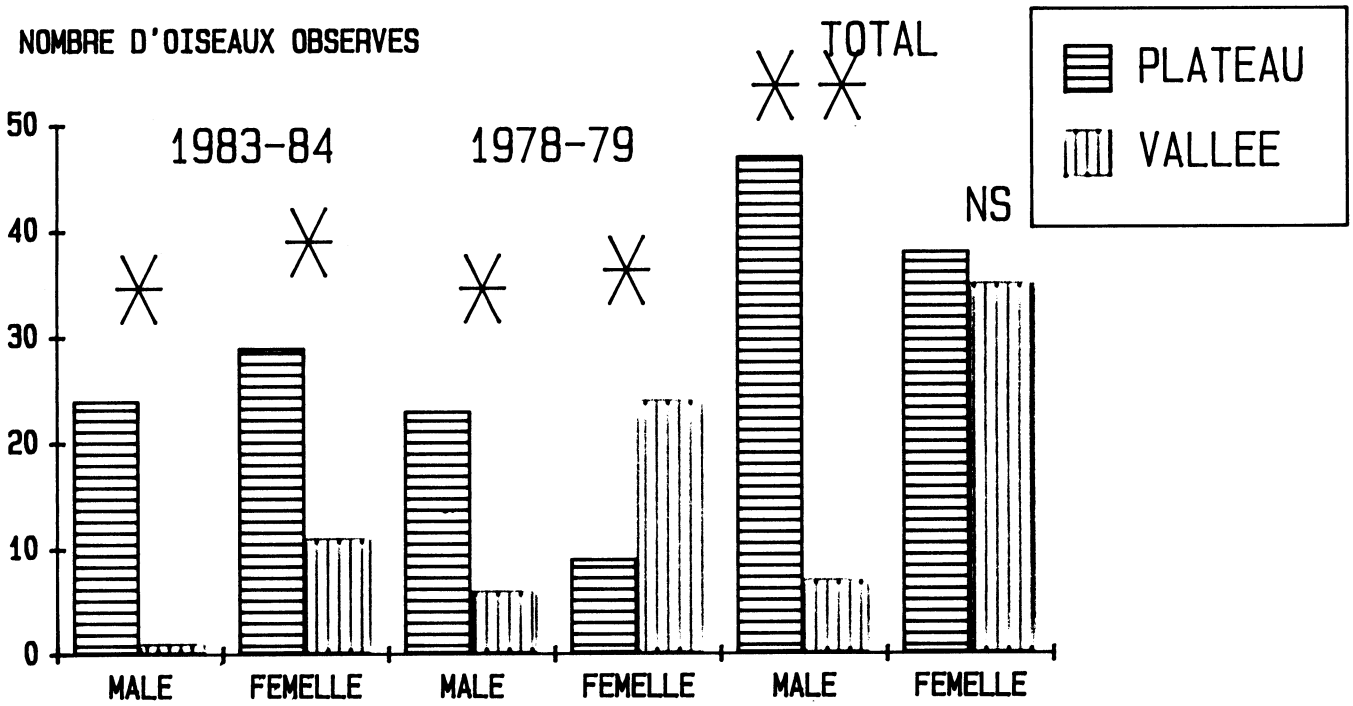
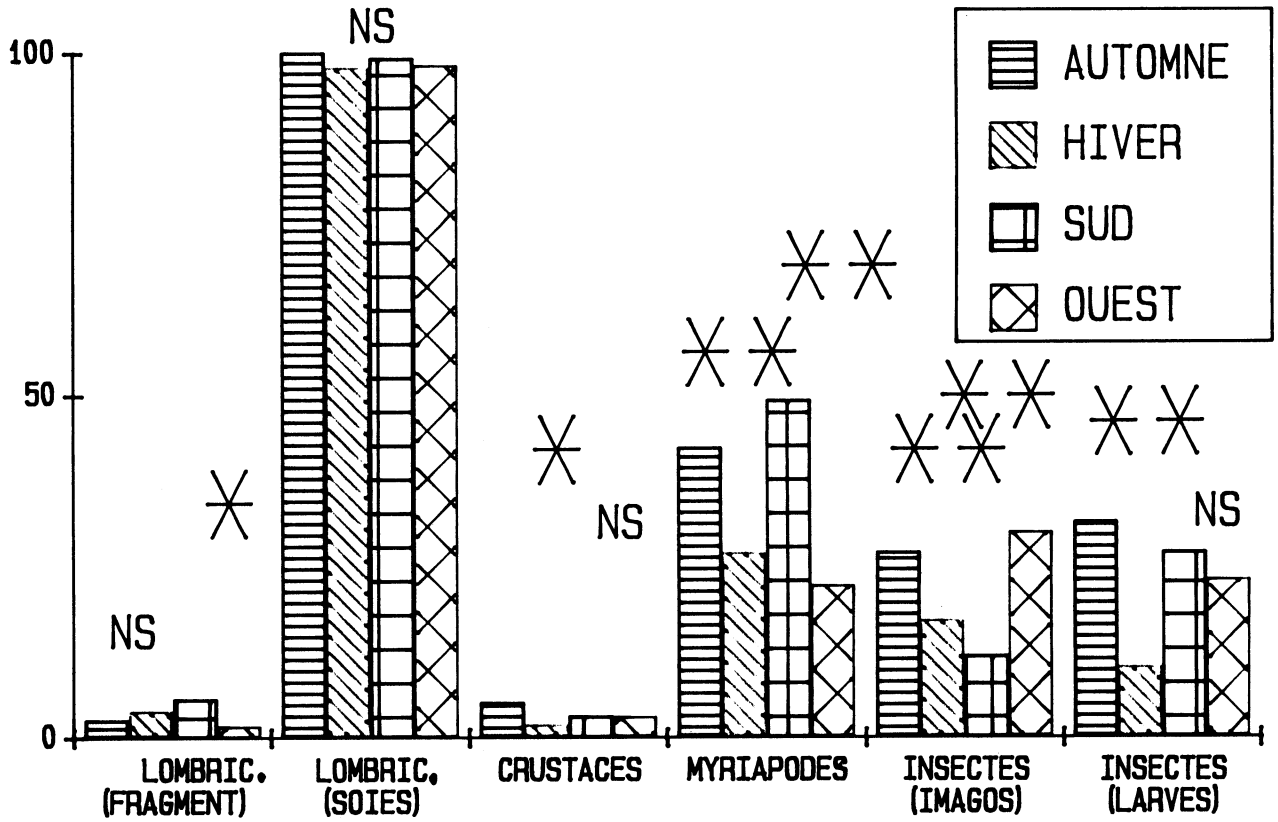


Fig.IV.9 VARIATION DU REGIME ALIMENTAIRE SUIVANT LA REGION ET LA SAISON (FREQUENCE D'OCCURRENCE)



pour s'y nourrir le matin, en début d'hivernage. Localement, le sexe devient un élément de variation du régime alimentaire plus important que la saison (**tab. IV.15. annexe 2 page 13**). En revanche, pour les zones 3, 4, 5 et 6,aucune différence n'est constatée. Ce résultat a été retrouvé pour la zone de l'Hérault mais pas au niveau des zones d'études 3, 4, 5 et 6.

IV.4.2. Discussion des résultats obtenus sur les variations du régime alimentaire

IV.4.2.1. Variations locales du régime alimentaire

L'importance des différences de régime alimentaire suivant les lieux de prélèvement a déjà été soulignée (GRANVAL, 1983, 1984).

Les larves d'Elatéridés et les Myriapodes, très abondants dans les contenus stomacaux de la bordure méditerranéenne, sont respectivement remplacés par les larves de Diptères et les Dermaptères dans les contenus stomacaux de l'Ouest de la France. FADAT et al. (1979) avaient déjà remarqué la rareté des Forficules dans la zone méditerranéenne. Ces auteurs ont constaté également que les lombriciens étaient absents dans le Sud-Ouest et fortement représentés dans la région midi-méditerranée connue cependant pour son climat très sec à priori peu favorable à ces annélides.

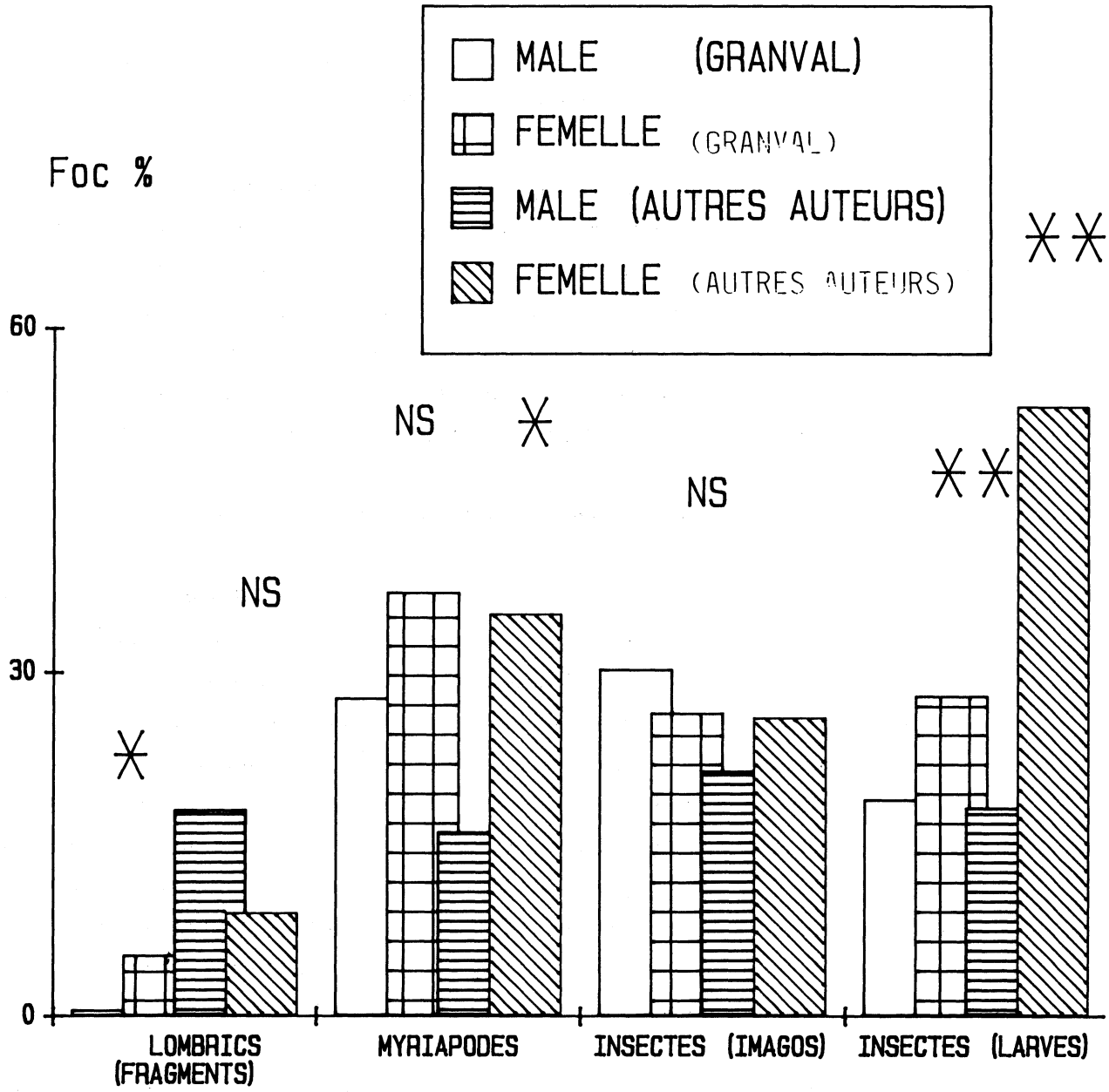
IV.4.2.2. Variations saisonnières du régime alimentaire

On constate une diminution progressive des Coléoptères, des larves d'insectes et des Iules de l'automne au printemps. On remarque surtout une opposition entre automne, hiver et printemps (**tab. IV.16 annexe 2, page 14**). Les vers de terre sont trouvés plus fréquemment au début du printemps en remplacement des autres proies. Nos résultats montrent une diminution significative de la consommation des Iules, des larves d'Elatéridés et d'insectes en général pendant l'hiver. Ces résultats diffèrent quelque peu des autres auteurs mais cette différence provient de la très grande hétérogénéité des lieux de prélèvements (Europe de l'Ouest), l'effet milieu masquant probablement l'effet saison. D'une manière générale, la réduction d'abondance hivernale des Myriapodes et surtout des insectes a été observée par BOUCHE (1976) en utilisant les pots-pièges pour l'étude de la faune du sol.

IV.4.2.3. Variations du régime alimentaire suivant le sexe (tab. IV.16.)

Nous avons montré une différence de régime alimentaire globale au niveau français suivant le sexe. Cette différence peut être plus marquée localement comme en

Fig.IV.11 PERCEPTION DU REGIME ALIMENTAIRE EN FONCTION DU SEXE EN FREQUENCE D'OCCURRENCE : COMPARAISON DES RESULTATS DU PRESENT TRAVAIL ET DES AUTRES AUTEURS



forêt de Fréau (Finistère) et en bordure méditerranéenne ou s'estomper dans des milieux comme la forêt de Compiègne. L'absence de différences de régime alimentaire dans les quatre autres zones d'étude peut s'expliquer par l'absence d'hétérogénéité du sol, c'est le cas de la zone d'étude située en forêt de Compiègne, milieu marécageux relativement uniforme et par une météorologie conforme aux normales saisonnières.

FADAT et al. (1979), GRANVAL (1983, 1984) ont souligné une différence de régime alimentaire selon le sexe : les femelles consommant plus de larves d'insectes et de Myriapodes que les mâles (**tab. IV.16., annexe 2 page 14, fig. IV.11.**).

La forêt de Fréau présente une topographie relativement accidentée, des vallées fortement encaissées séparant des zones de plateau. Les résultats ont montré en premier lieu une répartition spatiale différente des bécasses selon leur sexe (**fig. IV.10.**). Ainsi, les fonds de vallées sont fréquentées par une majorité de femelles (83,3 % des tableaux de chasse), tandis que les mâles se trouvent en plus grand nombre sur les flancs des côteaux et les plateaux (54,3 % des tableaux de chasse). Cette répartition spatiale différente est un élément important à prendre en compte dans un plan de gestion.

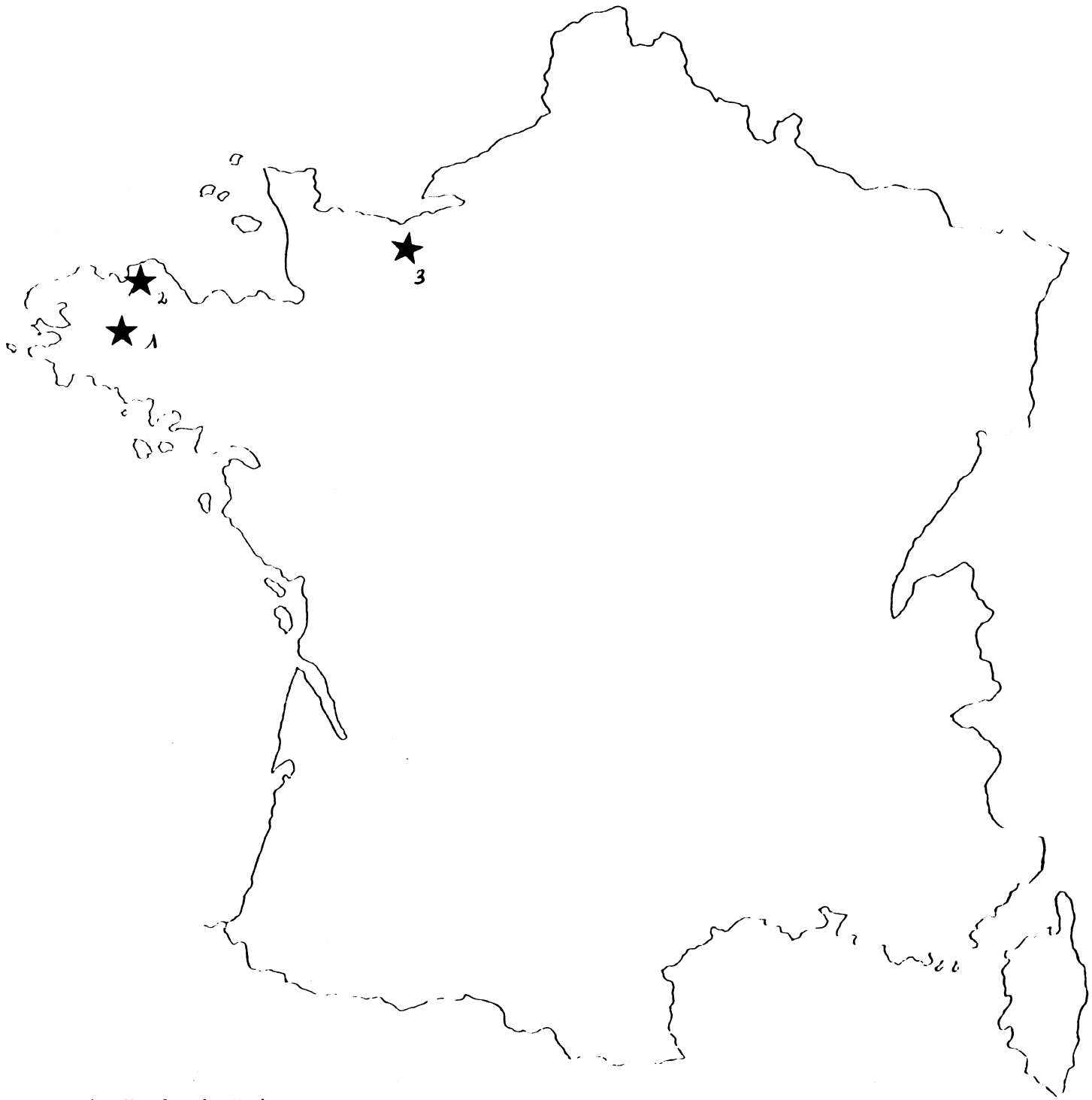
Cause, ou effet, de cette répartition spatiale différente, le régime alimentaire des deux sexes n'est pas toujours identique. Ainsi les femelles consomment plus de larves d'insectes, de Myriapodes et de vers de terre (macroscopiquement) que les mâles. Elles recherchent leur nourriture plus en profondeur, avantagées par un bec statistiquement plus long (FADAT et al., 1979). Les différences ont été observées à Fréau au cours des deux automnes secs, et d'un hiver rigoureux.

En période de gel, les insectes (imagos) se réfugient sous les feuilles et dans les écorces des troncs en décomposition alors que les lombriciens et les larves d'insectes s'enfoncent plus profondément dans le sol. Les mâles se nourrissant en surface ont toujours de la nourriture disponible. Les femelles sont obligées de rechercher les endroits humides ou de quitter les lieux car leur nourriture principale (les vers de terre, les larves d'insectes) est devenue inaccessible.

IV.4.3. Conclusions

Le ver de terre, quel que soit le lieu d'étude, est l'aliment de base de la Bécasse. L'analyse factorielle des correspondances a souligné l'importance du milieu dans la détermination du régime alimentaire de la Bécasse. La saison et le sexe ont une influence moins importante. L'étude locale du régime alimentaire a permis de montrer

CARTE IV.1.
Localisation des sites d'études pour l'estimation des biomasses lombriciennes



1. Forêt de Fréau
2. Bois de Pleumeur Bodou
3. Forêt de Grimbosq

l'importance des fonds des vallées dans l'alimentation des Bécasses (femelles essentiellement) en forêt de Fréau (Finistère). Ces fonds de vallées du fait de leur humidité permanente ont toujours de la nourriture accessible ce qui n'est pas le cas des zones de plateaux très sèches de cette forêt (GRANVAL, 1988a).

Les Myriapodes et les larves d'Elatéridés sont caractéristiques des contenus stomacaux de la bordure méditerranéenne tandis que les Diptères (larves) et les Dermaptères (Forficules) caractérisent les contenus stomacaux de l'Ouest de la France.

Les Bécasses consomment moins d'Iules et de larves d'insectes en hiver car ces proies sont probablement moins abondantes. Sous certaines conditions (faciès accidenté, automnes secs et froids) les femelles consomment plus de vers de terre, de larves d'insecte et de Myriapodes, que les mâles. Nous avons peut-être là une des raisons du départ plus précoce en migration des femelles, leur nourriture principale n'étant plus accessible.

Il n'a été constaté aucune différence de régime alimentaire selon l'âge des oiseaux.

Ces résultats nous amèneront à préciser dans des travaux ultérieurs les variations de la richesse faunistique du sol pour l'alimentation de la bécasse en fonction des facteurs du milieu tels que pH, texture, humidité, types pédologiques.. Etant donné l'importance du milieu fréquenté sur le régime alimentaire, nos travaux futurs devront porter également sur l'estimation des ressources trophiques disponibles dans les milieux diurnes et nocturnes utilisés par la Bécasse.

IV.5. LA PROIE PRINCIPALE : SA DISPONIBILITE

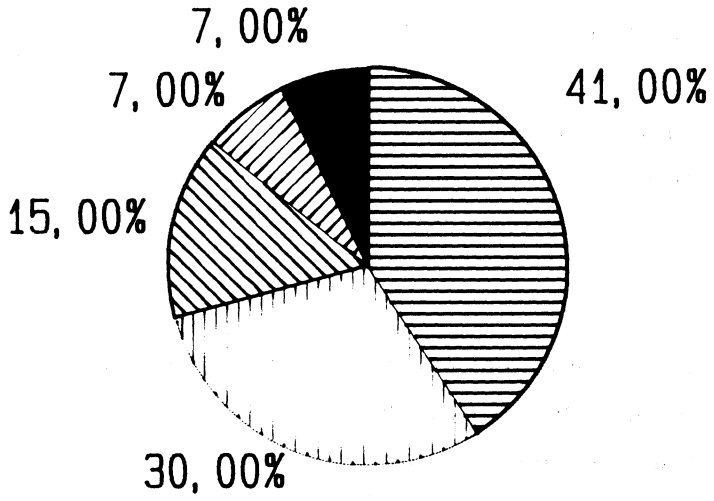
IV.5.1. Technique de prélèvement des vers de terre

IV.5.1.1. Choix des emplacements de prélèvements de lombriciens (carte IV.1.)

Les peuplements lombriciens, en milieux forestiers, ont été échantillonnés :
- dans un bas-fond utilisé comme site d'alimentation,
- dans les sites de repos situés sur les plateaux,
- dans les zones non fréquentées par la Bécasse situées sur les plateaux.

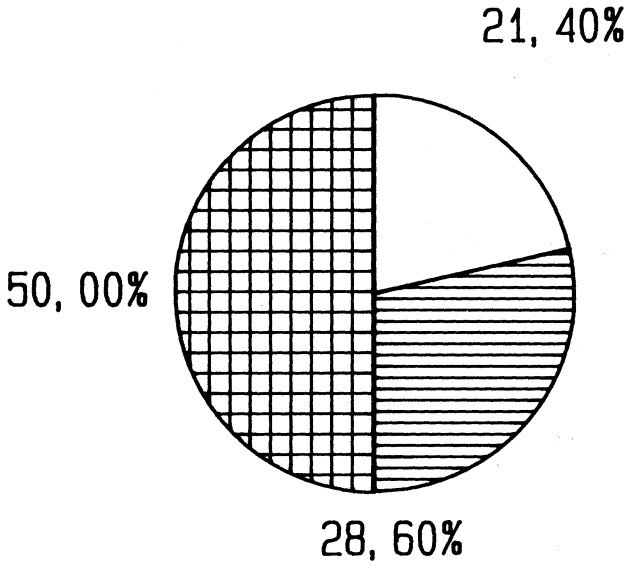
Fig.IV.13 NATURE DES MILIEUX OUVERTS ECHANTILLONNES

NON FREQUENTES PAR LA BECASSE



- Chaumes
- Semis
- Labour
- Prairie tempraires
- Colza

FREQUENTES PAR LA BECASSE



- Prairie temp >2ans
- Prairie temp.de 2ans
- Prairie permanente

Les milieux ouverts fréquentés (les oiseaux sont présents dans 80 % au moins de nos observations), retenus pour l'estimation des biomasses lombriciennes sont composés uniquement de prairies pâturées (prairies temporaires de 2 ans : 21,4 % et prairies temporaires d'au moins 3 ans : 28,6 %, **fig. IV.13.**). Les lombriciens ont été échantillonnés (quatre prélèvements de 0,5 m^2) là où ont été observées les bécasses, sur leurs sites d'alimentation.

Par opposition, les milieux ouverts non fréquentés (aucun oiseau observé sur les parcelles) retenus pour l'estimation des biomasses lombriciennes sont des milieux cultivés composés de chaumes de céréales (41 %), de semis de céréales (30 %), de terres labourées (15 %), de prairies temporaires (moins de six mois d'implantation, 7 %) et de semis de colza (7 %) (**fig. IV.13.**).

IV.5.1.2. Technique d'extraction des lombriciens

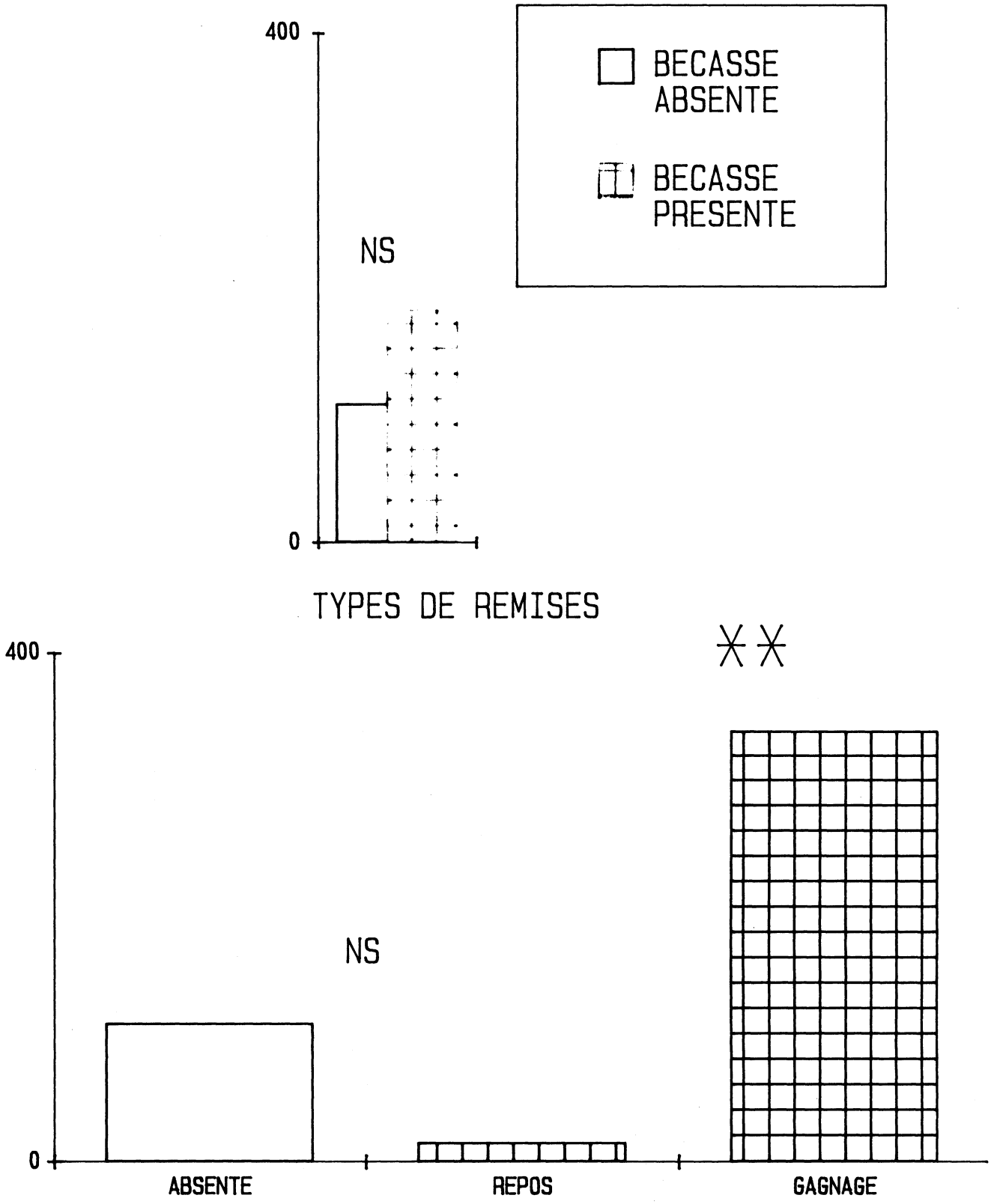
On a utilisé la méthode d'échantillonnage étho-physique mise au point par BOUCHE et BEUGNOT (1972) (arrosage au formol, puis bêchage et lavage-tamisage d'échantillons de sols prélevés à 20 cm de profondeur). Le travail de prélèvement consiste à nettoyer la surface du sol en dégageant la végétation et la litière sur un mètre carré. La surface échantillonnée est délimitée avec un cadre de bois. On procède ensuite à quatre arrosages successifs (un toutes les dix minutes) avec 10 litres d'eau contenant respectivement 25, 25, 50, 50 cm^3 de formol (à 38 % de formaldéhyde) sur deux fois 0,5 m^2. L'arrosage se fait sur un carré de 1,2 m de côté pour compenser l'effet d'obliquité des galeries. Seuls les vers de terre remontés à l'intérieur de la surface du cadre sont collectés (BOUCHE, 1975, 1977). Ensuite, on prélève deux échantillons de 0,02 m^3 de terre (0,1 m^2x 0,2 m de profondeur) et les vers de terre de l'échantillon sont triés manuellement. Les biomasses lombriciennes sont exprimées en kg mfpo/ha (mfpo = masse du tube digestif plein fixé au formol et observé).

IV.5.1.3. Analyse de variance

L'analyse de variance, développée par l'agronome statisticien FISHER en 1925, compare les moyennes des échantillons constitués. Toutefois, contrairement à ce que son appellation évoque, elle ne compare pas les variances proprement dites, mais elle analyse les sources de variations de l'ensemble des données, dues à des écarts entre moyennes (SCHERRER, 1984).

L'analyse de variance a été utilisée pour comparer les biomasses lombriciennes obtenues dans les différents milieux échantillonnés. L'égalité des variances n'est pas

Fig.IV.14 Biomasses lombriciennes en foret de Fréau, suivant l'utilisation des milieux par la Bécasse



vérifiée avec les données brutes. Dans ce cas, pour respecter l'homogénéité des variances on a procédé aux transformations des données brutes. Ces transformations modifient profondément la nature des données et seul le rapport "F" a un sens et peut nous permettre de formuler les conclusions de notre analyse.

Afin de déterminer la transformation la plus conforme à l'hypothèse de l'égalité des variances, on a regardé la variation de la variance (Sy^2) en fonction de la moyenne (y) **(fig. IV.12)** et on remarque que cette variance est une fonction linéaire de la moyenne : $Sy^2 = ay$ avec $a = 3$. Dans ce cas, c'est la transformation racine carré qui est la mieux adaptée (LEBRETON, comm. pers.).

IV.5.1.4. Appréciation de l'accessibilité de la nourriture

La nourriture présente peut être indisponible pour les bécasses lorsque la végétation herbacée est trop élevée ou/et lorsque le sol est induré. Nous avons en conséquence relevé la hauteur de la végétation et apprécié qualitativement la résistance des sols.

IV.5.2. Influence de la disponibilité et accessibilité des lombriciens : choix des milieux fréquentés par la bécasse des bois

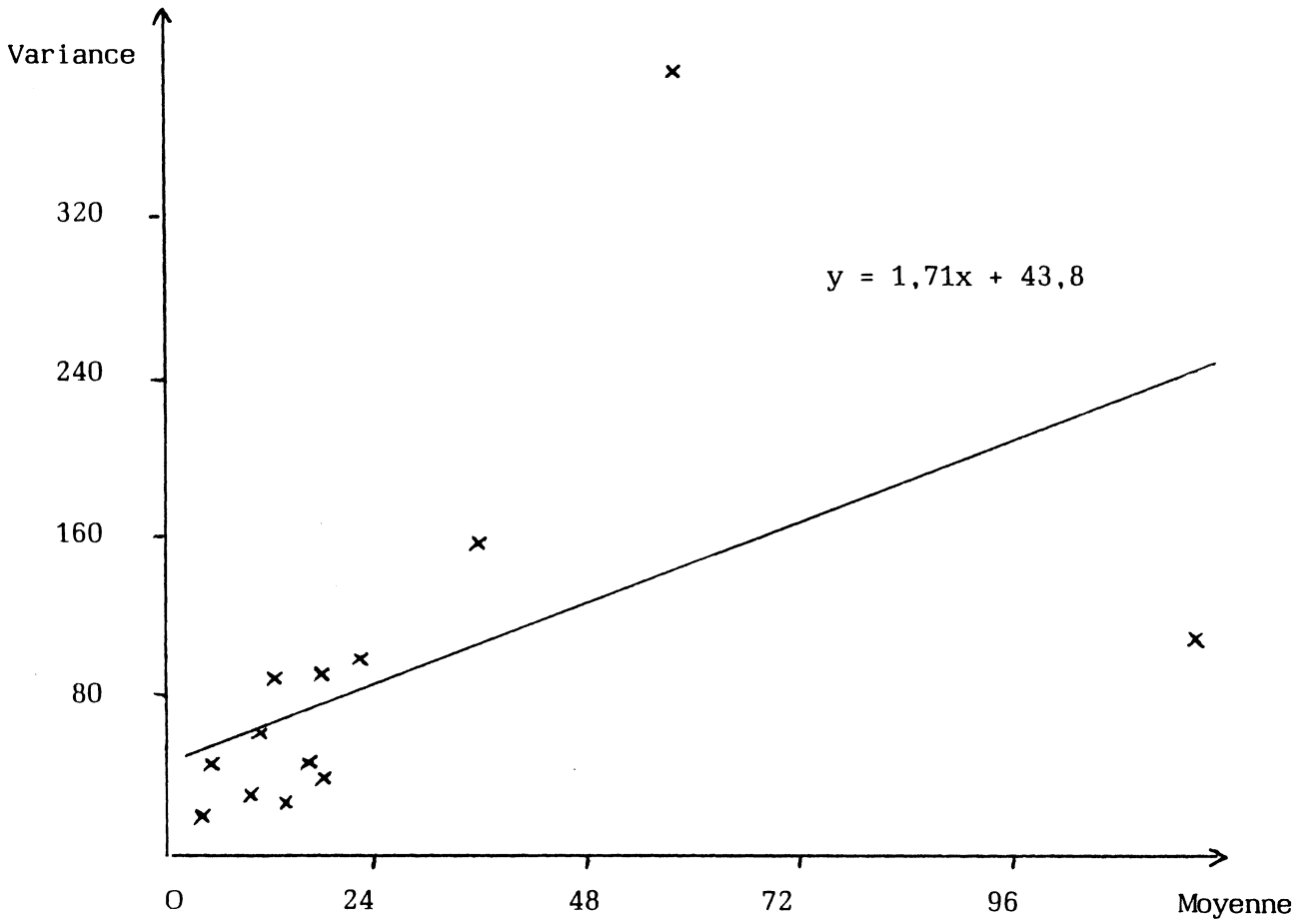
IV.5.2.1. Fréquentation diurne et biomasse lombricienne (milieu forestier)

Pour passer des biomasses sèches (g/m^2) à des biomasses mfpo (kg/ha) nous avons utilisé le coefficient 81,96 défini par BOUCHE et BEUGNOT (1972). Aucune différence significative de biomasse lombricienne n'apparaît entre les sites fréquentés et les sites non fréquentés (**tab. IV.17A. annexe 2 page 15, fig. IV.14.**). Par contre les sites d'alimentation (340 kg mfpo/ha) sont plus riches en lombriciens, de façon significative, que les sites de repos (16 kg mfpo/ha). En outre, sur les sols des plateaux, seuls les vers de terre présents dans la litière peuvent être capturés or ils ne constituent qu'une petite fraction de la biomasse totale alors qu'ils sont très accessibles dans le fond de vallée car le sol est souvent saturé en eau (sol hydromorphe).

IV.5.2.2. Fréquentation nocturne et biomasse lombricienne (milieux ouverts)

Globalement, la comparaison des milieux fréquentés et des milieux non fréquentés montre que les vers de terre sont six fois plus abondants dans les milieux

FIGURE IV.12.
Biomasses lombriciennes des différentes localités : distribution de la variance en fonction de la moyenne
(y = variance ; x = moyenne)



exploités par la Bécasse (**tab. IV.17B. annexe 2 page 15, fig. IV.15.**). Ces résultats se retrouvent localement pour chacun des trois sites étudiés. Ces différences sont toutes significatives pour les deux techniques complémentaires d'extraction des lombriciens, à l'exception de Grimbosq (méthode lavage-tamisage). La richesse en vers de terre des milieux prairiaux exploités apparaît comme un des facteurs clés de leur fréquentation par les Bécasses.

IV.5.2.3. Influence des pratiques agricoles sur les biomasses lombriciennes

L'analyse de variance à deux facteurs (**fig. IV.17., tab. IV.17C. annexe 2 page 15**) montre que les biomasses lombriciennes des remises nocturnes varient suivant les trois sites d'études (interaction positive). Cela nous a conduit à enquêter auprès des agriculteurs sur la nature des pratiques agricoles employées. Ainsi, les parcelles échantillonnées ont pu être classées en quatre grands types (**fig. IV.17.**) : parcelles en rotation céréalière, en rotation polyculture élevage, en prairies permanentes intensifiées et en prairies permanentes traditionnelles. Les biomasses lombriciennes diffèrent suivant ces quatre grands types. Les rotations de polyculture-élevage maintiennent une biomasse lombricienne à peine inférieure (700 kg/ha) à celle des prairies non intensifiées (900 kg/ha). Par contre, les cultures céréalières répétitives sans retour de matière organique réduisent considérablement les peuplements lombriciens (38 kg/ha). Les prairies permanentes exploitées par un pâturage tournant maîtrisé et fertilisées régulièrement ont des peuplements lombriciens très élevés (2 200 kg/ha).

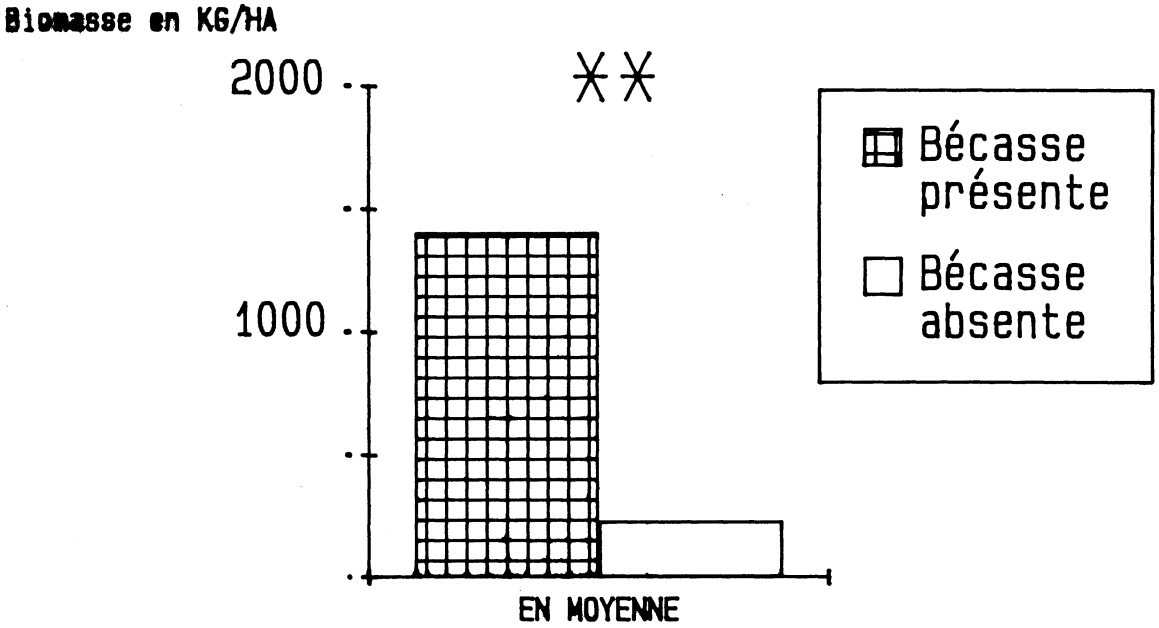
IV.5.2.4. Quelques informations sur les espèces de lombriciens prélevées

21 espèces de lombriciens ont été identifiées dans l'ensemble des prélèvements réalisés en Bretagne et en Normandie (**tab. 18 annexe 2 page 16**). Les espèces identifiées appartiennent respectivement au groupe des endogés (8), des épigés (6), des anéciques (4) et des épi-anéciques (3).

IV.5.2.4.1. Les milieux forestiers échantillonnés

Les deux massifs forestiers de Pleumeur-Bodou (Côtes du Nord) et Fréau (Finistère) ont un peuplement lombricien où les épigés sont les espèces les plus représentées (**tab. IV.19. annexe 2 page 17**). La très faible présence des épi-anéciques, des anéciques et des endogés entraîne une mauvaise activité biologique. La litière s'accumule en surface et constitue un humus de type mor.

Fig.IV.15 BIOMASSES LOMBRICIENNES EN MILIEUX OUVERTS SUIVANT LA PRESENCE DE BECASSE (RESULTATS GLOBAUX)



-Fig.IV.16 BIOMASSES LOMBRICIENNES EN MILIEUX OUVERTS SUIVANT LA PRESENCE DE BECASSE ET LE SITE D'ETUDE

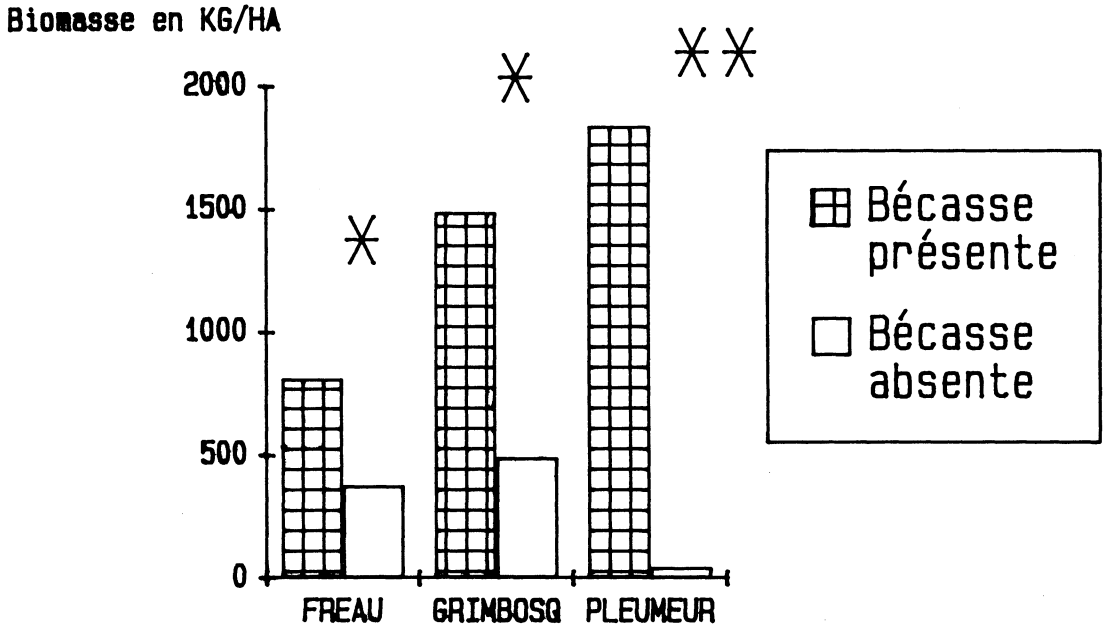
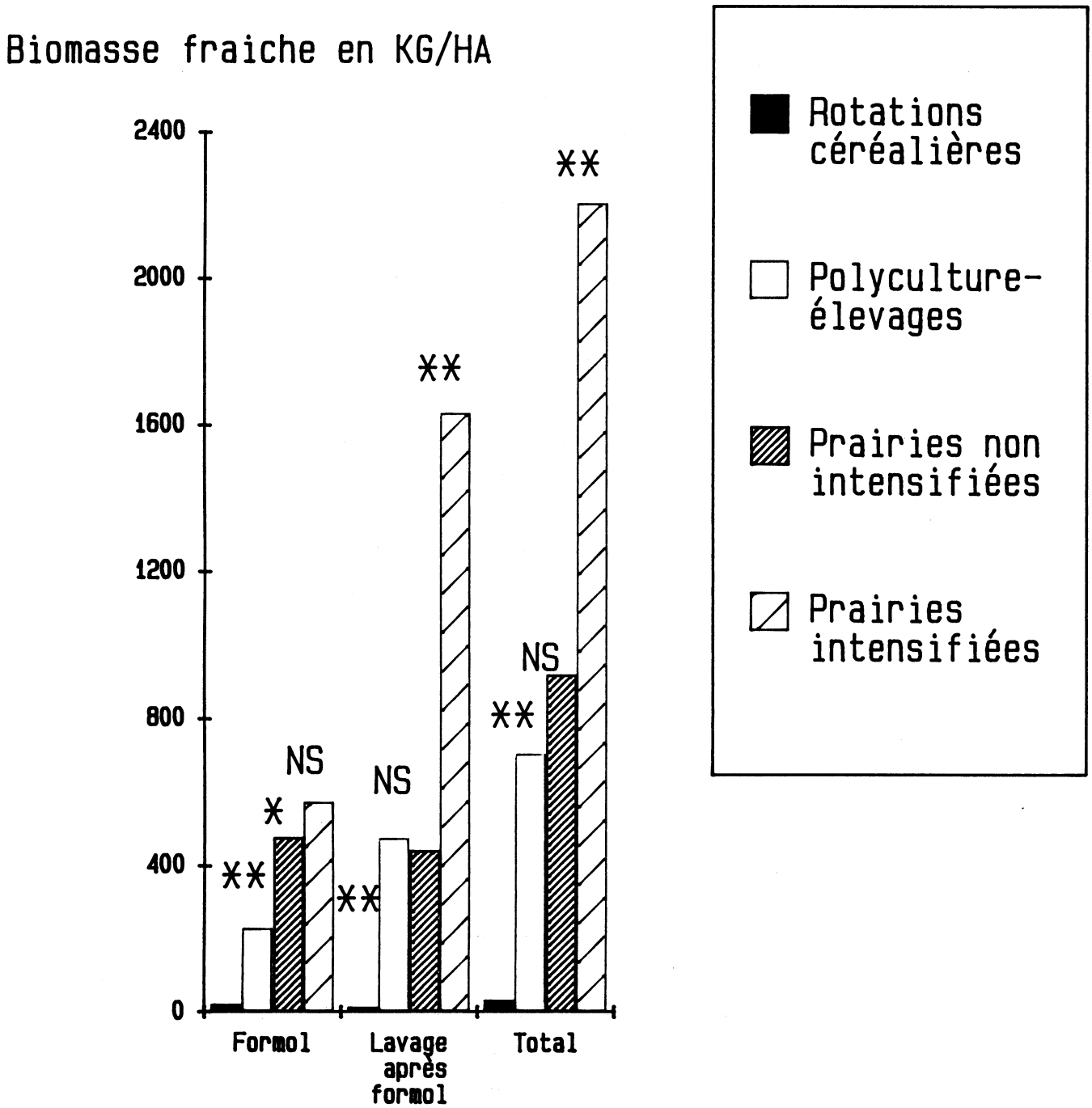


Fig.IV.17 BIOMASSES LOMBRICIENNES SUIVANT LE TYPE D'AGRICULTURE ET LA METHODE D'EXTRACTION DES LOMBRICIENS



IV.5.2.4.2. Les milieux prairiaux et cultivés (**tab. IV.20. annexe 2 page 18**)

19 espèces de lombriciens ont été recensées en milieu prairial contre seulement 11 en milieu cultivé. En valeur relative, les épigés et les endogés sont plus présents dans les sols cultivés, à l'opposé les anéciques et les épi-anéciques constituent 74 % de la biomasse présente des sols prairiaux (**tab. IV.21. annexe 2 page 18**). Ces résultats seront développés dans des travaux ultérieurs.

IV.5.3. Discussion

IV.5.3.1. Critique de la technique de prélèvement des lombriciens

Les techniques d'extraction des lombriciens sont nombreuses : tri manuel, lavage-tamisage, solutions formolées... Elles présentent toutes des avantages et des inconvénients qui ont été largement débattus dans la littérature (BOUCHE, 1969a et b, 1975a ; EDWARDS et LOFTY, 1977 ; BOUCHE et GARDNER, 1984). L'extraction au formol s'avère inefficace dans les sols saturés de Crozet (FRENOT, 1986) et moyennement efficace dans les sols gorgés d'eau (bas-fonds de Fréau).

Dans notre étude, la méthode formol n'a extrait que 38 % de la biomasse de lombriciens prélevés par la méthode physico-éthologique. Tous les épi-anéciques et anéciques ne sont pas extraits par le formol, c'est un inconvénient étant donné la consommation de ces espèces par la Bécasse (GRANVAL, 1987). De plus, notre travail de prélèvement s'effectue pendant les mois d'automne et d'hiver ; or la méthode formol est moins efficace en hiver, il convient donc de retenir la méthode étho-physique pour échantillonner les peuplements lombriciens dans les milieux fréquentés par la Bécasse. Il est difficile présentement d'interpréter plus finement la biomasse accessible à la Bécasse ; en effet, la connaissance des espèces consommées est encore insuffisante (GRANVAL, 1987). Toutefois, certaines espèces lombriciennes telles qu'*Allolobophora icterica* Sav. 1886 sont consommées par la Bécasse et ne sont pas capturées par la méthode formol.

IV.5.3.2. Influence du type de milieu sur la biomasse lombricienne

Les biomasses lombriciennes trouvées dans les trois types de milieux (prairies, cultures, forêts) se classent selon un gradient décroissant. Ainsi les prairies ont les biomasses lombriciennes les plus élevées (en moyenne : 1 405 kg/ha), les milieux cultivés (226 kg/ha) viennent ensuite, la forêt de Fréau (110 kg/ha), milieu acide a une biomasse lombricienne faible.

En général, les meilleures terres ont été affectées à un usage agricole. Les milieux forestiers sont très hétérogènes, soit des sols sains, frais et profonds, très favorables au développement des lombriciens, soit des sols arides, acides et/ou engorgés ne supportant que de faibles biomasses lombriciennes (BOUCHE, sous presse a), c'est ici le cas de la forêt de Fréau.

IV.5.3.3. Influence du mode de gestion agricole sur la biomasse lombricienne

1. Influence des gestions prairiales

1.A. Sur la quantité de nourriture disponible

Le pâturage semble favoriser l'accroissement de la biomasse lombricienne par l'apport de matières organiques (TREHEN et BOUCHE, 1982 ; GRANVAL, 1988b). Toutefois, il serait nécessaire de comparer les temps d'alimentation des Bécasses sur chaque type de milieu pour déterminer si le surplus de biomasse lombricienne diminue le budget temps consacré à l'alimentation et devient ainsi bénéfique à l'oiseau.

Les fonds de vallées apparaissent plus riches en lombriciens et en larves (GRANVAL, 1984), il n'est donc pas surprenant que les femelles, utilisant davantage ces milieux (FADAT et al., 1979 ; GRANVAL, 1984) en consomment plus que les mâles.

1.B. Sur l'accessibilité au site

Certains milieux prairiaux (terrains en pente, prairies situées dans les fonds de vallées), a priori non dépourvus de lombriciens, ne sont pas utilisés par la Bécasse. Les arguments alimentaires ne peuvent totalement expliquer la répartition spatiale des sites d'alimentation.

Le pâturage des prairies est favorable à leur exploitation par les Bécasses (FERRAND et GOSSMANN, 1986 et observ. pers.). La hauteur de végétation, beaucoup plus faible, facilite ainsi la pose et le déplacement des Bécasses. Nous avons pu constater l'importance de la hauteur de la végétation sur la fréquentation des prairies. Une prairie pâturée, régulièrement fréquentée en 1983/84, ne l'a pas été en 1984/85, la végétation étant trop haute (25 cm) pour permettre l'utilisation du site. Cette hauteur de la végétation est représentative du 1er stade des terres abandonnées. La déprise des terres due aux progrès agricoles et aux limitations de la production agricole (quotas laitiers) ne semble pas constituer une opportunité favorable pour la Bécasse.

En accord avec HAVET (1982) nous pensons que le pâturage direct reste la méthode d'exploitation la plus favorable pour le gibier. Nous ajouterons que le pâturage intensif favorise l'accroissement des peuplements lombriciens (travaux en cours).

IV.5.4. Conclusions

Les études de la répartition des lombriciens en milieu forestier (Fréau, Finistère) ont conduit à distinguer deux types de remises. D'une part, les fonds de vallées préférentiellement exploités par les femelles ; ce sont des lieux d'alimentation où la biomasse lombricienne est relativement nettement plus élevée que sur les plateaux et facilement accessible en raison de leur humidité quasi permanente. D'autre part, ce sont les plateaux qui sont utilisés comme sites de repos. Les notions de fond de vallée et de plateaux regroupent des caractéristiques écologiques différentes (sol, végétation, hydromorphie). Définir le rôle de chacune de ces caractéristiques aurait nécessité de disposer d'une carte pédologique précise des sols et de la végétation. N'ayant pas ces éléments, il nous est difficile d'analyser plus finement le processus. Un tel travail devrait à l'avenir s'appuyer sur les cartes de végétation données par la télédétection, et utiliser les codifications utilisées par les fiches de terrain TAAF (exposition, microrelief, TREHEN, comm. pers.)

Les milieux nocturnes fréquentés, composés essentiellement de prairies permanentes pâturées, sont six fois plus riches en lombriciens que les milieux cultivés non fréquentés, eux-mêmes plus riches que les sites diurnes fréquentés de la forêt de Fréau. Les rotations exclusivement céréalières diminuent notablement les peuplements lombriciens. Par contre, les parcelles en rotations de polyculture-élevage ont des biomasses lombriciennes voisines de celles des prairies traditionnelles. L'intensification fourragère sur prairie permanente joue favorablement sur les biomasses lombriciennes.

Les Bécasses quittent au crépuscule les milieux forestiers pour se nourrir la nuit dans les milieux prairiaux pâturés riches en lombriciens. Toutefois, les Bécasses évitent les prairies de fond de vallées, en pentes et abandonnées (hauteur de végétation importante). Ce dernier élément indique que la déprise agricole n'apparaît pas comme une alternative favorable à la Bécasse. Si l'on considère maintenant ces acquis d'une part, et le comportement de la Bécasse d'autre part, l'habitat de la Bécasse ne doit pas uniquement s'envisager sous l'aspect forestier. La présence de prairies de préférence pâturées semble nécessaire au maintien d'une population

bécassière hivernante dans l'Ouest de la France. Les prairies doivent donc être prises en compte dans la réalisation de réserves ou d'aménagements cynégétiques favorables à ce gibier. Les pratiques agricoles influencent notablement soit favorablement soit défavorablement la faune du sol en particulier les lombriciens, et par conséquent cette potentialité cynégétique qui a une grande importance pour d'autres gibiers.

Il serait intéressant dans les travaux futurs

1) vis-à-vis de la Bécasse de préciser le rôle du microhabitat (les zones de faible surface à l'intérieur d'une parcelle) auquel les bécasses sont fidèles au cours de l'hivernage dans l'Ouest de la France. En bordure méditerranéenne, il devient nécessaire de connaître la répartition spatiale nocturne des Bécasses afin de déterminer les potentialités trophiques des milieux utilisés. Enfin, les études de régime alimentaire nocturne permettront de préciser les espèces lombriciennes consommées et d'apprécier parmi les vers de terre, les espèces exploitées par la Bécasse ;

2) d'approfondir le concept de gestion cynégétique de l'espace rural pour des aménagements favorables à la fois aux gibiers herbivores et aux nombreux gibiers prédateurs de lombriciens. Cette importance de la gestion sera discutée en replaçant notre étude dans le cadre général des relations biocénotiques relatives aux lombriciens considérés comme source nutritionnelle éventuelle de la faune.

V. IMPORTANCE ALIMENTAIRE DES LOMBRICIENS POUR LA FAUNE

V.1. INTRODUCTION

L'étude relativement détaillée que nous avons faîte sur la bécasse nous a conduit à appréhender le facteur nutritionnel clé de cette espèce aviaire : les lombriciens. Or, l'importance de celui-ci avait été pour cet oiseau sous -estimée fortement précédemment (20 % initialement, 88 % réellement) et cette sous-estimation semble non pas l'exception mais la règle. Ceci nous conduit tout naturellement à nous poser la question inverse : si les lombriciens jouaient un rôle trophique majeur dans les relations biocénotiques n'avons-nous pas sous-estimé ce rôle ? La meilleure prise en compte de celui-ci ne conduirait-elle pas à une ré-évaluation de la dépendance de la faune sauvage vis-à-vis de la première masse animale de la biosphère émergée, proie potentiellement possible ? Cet aspect biocénotique fondamental n'a-t-il pas des conséquences sur la protection de la faune, la gestion du gibier omnivore et carnivore (et non simplement de la bécasse) ? Nos pratiques de gestion de l'espace enfin, en négligeant cet aspect, n'agissent-elles pas via les lombriciens sur des richesses naturelles que nous cherchons à préserver voire à valoriser, telle la chasse ou la pêche ? Vaste sujet ! Nous ne pouvons l'aborder de façon exhaustive mais nous pouvons et - tenu compte de son importance possible - devons l'aborder pour au moins mettre en évidence cette importance. Pour cela une analyse des connaissances déjà acquises aussi exhaustive que possible a été effectuée vis-à-vis des seuls vertébrés terrestres.

Ce travail vise à faire l'inventaire des prédateurs vertébrés de lombriciens. A la lumière des résultats obtenus à partir de la bécasse, nous apprécierons la valeur de l'information recueillie au niveau des vers de terre. Par ailleurs, nous voulons apprécier la fraction des vertébrés terrestres se nourrissant de vers de terre afin d'approfondir l'approche systémique de la gestion de l'espace (**V.1.**). Dans ce cadre, il devient important d'examiner l'influence de la richesse lombricienne des territoires sur leur fréquentation par les géodrilophages (**V.2.**), puis la signification des données disponibles sera critiquée (**V.3.**) pour en dégager, autant que possible, l'influence des lombriciens sur les vertébrés terrestres (**V.4.**). Une réflexion globale sur les conséquences de la gestion de l'espace (y compris quelques actes humains caractéristiques) sera enfin tentée à partir de l'information disponible (**V.5.**) afin d'aboutir en conclusion à une esquisse des relations homme/lombricien/vertébrés (**V.6.**).

V.2. ESPECES RECENSEES COMME PREDATRICES DE LOMBRICIENS

GRAFF (1983) a présenté un film montrant la consommation de lombriciens par des indiens d'Amérique du Sud. BOUGUENENC (1987) a présenté une synthèse sur le

rôle des Oligochètes dans l'alimentation des poissons. La carpe (*Cyprinus carpio* L., GUZIUR, 1976), la truite de rivière (*Salmo fario*, DE SELYS-LONGCHAMP, 1927), la truite (*Salmo trutta* L., MORIARTY, 1963), la perche (*Perca fluviatilis* L., MORIARTY, 1963), la brême (MILBRINK, 1978) sont des consommateurs d'Oligochètes terrestres.

LEE (1984) cite les groupes de prédateurs de vers de terre suivant :

oiseaux, mammifères, reptiles, amphibiens, poissons, arthropodes, insectes (courtillères, coléoptères staphylins et coléoptères carabiques, larves de diptères), myriapodes, gastéropodes (limaces, escargots) et sangsues. Un ver de terre carnivore (*Agastrodrilus dominicae* nov. sp.) a été récemment observé consommant d'autres lombriciens (LAVELLE, 1981).

V.2.1. Les oiseaux

Dans une première classification, les résultats des études de régime alimentaire seront examinés en fonction de la fréquence d'occurrence. Elle est le seul point commun de présentation des résultats du régime alimentaire. Une classification a pu être élaborée à partir de cette fréquence. La majorité des études a été réalisée en automne et en hiver.

Les espèces ont été classées dans l'ordre donné par DE VOOUS (1977).

IV.2.1.1. Les lombriciens sont la proie principale (fréquence d'occurence > 50 %) de onze espèces suivantes :

- Marouette ponctuée (*Porzana porzana*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Vanneau huppé (*Vanellus vanellus)*
  VEPSAKINEN (1968) ; BARNARD et STEPHENS (1981)

- Pluvier doré (*Pluvialis apricaria*)
  MADON (1935) ; BURTON (1974) ; BENGSTON et al. (1976, 1978)

- Bécassine des marais (*Gallinago gallinago*)
  HOFFMANN et HOERSCHELANN (1969) ; THOMAS (1973) ; ALDER (1978) ; SWIFT (1979a et b) ; OLNEY (1983) ; GREEN (1985) ; GRANVAL (non publié)

- Bécassine américaine (*Capella Gallinago delicata*)

WHITE et HARRIS (1966) ; TUCK (1972) ; SENNER et MICHELSON (1979) ; FRITZELL et al. (1979)

- Bécasse des bois (*Scolopax rusticola*)

MADON (1928) ; STERBETZ et KISS (1974) ; FADAT et al. (1979) ; KISS et STERBETZ (1979) ; HIRONS (1978, 1982) ; GRANVAL (1983, 1984, 1988b, 1987) ; LEBEURIER (1982) ; ...

- Bécasse américaine (*Scolopax minor*)

PETTINGILL (1936, 1939) ; EDMINSTER (1954) ; SHELDON (1967) ; KROHN (1970) ; LISCINSKY (1972) ; WENSTROM (1973) ; DYER et HAMILTON (1974) ; MORGENWECK (1977) ; KROHN et al. (1977) ; RABE et al. (1983) ; STRIBLING et DOERR (1985) ; MILLER et CAUSEY (1985).

- Mouette rieuse (*Larus ridibundus*)

JIRSIK (1945) ; CREUTZ (1963) ; VERNON (1970a, 1970b, 1972) ; SCHLEGEL (1977) ; EWALD (1979) ; CUENDET (1979, 1983)

- Chouette chevêche (*Athene noctua*)

LIBOIS (1977) ; GLUTZ et BAUER (1980) ; JUILLARD (1984)

- Merle noir (*Turdus merula*)

LEBEURIER et RAPINE (1941) ; EBLE (1963) ; FEDJUSIN et DOLBIK (1967) ; GAL (1967) ; DYRCZ (1969) ; AVERIN et GANJA (1970) ; GAVRILOV (1970) ; BLUMEL (1971) ; HAVLIN (1977) ; ARTEMJEV et POPOV (1978) ; SIMMS (1978) ; STEPHAN (1985).

- Corbeau freux (*Corvus frugilegus*)

LOCKIE (1955, 1956a et b) ; PANTING (1955) ; MALCEVSKIJ (1959) ; PUTSENSKO et INOZENCEV (1968) ; HOLYOAK (1968, 1972) ; GROMADZKA (1980)

V.2.1.2. ILs sont la proie régulière (10 % < fréquence d'occurrence < 50 %) de trente trois espèces appartenant essentiellement au groupe des limicoles et des turdidés :

- Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*)

KRAFFT (1983)

- Buse variable (*Buteo buteo)*
  DAVIS (1955) ; SMITH (1955) ; KALLENDER (1976) ; DE RUFFRAY et BAYLE (1981) ; TUBBS et TUBBS (1985)

- Faisan (*Phasianus colchicus*)
  COLLINGE (1924, 1927)

- Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*)
  DAVIS (1958) ; SCHRUBB (1980) ; YALDEN et WARBURTON (1979)

- Râle d'eau (*Rallus aquaticus*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Poule d'eau (*Gallinula chloropus*)
  COLLINGE (1924, 1927) ; HOWES (1976)

- Grue cendrée (*Grus grus*)
  REINECKE et KRAPU (1986)

- Huitrier pie (*Haematopus ostralegus*)
  DARE et MERCER (1966) ; HEPLESTON (1971, 1972)

- Oedicnème criard (*Burhinus oedicnemus*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Pluvier guignard (*Endromias morinellus*)
  MADON (1935) ; CRAMP et SIMMONS (1983) ; CARLINO et al. (1984)

- Bécassine sourde (*Lymnocryptes minimus*)
  CRAMP et SIMMONS (1983) ; VEIGA (1985)

- Bécassine double (*Gallinago media*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Barge à queue noire (*Limosa limosa)*
  BEAUDOIN et CORMIER (1972) ; CRAMP et SIMMONS (1983)

- Barge à queue rousse (*Limosa lapponica*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Courlis cendré (*Numenius arquata*)
  BURTON (1974)

- Chevalier gambette (*Tringa totanus*)
  KISTYAKWSKI (1957) ; NORLIN (1965)

- Chevalier aboyeur (*Tringa nebularia*)
  MOORE (1947) ; SWENNEN (1971)

- Goéland brun (*Larus fuscus*)
  HARRIS (1964) ; MUDGE (1978)

- Goéland argenté (*Larus argentatus*)
  SPAANS (1971) ; HARRIS (1964) ; ANDERSSON (1970) ; DAVIES (1973) ; MUDGE (1978) ; WITT et al. (1981)

- Goéland cendré (*Larus canus*)
  FLORENCE (1912, 1914, 1915) ; COLLINGE (1924, 1927) ; SPARK (1951) ; VERNON (1972)

- Goéland d'Audouin (*Larus audouinii*)
  WITT et al. (1981)

- Goéland marin (*Larus marinus*)
  HARRIS (1964)

- Chouette hulotte (*Strix aluco*)
  COLLINGE (1913) ; SOUTHERN (1954, 1969) ; HIRONS (1976) ; DELMEE et al. (1979) ; BAUDVIN et DESSOLIN (1987)

- Grive litorne (*Turdus pilaris*)
  SIMMS (1978) ; LUBCKE et FURRER (1985)

- Merle à plastron (*Turdus torquatus*)
  SIMMS (1978)

- Grive musicienne (*Turdus philomelos*)
SIIVONEN (1939) ; DAVIES et SNOW (1965) ; DYRCZ (1969) ; RAISS (1976) ; SIMMS (1978)

- Grive mauvis (*Turdus iliacus*)
TYRVAINNEN (1969) ; BRENSING (1977) ; SIMMS (1978)

- Grive draine (*Turdus viscivorus*)
SIMMS (1978)

- Etourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*)
KALABACH (1922) ; MOEDD (1976) ; HAVLIN (1977) ; CLERGEAU (1981)

- Pie bavarde (*Pica pica*)
HOGSTED (1980) ; BALANCA (1983, 1984)

- Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*)
HOLYOAK (1967, 1968, 1972)

- Choucas des Tours (*Corvus monedula*)
HOLYOAK (1967, 1968, 1972)

- Corneille noire (*Corvus corone corone*)
MADON (1928, 1935) ; LOCKIE (1956b) ; FOG (1963) ; HOLYOAK (1972) ; HOUSTON (1977) ; YOM TOV (1975) ; JOLLET (1982, 1984) ; STUDER-THIERSCH (1984)

En conclusion, les groupes principaux d'oiseaux prédateurs réguliers de vers de terre sont les Limicoles, les Turdidés, les Corvidés et les Laridés.

V.2.1.3. Le ver de terre est la proie occasionnelle (fréquence d'occurrence < 10 %) de 82 espèces :

- Héron gardeboeuf (*Bulbucus ibis*)
BREDIN (1984)

- Milan noir (*Milvus migrans*)
BOUCHE (1972) ; CRAMP et SIMMONS (1983)

- Milan royal (*Milvus milvus*)
  GARZON (1974)

- Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*)
  DRONEAU (1984)

- Caille des blés (*Coturnix coturnix*)
  ONC (1984)

- Outarde canepetière (*Tetrax tetrax*)
  MADON (1928) ; GEROUDET (1978) ; CRAMP (1980)

- Avocette (*Recurvirostra avosetta*)
  MADON (1935)

- Petit gravelot (*Charadrius dubius*)
  MADON (1935)

- Grand gravelot (*Charadrius hiaticula*)
  MADON (1935) ; CRAMP et SIMMONS (1983)

- Gravelot à collier interrompu (*Charadrius alexandrinus*)
  MADON (1928) ; CRAMP et SIMMONS (1983)

- Chevalier culblanc (*Tringa ochropus*)
  MADON (1935) ; GLUTZ et al. (1977) ; CRAMP et SIMMONS (1983)

- Chevalier sylvain (*Tringa glareola*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Chevalier guignette (*Tringa hypoleucos*)
  COLLINGE (1924, 1927)

- Bécasseau combattant (*Philomachus pugnax*)
  CRAMP et SIMMONS (1983)

- Mouette mélanocéphale (*Larus melanocephalus*)
  INSENMANN (1975)

- Pigeon ramier (*Columba palumbus)*
  SCHNOCK et SEUTIN (1971)

- Martin pêcheur (*Alcedo athis*)
  THONNERIEUX (1982)

- Coucou gris (*Cuculus canorus*)
  COLLINGE (1924, 1927) ; GREEN (1928)

- Torcol fourmilier (*Jynx torquilla*)
  KORAL (1976)

Pour les espèces suivantes nous n'avons pas de références précises, seules les indications données par CRAMP et SIMMONS (1977, 1983), CRAMP (1980, 1985) et les divers ouvrages de GEROUDET (1951, 1955, 1957, 1965, 1978, 1985) sont disponibles.

Héron cendré (*Andea cinerea*), Aigrette garzette (*Egretta garzetta*), Héron crabier (*Ardeola ralloides*), Grand butor (*Butaurus stellaris*), Flamant rose (*Phoenicopterus ruber*), Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), Canard pilet (*Anas acuta*), Harle huppé (*Mergus serrator*), Bondrée apivore (*Pernis apivorus*), Tétras lyre (*Tetrao tetrix*), Perdrix bartavelle (*Alectoris graeca*), Râle des genêts (*Crex crex*), Foulque macroule (*Fulica atra*), Outarde barbue (*Otis tardis)*, Tournepierre à collier (*Arenaria interpres*), Courlis à bec grèle (*Numenius tenuirostris*), Courlis corlieu (*N. phaepus)*, Phalarope à bec large (*Phalaropus folicarius*), Mouette pygmée (*Larus minutus*), Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*), Guiffette noire (*Chlidonias niger*), Guifette moustac (*C. hybrida*), Sterne hansel (*Gelochelidon nilotica*), Pigeon biset (*Colomba livia*), Pigeon colombin (*C. oenas*), Tourterelle des bois (*Streptopelia turtus*), Hibou moyen-duc (*Asio otus*), Hibou des marais (*A. flammeus*), Hibou petit-duc (*Otus scops*), Chouette effraie (*Tyto alba*), Rollier d'Europe (*Coracias garrulus*), Huppe fasciée (*Upupa epops*), Pic-vert (*Picus viridis*), Alouette des champs (*Alauda arvensis*), Pipit farlouse (*Anthus pratensis*), Bergeronnette grise (*Motacilla alba*), Accenteur alpin (*Prunella collaris*), Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), Rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*), Gorgebleue à miroir (*L. svecica*), Rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*), Rougequeue à front blanc (*P. phoenicurus*), Traquet tarier (*Saxicola rubetra*), Traquet pâtre (*S. torquata*), Merle de roche (*Monticola saxitilis*), Merle bleu (*M. solitarius*), Bouscarle de Cetti (*Cettia cetti)*, Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*), Pie-grièche écorcheur (*Larius collurio*), Pie-grièche à tête rousse (*L. senator*), Pie-grièche grise (*L. excubitor*), Geai des chênes (*Garrulus glandarius*), Cassenoix

Corneille mantelée (*Corvus corone*), Grand Corbeau (*C. corax)*, Moineau domestique (*Passer domesticus*), Moineau friquet (*P. montanus*), Pinson des arbres (*Fringilla coelebs)*, Gros bec (*Coccothraustes coccothraustes*), Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), Bruant proyer (*E. calandra*).

V.2.1.4. Alimentation des jeunes

1) Les lombriciens sont un aliment principal des poussins des cinq espèces suivantes (fréquence d'occurrence > 50 %) :

- Bécassine des marais
  GREEN (1985)
- Bécasse des bois
  HIRONS et JOHNSON (1985)
- Mouette rieuse
  CREUTZ (1963) ; LANDRY (1978) ; ALLAINE et al. (1987)
- Chouette chevêche
  JUILLARD (1984)
- Grive mauvis
  TIRVAINEN (1969)

2) Les lombriciens sont un aliment régulier des poussins de cinq espèces suivantes (10 % > fréquence d'occurrence > 50 %) :

- Huitrier-pie
  HEPPLESTON (1971)
- Vanneau huppé
  MATTER (1982)
- Merle noir
  DYRCZ (1969) ; SIMMS (1978) ; TOROK (1981, 1985)
- Corbeau freux
  LOCKIE (1956b) ; COLEMAN (1971)
- Etourneau sansonnet
  DUNNET (1955) ; GROMADZKI (1969) ; CLERGEAU (comm. pers.)
- Corneille noire
  LOCKIE (1955, 1959b) ; STUDER-THIERSCH (1984)

3) Les lombriciens sont un aliment occasionnel des poussins de six espèces (fréquence d'occurrence < 10 %) :

- Perdrix grise
  BIRKAN (1970)
- Oedicnème criard
  GEROUDET (1985)
- Geai des chênes
  OWEN (1956)
- Pie bavarde
  LOCKIE (1955) ; OWEN (1956) ; HOGSTED (1980) ; BALANCA (1983)
- Hulotte
  MACDONALD et MAC DOUGALL (1970) ; MACDONALD (1976)
- Choucas des tours
  LOCKIE (1955, 1959b) ; KAMINSKI (1985)

V.2.2. <u>Les mammifères</u>

Les mammifères ont été classés suivant l'ordre donné par l'atlas des mammifères sauvages de France (FAYARD, 1984).

V.2.2.1. Les lombriciens sont la proie principale (fréquence d'occurrence 50 %) de cinq espèces :

- Hérisson (*Erinaceus europaeus*)
  BROCKIE (1959) ; MORRIS (1963) ; CAMPBELL (1973) ; YALDEN (1976) ; REEVE (1982) ; BERTHOUD (1982) ; GROSSHANS (1983)

- Taupe (*Talpa europaea*)
  BARRETT-HAMILTON (1910) ; ARLTON (1936) ; EVANS (1948) ; GODET (1951) ; HAINARD (1961) ; PLISKO (1961) ; HAWKINS et JEWEL (1962) ; MEAD-BRIGGS (1964) ; SKOCZEN (1965) ; RAW (1966) ; MELLANBY (1966) ; IVANTER (1969) ; SHILOVA et al. (1971) ; LARDKIN (1977) ; FUNMILAYO (1979)

- Musaraigne carrelet (*Sorex araneus*)
  RUDGE (1968)

- Musaraigne aquatique (*Neomys fodiens*)
  CHURCHFIELD (1979)

- Blaireau européen (*Meles meles*)

NOTINI (1948) ; ANDERSEN (1955) ; CHICHIKIN (1968) ; SKOOG (1970) ; HANCOX (1973) ; BRADBURY (1977) ; RAHM et BORN (1976) ; WIERTZ (1976) ; KRUUK (1978a) ; KRUUK et al. (1979) ; KRUUK et LILL (1981) ; KRUUK et PARISH (1981) ; MOUCHES (1980, 1981, 1982) ; HENRY (1983a, 1984) ; BROWN (1983) ; HARRIS (1984) ; STOCKER et LUPS (1984) ; CIAMPALINI et LOVARI (1985) ; KRUUK et PARISH (1985) ; KRUUK (1986)

V.2.2.2. Ils sont une proie régulière (10 % > fréquence d'occurrence > 50 %) de cinq espèces :

- Renard roux (*Vulpes vulpes*)

LOCKIE (1959a) ; LEVER (1969) ; JEFFERIES (1974) ; STODDART (1974) ; MACDONALD (1977, 1980) ; JULLIOT (1987)

- Belette (*Mustela nivalis*)

KING (1980) ; RIOLS (comm. pers.) ; MAC DONALD (1983)

- Fouine (*Martes foina*)

WAECHTER (1975) ; CLEMENT et SAINT GIRONS (1977) ; RASMUSSEN et MADSEN (1985) ; CUGNASSE (comm. pers.)

- Genette (*Genetta genetta*)

CUGNASSE et RIOLS (1984)

- Sanglier (*Sus scrofa*)

BAETTIG (1980) ; GENOV (1981) ; CONNER (1982)

V.2.2.3. Ils sont une proie occasionnelle (fréquence d'occurrence < 10 %) de sept espèces :

- Martre (*Martes martes*)

MARCHESI (1985) ; LABRID (1986)

- Putois (*Mustela putorius*)

consommation supposée

- Campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*)

WRANGEL (1940) ; HAMILTON (1941) ; WATTS (1968) ; HANSSON (1971) ; HOLISOVA (1971) ; HOLISOVA et OBTREL (1979)

- Mulot (*Apodemus sylvaticus*)

HOLISOVA (1960) ; WATTS (1968) ; HANSSON (1971) ; OBRTEL (1974) ; GREEN (1979) ; OBRTEL et HOLISOVA (1979) ; BUTET (1985, 1986a et b)

- Mulot à gorge jaune (*A. flavicollis*)

OBRTEL (1973, 1974)

- Mulot rayé (*A. agrarius*)

PIECHOCKI (1955) ; WITHAKER (1966) ; HOLISOVA (1967) ; NORMAN (1970) ; HOUTCOOPER (1978) ; OBRTEL et HOLISOVA (1980) ; OBRTEL et HOLISOVA (1981)

- Chat haret (*Felix catus*)

PERICART (1985)

V.2.3. Les reptiles et les batraciens

Trente deux espèces de reptiles et de batraciens sont consommatrices de lombriciens. Ces espèces ont été en majorité recensées dans FRETEY (1975, 1986).

- Euprocte pyrénéen (*Euproctus aspen*)
- Euprocte de Corse (*E. montanus*)
- Salamandre noire (*Salamandra atra*)

BAS LOPEZ et al. (1979)

- Salamandre tachetée (*S. s. terrestris*)
- Triton crêté (*Triturus cristatus*)
- Triton marbré (*T. marmoratus*)
- Triton ponctué (*T. vulgaris*)
- Triton alpestre (*T. alpestris*)

CHACORNAC et JOLY (1985) ; JOLY (1986)

- Alytes accoucheur (*Alyster obstreticans*)
- Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*)
- Discoglosse peint (*Discoglossus pictus*)

lombrics importants

- Discoglosse sarde (*D. sardus*)

- Pelobate brun (*Pelobates fuscus*)
- Crapaud commun (*Bufo bufo)*

  LESCURE (1966)
- Grenouille oxyrhine (*Rana arvalis*)
- Crapaud vert (*Bufo viridis*)
- Grenouille agile (*Rana dalmatina*)
- Grenouille rieuse (*R. ridibunda*)
- Grenouille rousse (*R. temporaria*)

  SMITH (1951)
- Cistude d'Europe (*Emys orbicularis*)
- Tortue d'Hermann (*Testudo hermani*)
- Orvet fragile (*Anguis fragilis*)

  POIVRE (1972)
- Lézard des souches (*Lacerta agilis*)

  1ère proie : lombrics
- Lézard ocellé (*L. lepida*)

  FRETEY (1985)
- Lézard des murailles (*Podarcis muralis*)
- Lézard vert (*L. viridis*)

  SAINT GIRONS (comm. pers.)
- Lézard vivipare (*L. vivipara*)
- Seps strié (*Chalcides chalcides striatus*)
- Couleuvre lisse (*Coronella austriaca*)
- Couleuvre vipérine (*Natrix maura*)

  CHEYLAN (comm. pers.) ; STEWARD (1971) ; CUGNASSE (comm. pers.)
- Vipère péliade (*Vipera berus*)
- Couleuvre à collier

  CHEYLAN (comm. pers.)

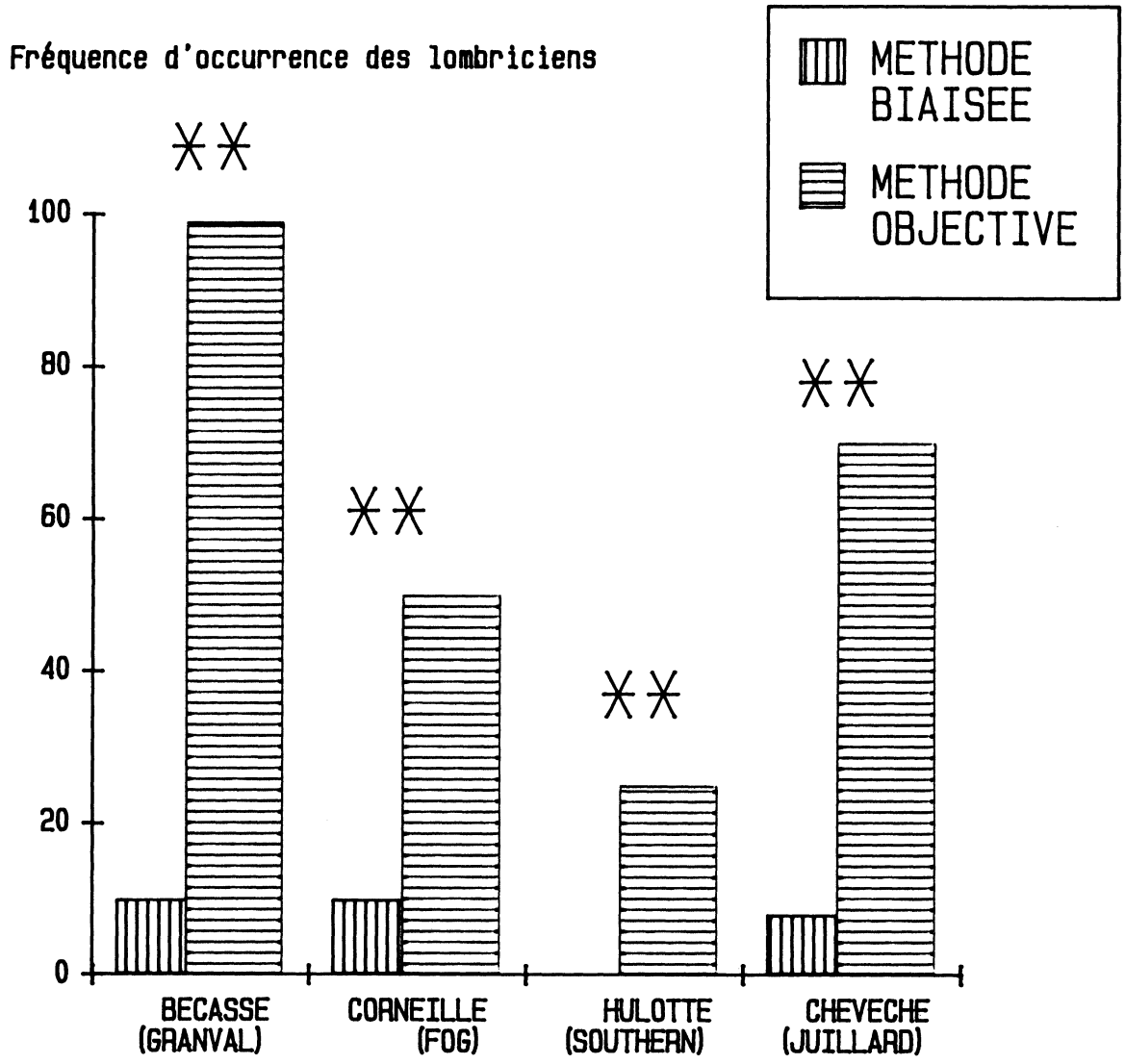
V.2.4. Estimation de l'importance des lombriciens dans l'alimentation du gibier

La quantité de petits gibiers tués pour la saison 1983-84 est estimée à :
46 764 000 pièces (ONC, 1985).

D'après les listes précédentes :

- le ver de terre serait la proie principale de 3 420 000 pièces, soit 7,3 % du tableau national global,

Fig.V.1 COMPARAISON DE LA FREQUENCE D'OCCURRENCE DE LOMBRICIENS SUIVANT LES METHODES D'ETUDE DE REGIME ALIMENTAIRE



- le ver de terre serait la proie secondaire de 13 574 000 pièces, soit 29 % du tableau national global,

- le ver de terre serait la proie accidentelle de 12 770 000 pièces, soit 27,3 % du tableau national global,

D'après ces résultats, le ver de terre contribuerait donc à la nutrition de 63,64 % du petit gibier tué en France.

Parmi le gros gibier, signalons le Sanglier, prédateur méconnu, mais fort probable des lombriciens. Son homologue domestique en est consommateur. En Papouasie, on a comparé la croissance de deux lots de porcs (ROSE, 1981) : le premier lot avait la possibilité de fouir le sol, le deuxième ne le pouvait pas. Les deux lots avaient la même alimentation en patates douces. Les premiers ont eu un gain moyen quotidien de 140 g/j, les seconds maigrissaient. Un porc libre consomme journellement entre 414 et 1 224 lombriciens, représentant environ 330 g de vers (soit 29 g de protéines incluant 1,7 g de lysine). BOUCHE a observé, en Corse, une activité intense de fouille des porcs libres dans des lieux où les lombriciens sont le seul aliment libre.

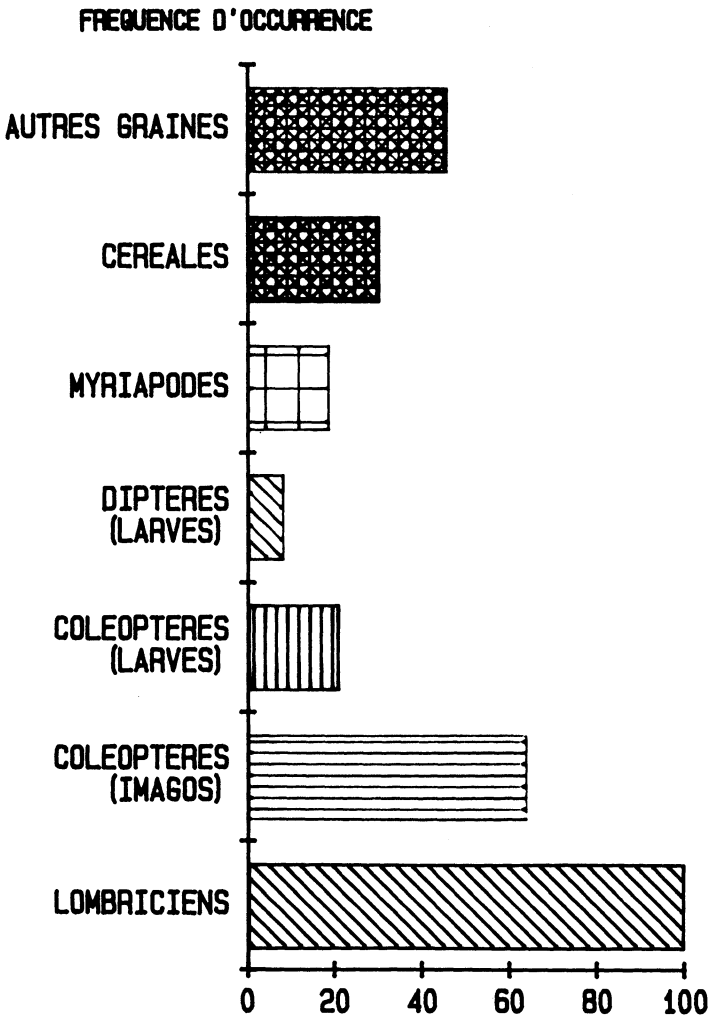
Des soies de lombriciens ont été trouvées dans les contenus stomacaux d'oies domestiques élevées dans les prairies (RECH, comm. pers.).

V.3. SIGNIFICATION DES INFORMATIONS DISPONIBLES

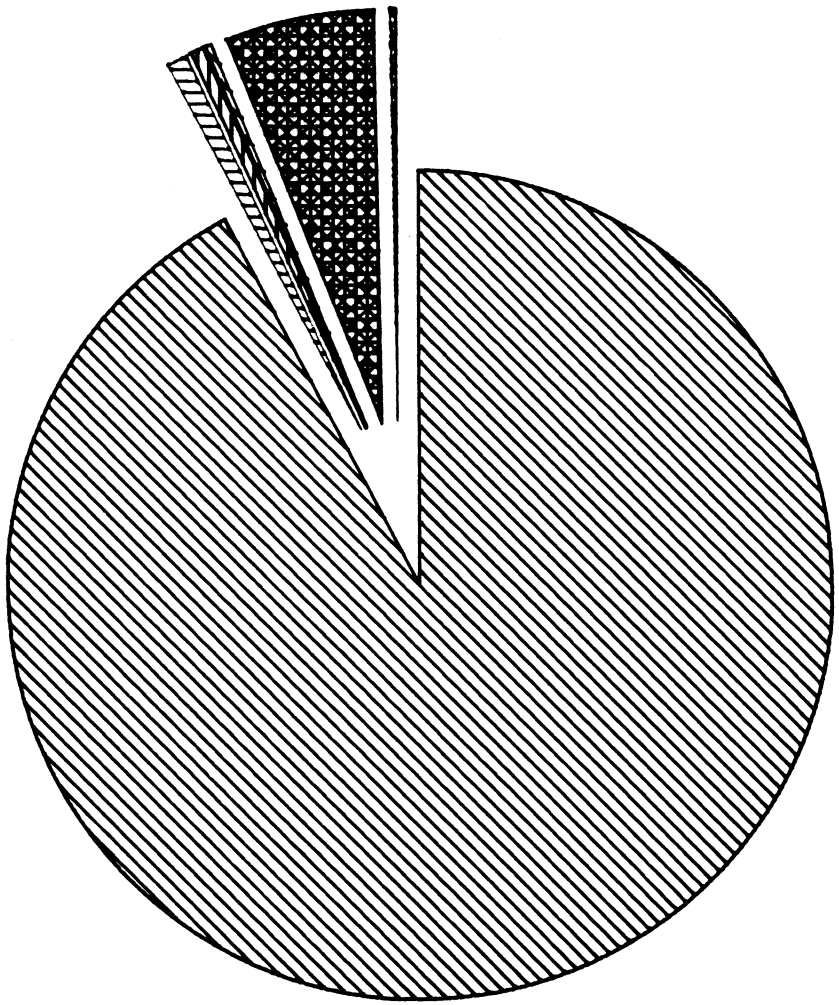
V.3.1. Influence de la méthode d'étude sur la fréquence d'occurrence des vers de terre dans le régime alimentaire de leurs prédateurs (fig. V.1., tab. V.1.)

L'existence d'une digestion différentielle selon les proies et selon les espèces prédatrices (temps de digestion d'un ver de terre inférieur à 30 minutes, insecte encore intact 4 heures après l'ingestion (KOERSVELD, 1950 ; TUCK, 1972 ; CUSTER et PITELKA, 1975 ; CUENDET, 1979 ; LIFJELD, 1983), résumée dans GRANVAL (1987) entraîne la sous-estimation des proies labiles. Un exemple de cette sous-estimation est le cas de la Bécasse. La fréquence d'occurrence des vers de terre est estimée à 20 % avec les méthodes traditionnelles et à 99,4 % avec la méthode BOUCHE et al. (1984b) (GRANVAL, 1983, 1984). La méthode reposant sur la recherche des gésiers des lombriciens (BRADBURY, 1977), dans les fèces et/ou les contenus stomacaux s'avère peu fiable, ces gésiers disparaissant rapidement avec le temps (WROOT, 1985). Seule la présence de soies représente un critère fiable de la consommation de lombriciens. Une méthode de quantification des lombriciens ingérés à partir des soies présentes dans les contenus stomacaux a été mise au point

Fig.V.2 ALIMENTATION DE LA MOUETTE RIEUSE (CUENDET, 1979)



IMPORTANCE ENERGETIQUE EN %



(BOUCHE et al., 1984b). Cependant, il n'est pas possible, présentement, d'identifier les espèces de lombriciens à partir des soies (GRANVAL, 1984).

V.3.2. Nature et validité des résultats exprimés

V.3.2.1. Nature des résultats exprimés

Dans la majorité des études de régime alimentaire, seule la fréquence d'occurrence est calculée.

L'importance pondérale de chaque type de proie dans le régime alimentaire est rarement estimée. Ainsi chez la Mouette rieuse, la fréquence d'occurrence est respectivement pour les lombriciens et les insectes de 100 % et de 74,7 %, ce qui représente 92,3 % et 1,7 % de la biomasse ingérée (CUENDET, 1979). Des résultats semblables sont obtenus pour la Bécasse des bois.

V.3.2.2. Les espèces prédatrices sous-étudiées

Certaines espèces comme le Blaireau sont très bien étudiées. Par contre, le groupe des petits carnivores a une alimentation mal définie. La prédation des limicoles sur les vers de terre est mal connue, en particulier chez la Bécassine des marais, la Bécassine sourde, le Vanneau huppé, le Courlis cendré. Dans l'état actuel des connaissances, le rôle exact du ver de terre pour le Sanglier ne peut être précisé, mais il n'est surement pas négligeable.

V.3.2.3. Evolution des régimes alimentaires au cours du cycle nycthéméral et annuel

De nombreuses espèces de limicoles se nourrissent pendant la nuit et leur régime alimentaire n'a pas été étudié. Les lombriciens sont plus accessibles durant cette période du nycthémère et certains prédateurs ne les capturent qu'à cette occasion.

Peu d'informations sont disponibles sur l'évolution des régimes alimentaires pendant le cycle annuel. Seule la synthèse sur les Turdidés permet de montrer que la consommation des lombriciens est plus importante en automne et au printemps (SIMMS, 1978) (**fig. V.3**). C'est à cette période que leur rythme d'activité superficielle est le plus important. On remarquera également la complémentarité des rythmes arthropodes, lombriciens (**fig. V.4.**).

FIGURE V.3.
Sources de nourriture exploitées par les turdidés anglais (d'après SIMMS, 1978)

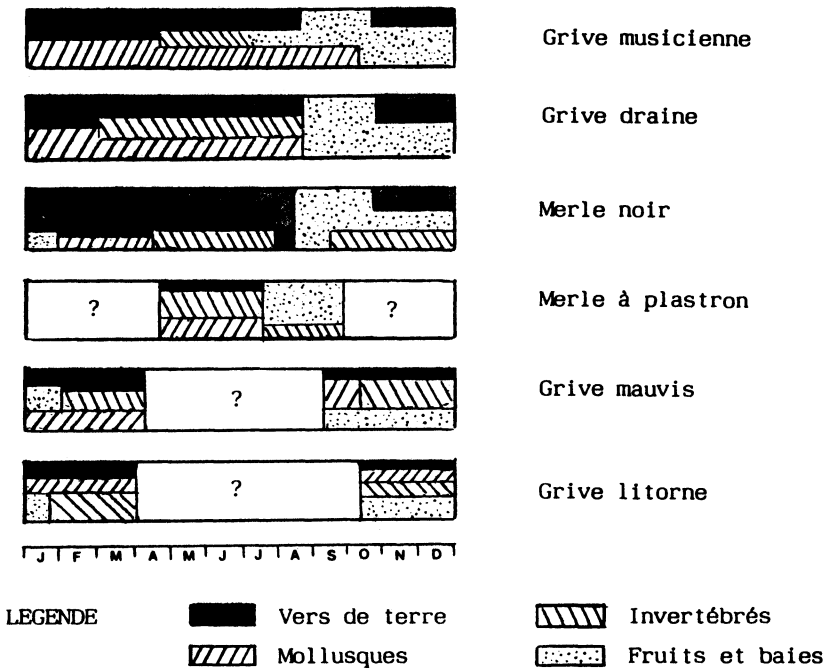
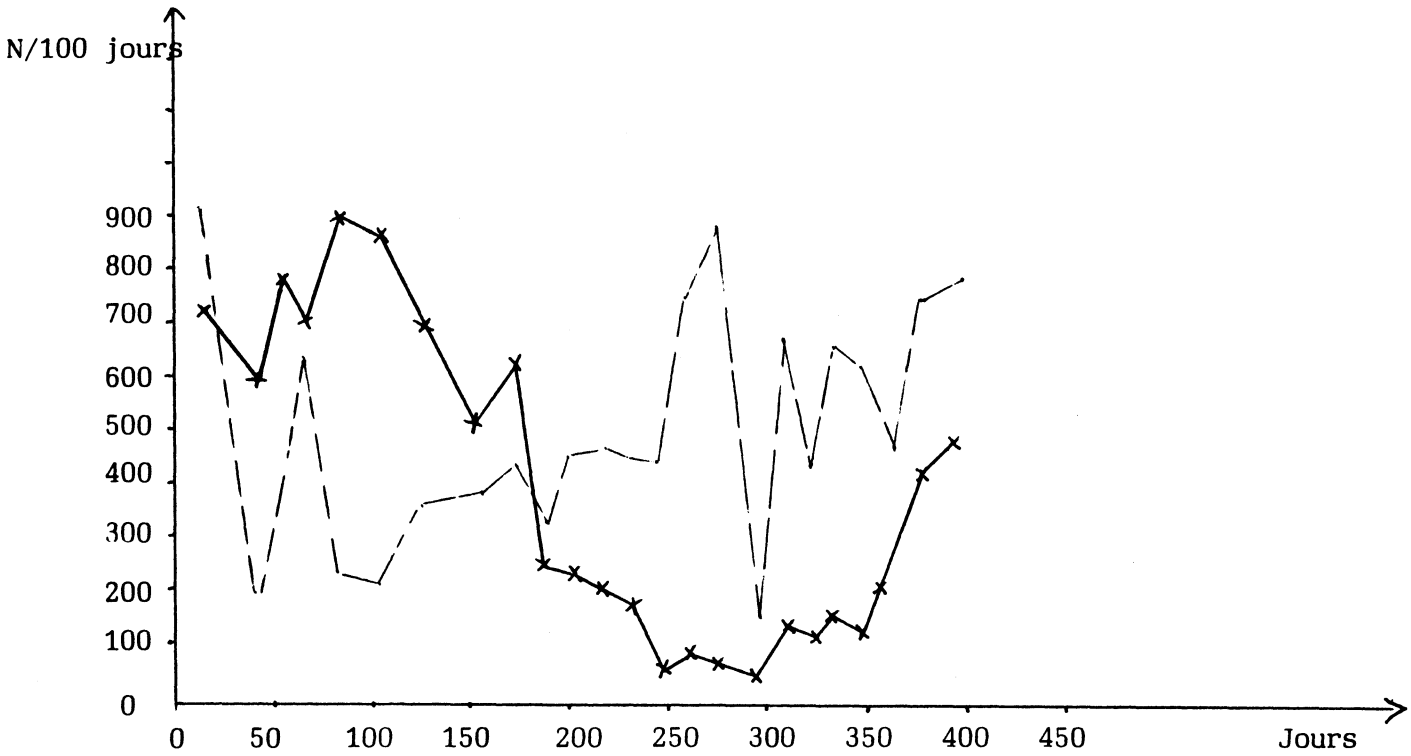


FIGURE V.4.
Rythme d'activité superficielle (= rythme des disponibilités nutritionnelles pour les vertébrés) des arthropodes (traits forts-croix) et lombriciens (traits légers). Noter la complémentarité de ces rythmes. Nombres moyens N d'individus capturés à chaque période rapportée à 100 jours



V.3.2.4. Espèces lombriciennes consommées

L'intérêt de la détermination des espèces est double : elle permet d'une part, de connaître la partie accessible à la prédation de la biomasse disponible de lombriciens et, d'autre part, d'apprécier le poids moyen des vers de terre consommés car le dénombrement des soies proposé (BOUCHE et al., 1984a) est une estimation précise du nombre des individus consommés mais approximative des biomasses ingérées.

La quasi totalité des études de régime alimentaire n'indique pas l'identité des espèces de vers de terre consommées, le plus souvent, seul le mot ver de terre est employé. Quelques travaux évoquent le nom unique de *Lumbricus terrestris* comme si c'était la seule espèce lombricienne existante. Le mythe "*L. terrestris*" n'est pas un phénomène nouveau, puisqu'il a déjà été évoqué (STEPHENSON, 1930 ; BOUCHE, 1970). Cette dénomination doit être lue avec beaucoup de prudence, elle désigne tantôt "les vers de terre" en général, tantôt lorsque les auteurs ont effectivement identifié le matériel, une espèce précise.

TABLEAU V.2. : COMPARAISON ALIMENTATION DISPONIBLE - ALIMENTATION PRELEVEE (BENGSTON et al., 1978)

	ESPECES LOMBRICIENNES PRESENTES DANS LES SOLS	ESPECES LOMBRICIENNES CONSOMMEES
Nicodrilus caliginosus	37 %	61 %
Lumbricus rubellus	29 %	28 %
Lumbricus terrestris	33 %	11 %

Lumbricus terrestris n'est pas consommé par la Bécasse américaine bien qu'il soit présent dans les sols où elle se nourrit (REYNOLDS et al., 1977). Il apparaît à la suite de ces travaux (**tab. V.2.**) que *Lumbricus terrestris* est moins accessible à la prédation diurne que *Nicodrilus caliginosus* sp. Il se confirme donc que cette espèce est confondue avec d'autres. Le nombre d'espèces élevé (175 en France, BOUCHE, 1972) contribue à cette confusion. Les lombriciens disparaissent très vite dans les contenus stomacaux (30 mn). Cela explique en partie l'absence d'information sur l'identité des espèces. De plus, la digestion post-mortem diminue par trois la fréquence d'occurrence des lombriciens et rend impossible leur identification. En supprimant cette digestion post-mortem par prélèvement dès la mort des oiseaux (Bécasse, Bécassine des marais) les espèces lombriciennes citées au **tableau V.3.** ont pu être identifiées.

TABLEAU V.3.

Liste des espèces de vers de terre identifiés dans les contenus stomacaux

	ESPECE PREDATRICE	AUTEURS
EPIGES		
Dendrobaena attemsi	Bécasse des bois	GRANVAL, 1984
Dendrobaena octaedra	Bécasse des bois	GRANVAL, 1984
	Bécasse américaine	REYNOLDS, 1977
Dendrobaena sp.	Bécasse américaine	REYNOLDS, 1977
Lumbricus rubellus	Bécasse des bois	GRANVAL, 1984
	Bécasse américaine	REYNOLDS, 1977
	Pluvier doré	KRUUK, 1978b
	Blaireau	KRUUK, 1978b
Lumbricus castaneus	Huîtrier-pie	DARE ET MERCIER,1966
Eisenia nordenskjosldi	Chevalier combattant	in CRAMP et al., 1983
Eiseniella tetraedra	Bécassine des marais	GRANVAL, n.p.
EPI-ANECIQUES		
Lumbricus terrestris		Nombreux auteurs
	Pluvier doré	BENGSTON et al., 1978
	Hérisson	YALDER, 1976
	Huîtrier-pie	DARE et MERCER, 1966
	Chouette chevêche	BOUCHE, comm. pers.
	Taupe	PLISKO, 1961
Lumbricus festivus	Bécasse des bois	GRANVAL, 1983
Lumbricus soit :		
festivus		
centralis	Bécasse des bois	GRANVAL, 1983
terrestris		
Apporectodea tuberculata	Bécasse américaine	REYNOLDS, 1977
ANECIQUES		
Nicodrilus nocturnus var. cistercianus	Bécasse des bois	GRANVAL, 1983
Nicodrilus giardi	Bécasse des bois	GRANVAL, 1984
Nicodrilus nocturnus	Bécassine des marais	GRANVAL, n.p.
Nicodrilus longus	Huîtrier-pie	DARE ET MERCER, 1966
Nicodrilus caliginosus	Huîtrier-pie	DARE ET MERCER, 1966
	Hérisson	CAMPBELL, 1973
	Pluvier doré	BENGSTON et al., 1978
	Taupe	PLISKO, 1961
Allolobophora rosea	Huîtrier-pie	DARE ET MERCER, 1966
	Taupe	PLISKO, 1961
	Pluvier doré	YALDEN, 1976
	Blaireau	HANCOX, 1973
	Chouette hulotte	MAC DONALD et MAC DOUGALL, 1970
Scherotheca gigas rhodana	Renard	BOUCHE, comm. pers.
Scherotheca sp.	Bécasse des bois	BOUCHE et GRANVAL,
ENDOGES		
Allolobophora icterica	Bécasse des bois	GRANVAL, 1983
Octolasion lacteum	Taupe	PLISKO, 1961
PAS DE CATEGORIE ECOLOGIQUE DETERMINEE		
Allolobophora chlorotica chlorotica	Bécasse des bois	GRANVAL, 1987
	Bécassine des marais	GRANVAL, n.p.

En définitive très peu d'informations sont disponibles sur l'identité des espèces lombriciennes consommées. Dans ces conditions il devient difficile d'évaluer la fraction des lombriciens disponibles soumis à la prédation.

V.3.2.5. Quantités consommées

Peu d'informations sur les quantités consommées sont disponibles. CUENDET estime à 120 g la ration quotidienne des vers de terre ingérés par la Mouette rieuse (CUENDET, 1979). Malgré la consommation élevée et l'importance des colonies, les Mouettes rieuses ne prélèvent que 3 à 5 % de la biomasse présente dans les milieux qu'elles fréquentent (canton de Vaud, Suisse). KRUUK (1978b) estime la consommation quotidienne du Blaireau à 720 g (560-850 g) et le prélèvement des blaireaux, au maximum, à 10 % de la production annuelle de lombriciens.

Il est rarement précisé si les lombriciens sont prélevés entiers ou seulement en partie. Dans le cas de la Bécasse, nous avons observés les deux cas.

V.3.2.6. Importance qualitative des lombriciens

Outre leur richesse en acides aminés et acides gras indispensables, la connaissance des régimes alimentaires des oiseaux permet d'établir le bilan des macro-éléments. Ainsi chez le pigeon ramier, LACHIVER n'a pas pu équilibrer le bilan de l'iode. Cela sous-entend que la connaissance de l'alimentation de cet oiseau était incomplète ou biaisée. C'est en recherchant les proies riches en iode que LACHIVER et BOULU-LAPOINTE (1986) ont constaté la richesse en iode des vers de terre. Ils en ont déduit que les lombriciens entraient dans l'alimentation des pigeons ramiers pour une part plus importante que celle qui était connue. A l'aspect quantitatif se superpose une problématique diététique mal maîtrisée mais bien connue des zootechniciens. Le rôle des nombreux acides gras insaturés serait aussi à préciser (vis-à-vis de la qualité nutritionnelle des ingestats du gibier).

V.3.3. Conclusions

En dépit de l'inadéquation des méthodes d'étude (cf. **chapitre II**), de la rareté de ces études et de la dispersion des résultats dans la littérature, on a pu montrer que les lombriciens contribuent à l'alimentation de 63 % du petit gibier tué en France. 175 prédateurs (mammifères, oiseaux, reptiles et batraciens) sont consommateurs de

TABLEAU V.4.
Nombre de géodrilophages recensés par les auteurs classiques

ESPECES RECENSEES	STEPHENSON (1930)	AVEL (1959)	STOLTE (1962,1968 1969)	BOUCHE (1972)	EDWARDS LOFTY (1972)	BACHELIER (1978)	GRAFF (1983)	MACDONALD (1983)	LEE (1985)
Homme					Maoris				
Oiseaux	oiseaux	oiseaux		12	nb espèces	oiseaux	hiboux Laridés	15	4
Mammifères		blaireau taupe petits mammif.	taupe	musaraigne taupe sanglier	blaireau taupe musaraigne	taupe	taupe	12	renard blaireau taupe musaraign
Invertébrés									
Limaces		testacelle	limace	testacelle	3 espèces de testacel.				x
Annélides				sangsue	sangsue				
Insectes									
Carabidae				x	x				x
staphilinidae				x	x	x			x
Myriapodes					x	x			x
Poissons				x				-	x
Amphibiens				x		grenouille crapaud salamandre		3	
Reptiles								3	x
TOTAL ESPECES NOMMEES PRECISEMENT	0	3	1	14	9	1	1	33	8

lombriciens. Chez les oiseaux, les Limicoles, les Turdidés, les Laridés et les Corvidés sont les principaux groupes consommateurs de lombriciens.

A l'avenir, la prédation devra être retenue comme une cause importante de mortalité et donc un facteur à prendre en compte dans la dynamique des peuplements lombriciens. A l'examen critique de la bibliographie, la géodrilophagie a été largement sous-estimée par les auteurs classiques ayant réalisé des synthèses sur les lombriciens. En effet, seule une trentaine d'espèces prédatrices ont été recensées (**tab. V.4**). Les travaux futurs devront porter sur le régime alimentaire nocturne des prédateurs. En effet, à cette période du nycthémère, une grande majorité de lombriciens sont plus accessibles à la prédation. Il serait en outre très souhaitable que la détermination des espèces lombriciennes soit effectuée dès que l'état de conservation des proies le permet.

V.4. INFLUENCE DE LA RICHESSE LOMBRICIENNE DES MILIEUX SUR LES VERTEBRES

V.4.1. Richesse du milieu et fréquentation des prédateurs

Il a été vu au chapitre IV.4.1. que de nombreux prédateurs dépendent peu ou prou des lombriciens et ceux-ci dépendent à leur tour de conditions historiques, d'implantation, des relations espèces/facteurs du milieu et de la gestion agronomique. Les interférences gestion des territoires, lombriciens et vertébrés vont être présentées ici, en différenciant toutefois le cas particulier des pesticides (**chapitre V.5.**).

V.4.1.1. Chez les macromammifères

En Grande-Bretagne, le Renard, dont le régime alimentaire repose sur un apport énergétique en lombriciens de 20 %, recherche les zones les plus riches pour s'en nourrir. Ainsi MACDONALD (1977 et 1980) dans une étude comparative, montre que 77,10 % des renards observés la nuit se nourrissent sur les deux champs les plus riches en vers de terre, et, préférentiellement, les nuits pluvieuses.

En Europe, l'alimentation du Blaireau repose principalement sur le ver de terre. Pour KRUUK (1978b), un territoire de Blaireau nécessite un nombre suffisant de territoires riches en lombriciens, pour qu'au moins l'un d'entre eux soit favorable à n'importe quel moment de l'année. La dispersion de bonnes parcelles à vers de terre détermine la taille et la configuration des territoires du Blaireau, tandis que la biomasse moyenne de vers de terre de ces parcelles détermine la taille du groupe à

l'intérieur de chaque territoire (KRUUK et PARISH, 1982). KRUUK et al. (1979) constatent que le Blaireau évite les pâtures où l'herbe est haute et les densités de vers de terre faibles.

Pour HENRY (1984) la durée d'activité réelle hors du terrier est liée aux conditions d'accès à la nourriture : aux périodes rigoureuses de l'hiver, il y a coïncidence entre la suspension de l'activité des blaireaux et l'arrêt de celle de leur proie principale.

V.4.1.2. Chez les micromammifères

La musaraigne carrelet ne peut maintenir des effectifs très élevés en l'absence de lombriciens, base de son alimentation (PERNETTA, 1976 ; CHURCHFIELD, 1979).

Les facteurs pédologiques sont les facteurs affectant le plus la distribution de la Taupe. Les sols trop minces, trop caillouteux, trop mal drainés, trop sableux ou trop acides, sont écartés. Elle affectionne les sols bruns forestiers et surtout les vieilles pâtures, de préférence humides, qui sont particulièrement riches en vers de terre, base de sa nourriture (GODET, 1951 ; HAINARD, 1961 ; MEAD BRIGGS, 1964 ; RAW, 1966).

V.4.1.3. Chez les oiseaux

L'alimentation nocturne de la bécasse américaine sur les remises nocturnes (cultures de soja) est constituée principalement de vers de terre : 99 % du poids ingéré. Ces remises sont elles-mêmes situées dans les zones les plus riches en vers de terre (STRIBBLING et DOERR, 1985).

L'alimentation diurne de la bécasse américaine repose sur le ver de terre (KROHN, 1970 ; PACE et WOOD, 1979 ; REYNOLDS et al., 1977, 1979 ; MILLER et CAUSEY, 1985). Pour MILLER et CAUSEY (1985), la Bécasse américaine est probablement dépendante d'une quantité de nourriture stable et abondante de vers de terre.

REYNOLDS (1977) démontre que les bécasses utilisent de préférence les bois de repousses feuillues aux conifères et aux peuplements mixtes. Ce choix de l'habitat est corrélé positivement avec la biomasse lombricienne. Cet auteur constate que la végétation des habitats les plus utilisés est également plus appétante pour les lombriciens. L'aménagement des bois qui augmente les peuplements lombriciens

améliore les capacités d'accueil pour la Bécasse américaine. Ce résultat n'est pas surprenant car la distribution quantitative (des types écologiques) des vers de terre varie avec les climats, le sol ou le type de végétation (BOUCHE, 1984 ; CUENDET, 1984). Les plantations artificielles de résineux en présence de lombriciens inadaptés sont très défavorables aux populations lombriciennes (NORDSTROM et RUNDGREN, 1973 ; BOUCHE, sous presse).

V.4.2. Richesse du milieu et reproduction aviaire

V.4.2.1. Observations chez la Corneille noire (*Corvus corone corone*)

En Suisse, d'après STUDER THIERSCH (1984), la proportion de nourriture animale ou végétale dans les contenus stomacaux de la corneille noire change selon les régions agricoles. L'alimentation est à forte composante végétale chez les corneilles provenant des régions intensivement cultivées, mais, par contre, l'alimentation à base d'éléments animaux domine chez les oiseaux de régions à agriculture traditionnelle.

Dans les zones à agriculture intensive, la proportion d'oiseaux en groupes dans la population de corneilles est forte, tandis que la proportion de nicheurs est réduite et leur succès de reproduction faible. Par contre, dans les régions cultivées de manière traditionnelle, c'est le contraire.

La modification croissante de régions jusqu'ici cultivées de manière traditionnelle en régions de culture intensive produit de nouvelles zones favorables aux oiseaux groupés, et les cultures de maïs peuvent y être menacées au printemps, particulièrement lorsque l'offre en nourriture, déjà limitée saisonnièrement, devient encore plus réduite par temps défavorable (STUDER THIERSCH, 1984).

V.4.2.2. Observations chez le Vanneau huppé (*Vanellus vanellus*)

La spécialisation des exploitations agricoles a conduit à la disparition des prairies dans certaines régions entraînant entre autres une diminution du nombre de couples nicheurs de vanneaux huppés (DUBOIS et MAHEO, 1985). Bien qu'ils colonisent d'autres milieux, leur reproduction en zones agricoles intensément cultivées n'est pas suffisante pour assurer le maintien des effectifs (IMBODEN, 1970 ; JACKSON et JACKSON, 1980 ; ETTRUP et BAK, 1985). Deux hypothèses complémentaires peuvent être avancées pour expliquer cette diminution : la macrofaune, en particulier les lombriciens, est moins abondante d'une part et d'autre part, les travaux agricoles, plus nombreux détruisent les nichées.

V.4.3. Accessibilité de la nourriture et accroissement des peuplements d'oiseaux

Il est souvent constaté que les prédateurs viennent se nourrir de lombriciens lors des inondations. Ces observations soulignent l'importance de la notion d'accessibilité aux ressources trophiques. Par conséquent, cette notion doit être prise en compte lors de l'évaluation de la richesse des milieux. La nourriture présente peut être inaccessible pour les prédateurs lorsque le site ne peut être utilisé pour des raisons éthologiques (milieu trop fermé et Laridés, par exemple). Dans les autres cas, ce site peut être utilisé mais la végétation est trop haute, rendant inaccessible les lombriciens. Quelques exemples sont donnés pour illustrer cette notion d'accessibilité dont trois niveaux ont été proposés par CLERGEAU (1981), et les conséquences pour les prédateurs.

V.4.3.1. Accessibilité au site

La population des mouettes rieuses a fortement augmenté depuis le début du siècle. La mécanisation et son corollaire, le remembrement, ont entraîné l'agrandissement des parcelles. Ainsi, le paysage du canton de Vaud est devenu plus ouvert permettant aux populations des mouettes rieuses du lac de Genève de venir exploiter les prairies et les labours lors des travaux agricoles. Devenue plus accessible, cette nourriture a permis le développement des populations de mouettes rieuses (CUENDET, 1979).

Pour ANDERSSON (1970), l'accroissement des populations de Goéland argenté en Suède est lié à l'exploitation de nouvelles sources trophiques en particulier les lombriciens.

On constate que la Bécasse évite les prairies situées dans les bas-fonds.

V.4.3.2. Accessibilité au sol

Le pâturage des prairies est favorable à leur exploitation par les bécasses comme site de gagnage nocturne. La hauteur de végétation, beaucoup plus faible facilite ainsi la pose et le déplacement des Bécasses (GRANVAL, 1986a).

V.4.4. Accessibilité des proies

Les anéciques lors de leur diapause deviennent quasiment inaccessibles à leur prédateurs.

V.5. GESTION DE L'ESPACE ET ACTES HUMAINS

V.5.1. Introduction

Le travail présenté a été introduit dans la base de données relationnelle ECORDRE (SOTO et BOUCHE, sous presse). Seul le travail collectif permet d'appréhender la gestion de l'espace dans sa complexité (travaux aratoires, types de sol, pesticides, spéculation, ...). Or la faune est dans ce système, on ne peut l'ignorer. Le début d'utilisation de la base qui exprime toute l'information disponible sur les milieux sélectionnés, a permis une réflexion intégrative sur la relation lombricien-faune-homme.

V.5.2. Influence des modes de culture sur les biomasses lombriciennes

a) Biomasses lombriciennes en rotations céréalières exclusives

Les lombriciens sont quasiment absents dans les rotations céréalières (33 kg/ha, zones de Pleumeur-Bodou, Côtes du Nord). Le travail du sol, les pesticides, l'absence d'amendements humiques diminuent les peuplements lombriciens (EVANS, 1948 ; HENNUY, 1982 ; HOUPERT, 1984 ; HENNUY et al., 1985). Ainsi EDWARDS (1980) a montré qu'un sol recevant des matières organiques peut supporter une grande population de vers de terre malgré un travail cultural répété.

b) Biomasses lombriciennes en rotations de polyculture-élevage

Les lombriciens se sont maintenus dans la zone de polyculture-élevage grâce à la présence de prairies temporaires et l'apport de fumier dans les rotations pratiquées par les éleveurs (700 kg/ha, zones de Fréau, Finistère).

Ainsi CURRY (1976) et COTTON et CURRY (1980a et b) ont montré que les apports d'excréments de bovins augmentaient les peuplements lombriciens entre 37,6 % et 56 %.

V.5.3. Effet de certains pesticides sur les peuplements lombriciens

Le problème des pesticides mérite d'être soulevé devant le recours de plus en plus fréquent à de tels produits. 12 % seulement des fongicides autorisés pour les traitements aériens, de semences ou de sols ont fait l'objet de mentions vis-à-vis des lombriciens. Peu d'études, quelle que soit leur nature, sont malheureusement disponibles (BOUCHE et FAYOLLE, 1981). Certains produits, notamment parmi les herbicides, sont sans effets directs sur les peuplements lombriciens.

V.5.3.1. La substance a un effet létal qui dépend

- de l'application (dose, date, mode d'application et culture),
- des lombriciens en place (les catégories écologiques ne sont pas exposées de la même façon, la sensibilité varie avec les espèces et les stades),
- de la nature du produit (s'accumulant de traitement en traitement ou se dégradant (nature des dégradats), valeur de la DL50 et type de sol).

V.5.3.2. La substance n'a pas d'effet létal connu

- elle "disparaît" sans conséquences connues,
- elle se bioaccumule (chaîne trophique),
- elle a un dérivé toxique à effets pernicieux,
- elle modifie la biologie des lombriciens (croissance, reproduction) (BOUCHE et FAYOLLE, 1981).

V.5.3.3. Conséquences de l'utilisation de certains pesticides sur les lombriciens (sur quelques cas étudiés)

1) Effet du bénomyl

STRINGER et LYONS (1974) démontrent que toutes les catégories écologiques (anéciques, épigés, endogés) et les diverses espèces sont affectées par des traitements au bénomyl en verger (280 g de matières actives/ha) traité à 1 120 l/ha à la lance (5 traitements en 1970, 7 en 1971 et 1972).

2) Effet du cuivre

Le cuivre est dispersé dans les espaces ruraux comme fongicide mais aussi avec les lisiers de porc ; son étude est souvent associée à celle des métaux lourds, bien que ce statut de métal lourd soit contesté. Enfin, il ne se dégrade pas et se fixe fortement

au sol de sorte que ces effets doivent être considérés avec l'accumulation des doses apportées (BOUCHE et FAYOLLE, 1981).

Les observations effectuées au terrain ont porté sur les vergers (Grande-Bretagne, Pays Bas et Japon) et toutes concluent à peu près dans le même sens :

- effondrement des peuplements lombriciens par rapport au témoin, avec éradication observée à partir de 260 ppm de cuivre (NIELSON, 1951),
- modification de la structure de la population (VAN RHEE, 1969),
- disparition ou dégradation du rôle des vers de terre (VAN de WESTERINGH, 1972),
- contamination de la litière (2 500 ppm de cuivre) et du sol arable (120 ppm) (HIRST et al., 1961).

VAN RHEE (1977) montre, dans des prairies recevant du lisier de porcs, une corrélation négative et significative entre taux de cuivre et niveau des peuplements (pour des concentrations variant de 10 à 63 ppm).

3) Effets cumulés des différents pesticides

D'autres pesticides (mercaptodiméthur (mesurol), carbofuran (curater), etc.) peuvent ajouter leurs effets à ceux de certains fongicides géodrilicides. Lorsqu'il y a éradication, celle-ci à des effets durables sur de nombreuses années car les lombriciens agricolement utiles (endogés et anéciques surtout) ont un pouvoir migratoire de recolonisation très faible (inférieur ou à peine égal à quelques mètres/an).

4) Conséquences de l'utilisation de certains pesticides sur les sols

A court terme, si le produit ne tue pas les lombriciens aux doses d'emploi usuelles, il a des impacts indirects par exemple la diminution de la nourriture proposée suite à l'emploi d'herbicides.

Si le produit détruit les vers de terre, immédiatement cette biomasse va se transformer en libérant de l'azote et autres éléments minéraux qui contribuent à augmenter à court terme le rendement ; d'où l'explication possible des arrières effets bénéfiques du traitement (DREIDAX, 1931).

A moyen terme, l'accumulation de matières organiques, la stagnation de l'eau consécutive à l'éradication des lombriciens, permettront l'hivernage et ensuite le développement de nombreux ennemis des cultures. A long terme, les problèmes de battance, d'excès d'eau voire d'érosion apparaîtront. On évoquera alors le manque de

matière organique (les taux sont stabilisés depuis longtemps) et l'emploi de tracteurs trop lourds. Tout cela contribue à remettre en cause les interprétations rapides des essais fugaces (à peine une campagne agricole) des effets de pesticides (BOUCHE et FAYOLLE, 1981a).

Ces préoccupations d'ordre agronomique rejoignent les préoccupations d'ordre cynégétique qui vont dans le même sens.

V.5.4. Conséquences de l'usage de certains pesticides pour les prédateurs

IV.5.4.1. Diminution des potentialités trophiques

NIKLAS et KENNEL (1978) montrent l'éradication totale ou partielle des lombriciens sous l'effet des carbamates. Cette situation existe même lorsque les traitements sont limités, comme dans le verger de lutte biologique de La Minière (INRA) où les lombriciens sont totalement absents d'un sol où ils furent abondants.

L'utilisation de fongicides cupriques et carbamates entraîne la quasi éradication des lombriciens dans les sols de grandes cultures (CANAUD, 1981).

La raréfaction de la biomasse lombricienne joue un rôle important dans l'appauvrissement de la faune de vertébrés et doit être prise en compte dans l'étude de la dynamique des populations de nombreux gibiers, prédateurs de lombriciens.

V.5.4.2. Diminution du taux de reproduction

La reproduction du vanneau huppé et de la corneille noire en zones agricoles intensément cultivées est réduite (IMBODEN, 1970 ; JACKSON et JACKSON, 1980 ; STUDER THIERSCH, 1984) ce qui pourrait provenir d'une contamination ou/et d'un défaut d'aliments équilibrés.

V.5.4.3. Augmentation des dégâts aux cultures

STUDER THIERSCH (1984) constate des dégâts occasionnés aux cultures de maïs par les corneilles noires dans les zones agricoles intensives particulièrement au printemps.

V.5.4.4. Le transfert de contaminants

Les études sur le transfert des pesticides via le chaînon lombricien sont généralement inexistantes ou très partielles. Le cas du DDT et de ses "métabolites" est une exception aujourd'hui classique (voir les synthèses de THOMPSON, 1973 ; RAMADE, 1977). Le cas du DDT et de ses dérives sera seulement évoqué, nous ne disposons pas d'information sur les fongicides.

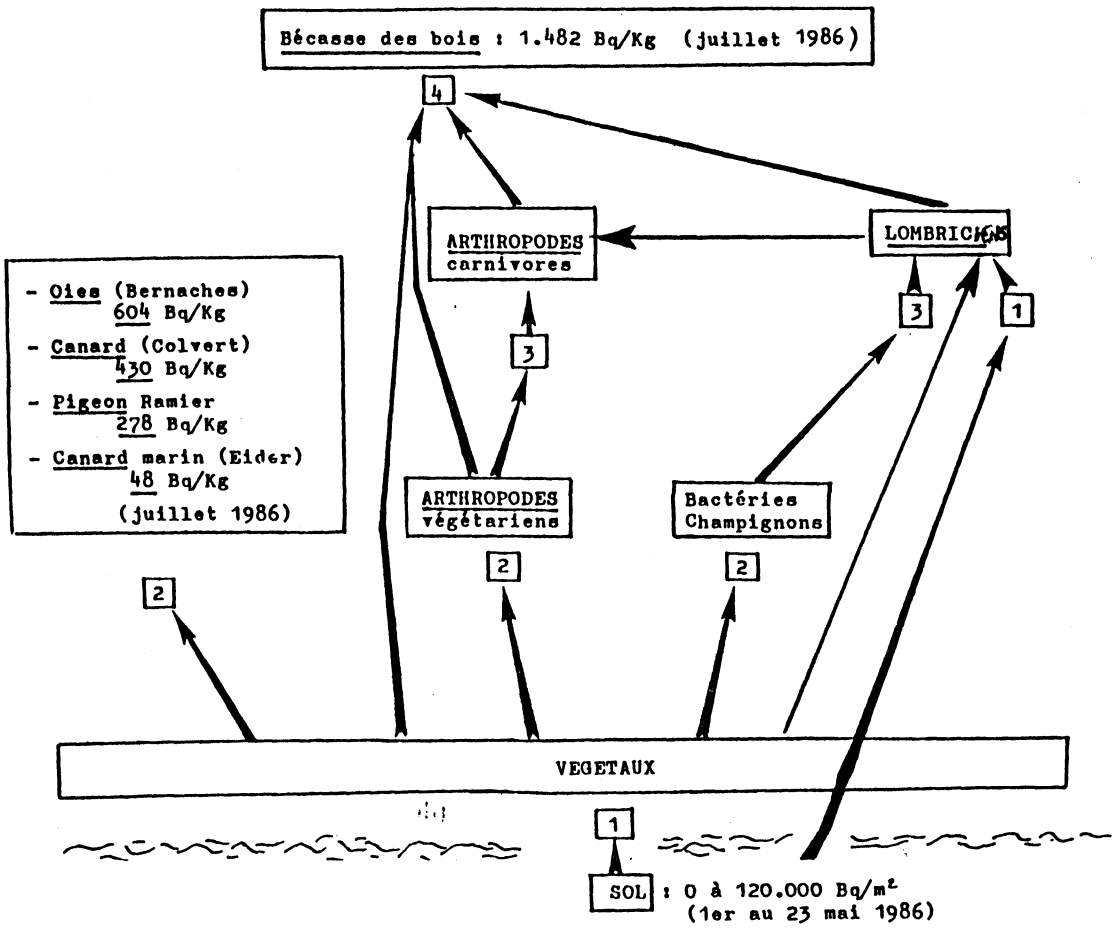
En raison de leur régime alimentaire, les vers de terre se comportent souvent comme de puissants concentrateurs biologiques pour les substances diverses peu biodégradables que l'homme incorpore aux sols. Ils ingèrent des volumes considérables de terre (plusieurs fois leur poids corporel par jour). Ainsi des *Lumbricus terrestris* et des *Allolobophora caliginosa* prélevés dans des sols contaminés par 10 ppm de DDT renfermaient en moyenne dans leurs tissus 140 ppm de cet insecticide (HUNT, 1965). BROWN (1978) aboutit à des résultats semblables (5-10 ppm de DDT dans le sol, 50-200 ppm dans les tissus lombriciens). Il s'ensuit des risques d'intoxication importants pour les prédateurs spécialisés.

1. Mortalité directe des prédateurs

La bécasse américaine (*Scolopax minor*) et divers passeriformes ont subi une diminution significative de leurs effectifs à la suite de la contamination des sols par les insecticides organochlorés. Pour WRIGHT (1960) la dispersion d'heptachlore sur les territoires où hiverne *Scolopax minor* a joué un rôle déterminant dans la régression de ses effectifs. Ces observations in natura ont été confirmées expérimentalement par STICKEL et al. (1965). Ces auteurs ont alimenté des bécasses avec des vers de terre contaminés à des doses d'heptachlore de 2,86 + ou - 0,24 ppm, comparables à celle que renferment les échantillons de ces annélides prélevés en Louisiane dans leur territoire d'hivernage. Ils ont obtenu en 35 jours la mortalité de 50 % des oiseaux intoxiqués. Les effectifs du merle migrateur (*Turdus migratorius*) diminuèrent de 70 % à la suite de traitements au DDT (WURSTER et al., 1965). Pour BROWN (1978) la dose létale est de 3 mg de DDT. Cependant EDWARDS et al. (1983) ont constaté une baisse de la contamination en organochlorés en 1978-79 dans l'Illinois depuis leur interdiction d'utilisation.

Certains produits (ex : le carbofuran) provoquent la remontée en surface des vers de terre et leur mort lente. Ainsi, ils deviennent accessibles à de nombreux prédateurs. INSENMANN (comm. pers.) parmi beaucoup d'autres personnes, a observé des cas de mortalité de passereaux se nourrissant de vers de terre agonisants en surface à la suite de ces traitements.

FIGURE V.5.
Accident de Tchernobyl (26.04.86)
Divers niveaux de concentration du ^{137}Cs chez quelques espèces de gibiers prélevées en juillet 1986 en Suède (FADAT, 1988)



2. Contamination du gibier

KRIVOLUTSKY et al. (1982) ont testé les effets de la contamination radioactive du sol (strontium et radium) sur la faune du sol. Ils ont constaté après une période d'exposition de 7 ans que les vers de terre étaient le meilleur indicateur de la pollution radioactive et que leur population avait décliné. Une confirmation de ce résultat vient d'être obtenue par la contamination des Bécasses à la suite de l'accident de Tchernobyl (**fig. V.5**).

En 1974, la bécasse américaine a été interdite de chasse au Canada, à la suite d'une contamination par le mercure, le produit provenant de traitements insecticides sur les forêts (FADAT, 1975b).

Les études de JEFFERIES et DAVIS (1968) et DIMMOND et al. (1970) ont apporté la preuve incontestable d'une accumulation de DDT dans la chaîne trophique

SOLS -----> VERS DE TERRE -----> MERLE MIGRATEUR

V.5.5. Système agropastoral et lombriciens

On constate que certains actes agricoles ont généralement des actions drastiques sur les peuplements lombriciens. La question qui se pose maintenant est : existe-t-il des systèmes agricoles opérationnels utilisant les lombriciens comme laboureurs ? Or une gestion intégrée et raisonnée de systèmes agricoles en prenant en compte le premier commensal de l'homme donne d'excellents résultats sur le plan agricole et faunistique comme en témoignent les deux exemples suivants

1. Observations de Marshall en Ecosse

MARSHALL (sous presse) pour améliorer la production végétale a introduit empiriquement des lombriciens dans les prairies des Highlands en Ecosse. Dans le même temps, il a corrigé les propriétés chimiques du sol en apportant du phosphore, du potassium, et de la chaux et a pratiqué le sursemis de trèfle. Il a ainsi doublé le chargement ovin de son exploitation et les renards sont également devenus beaucoup plus abondants sur son territoire.

2. Expérience du domaine du Vieux Pin (Orne)

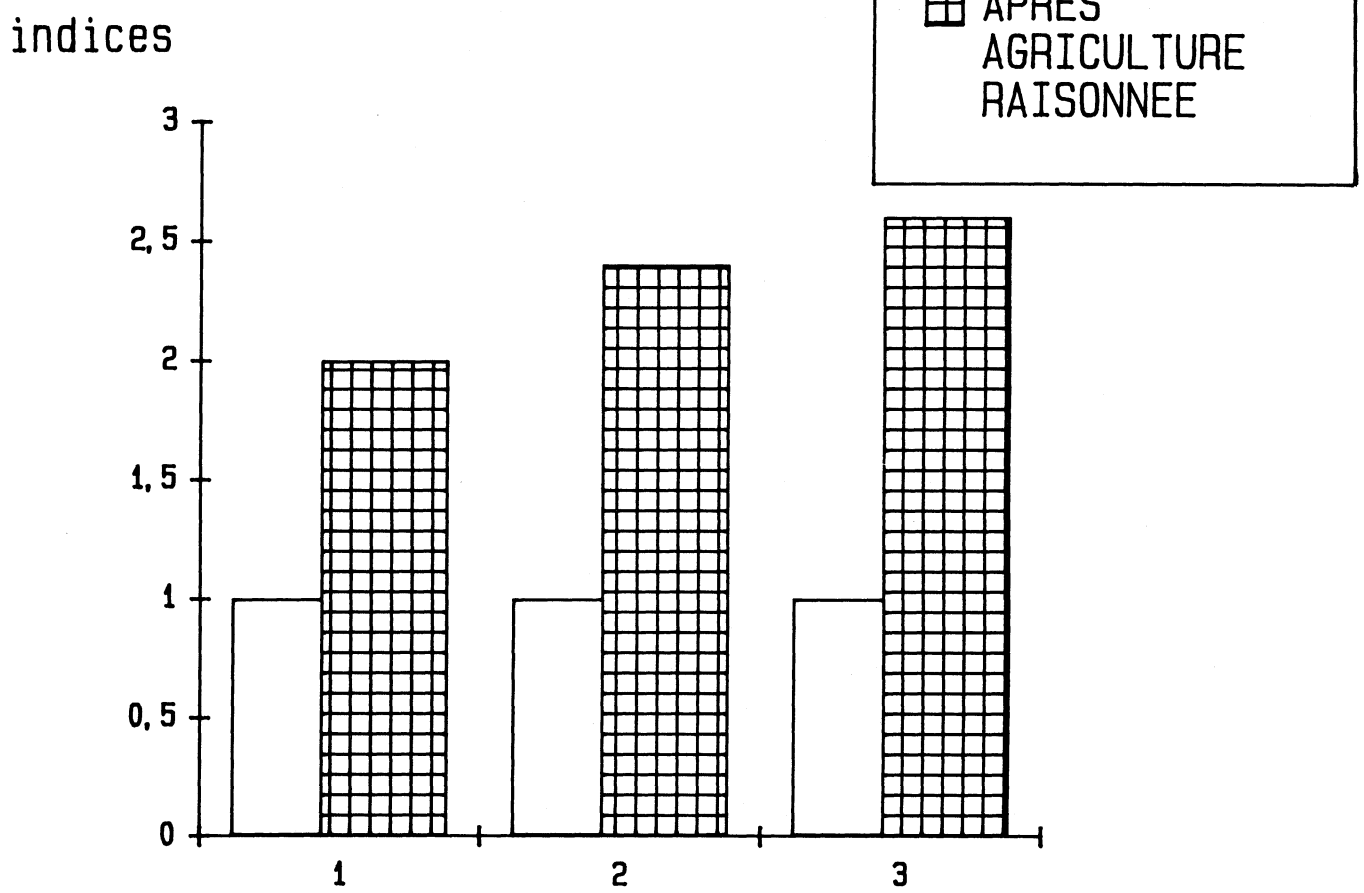
Les expériences entreprises depuis 1965 par LAISSUS (1985) au domaine expérimental du Vieux Pin (LE PIN AU HARAS, Orne, France) ont conduit aux résultats suivants résumés à la **fig. V.6.**. Le relèvement du pH par un apport de

Fig.V.6 EVOLUTION DU SYSTEME PRAIRIAL SOUS AGRICULTURE RAISONNEE

1: PRODUCTION FOURRAGERE (.5T/MS)

2: CHARGEMENT EN BETAIL (Vache/ha)

3: BIOMASSE LOMBRICIENNE (T/ha)



Agriculture raisonnée : 1-Création minime d'émissaires 2-Apport approprié de fertilisants 3-Gestion rationnelle du paturage 4-Semis dir

chaux, l'apport d'engrais en quantité appropriée correspondant à la fertilisation moyenne en France de l'ordre de 90N-70P-70K (inférieure à 100 unités pour chaque élément, azote, phosphore et potasse), une meilleure gestion de pâturage, ont permis de doubler la production d'herbe. Ce doublement de la production est accompagné d'une augmentation spectaculaire des biomasses lombriciennes (facteur multiplicatif : 2,2).

Ce résultat n'est pas surprenant, compte tenu des rôles fondamentaux joués par les vers de terre, en particulier sur la dynamique de l'azote dans les sols. Le marquage de l'azote des lombriciens, relâchés ensuite dans la nature, a permis de suivre le transfert de l'azote au cours de son recyclage. Au printemps, pendant la phase de croissance des végétaux, l'azote corporel des vers de terre, libéré par excrétion à travers leur peau, s'accumule pratiquement en totalité dans les plantes, après un bref séjour dans le sol, et entre pour une bonne part dans leur nutrition (FERRIERE et BOUCHE, 1985 ; BOUCHE et FERRIERE, 1986 ; BOUCHE, 1980, 1981a et b, 1982 et sous presseb).

Les résultats précédents (IV.4.3.1.) obtenus pour une seule espèce se trouvent confirmés ici à un niveau beaucoup plus général : un milieu riche devient un terrain de prédilection pour une multitude de prédateurs. Sur ce domaine, la présence de nombreux prédateurs de lombriciens a été observée. La présence de limicoles est élevée malgré l'éloignement de la mer et/ou de zones humides (Bécasse, Bécassine, Vanneau). Les grives mauvis et litorne, les étourneaux, la chouette chevêche, les sangliers, les blaireaux, la Bécasse et les renards sont régulièrement observés la nuit. HOOGERKAMP (1983) comparant la production végétale sur des polders avec et sans vers de terre a observé que seuls les sites d'introduction des lombriciens étaient utilisés par les laridés et les vanneaux.

V.6. CONCLUSIONS

V.6.1. Importance du ver de terre dans l'alimentation de la faune

Le milieu le plus recherché comme site de nourriture par les différents prédateurs est la prairie permanente (corvidés, limicoles, mammifères). Dans certains cas, elle apparaît comme l'habitat typique de certaines espèces. Les plus fortes biomasses lombriciennes sont trouvées en prairies, il n'est donc pas surprenant qu'elles soient si recherchées. Un des moyens s'offrant à l'aménageur dans la recherche d'un nouvel équilibre "faune-flore" consiste à améliorer les territoires, en particulier les prairies. L'enrichissement de ces milieux (en prenant un certain

nombre de précautions à l'égard des lombriciens), aménagés pour accroître une production favorable aux herbivores, bénéficient aux lombriciens (LAISSUS, 1985), donc à leurs prédateurs.

V.6.2. Conséquences de la diminution des lombriciens sur la faune

Des techniques culturales de plus en plus agressives (augmentation de l'emploi d'outils animés par la prise de force), la disparition progressive des systèmes de polyculture-élevage avec, comme conséquence, la diminution des apports de matière organique, et l'utilisation croissante des pesticides, concourent à réduire les populations de vers de terre (EVANS et GUILD, 1948 ; BARNES et ELLIS, 1979). Cette raréfaction alimentaire a des conséquences à 5 niveaux :

1) diminution des potentialités trophiques des milieux,
2) diminution des taux de reproduction des espèces prédatrices de lombriciens,
3) augmentation des dégâts aux cultures,
4) augmentation de la mortalité du gibier,
5) contamination du réseau trophique par les différents produits épandus dans la nature, les vers de terre concentrant les métaux lourds. Cela entraîne soit la mortalité des espèces-gibiers les plus sensibles, soit un danger pour la santé des consommateurs de gibiers.

VI. CONCLUSIONS GENERALES

"L'auteur tient à s'excuser humblement auprès de toute la faune de s'être immiscé de façon aussi indiscrète dans leur vie nocturne.

Pour sa justification, il tient à préciser que, de toutes façons, qu'il soit vert, rouge ou incolore, le ver de terre réserve des surprises à une bonne génération de chercheurs un peu voyeurs. Et puis d'ailleurs, ce sacré ver de terre, il nous montre que ce qu'il veut bien que l'on voit ! Et l'on croit faire des découvertes...

Inspiré de BENMERGUI

VI.1. REMARQUES EPISTEMOLOGIQUES

Notre approche écologique de la gestion de l'espace rural s'est faite à partir d'un objectif concret : les besoins de la bécasse. Son étude a conduit à diverses étapes :

1) Une approche spécifique et analytique précise permettant d'améliorer nos connaissances fondamentales sur les besoins de cette espèce présentée. C'est ce que nous avons élaboré au chapitre IV.

2) De telles données analytiques n'ont pas de sens si elles ne sont pas replacées dans l'espace-temps où s'exerce l'activité de l'animal sans exclusive : nous avons donc essayé une approche globale du traitement de l'information collectée par l'analyse (IV.4.3.) du général au particulier.

3) La remise en place spatiale indique un comportement de "lombrico-dépendance" de ce prédateur.

4) Or la proie est elle-même une fonction directe de la richesse du milieu mais aussi de l'impact des actes humains.

5) Les actes humains constituant la partie modifiable du système biocénotique étudié, devaient donc être abordés.

6) Il s'avère que l'intégration temporospatiale des activités humaines et des relations prédateurs-proies sont extrêmement complexes et ne peuvent évidemment être appréhendées dans le seul cadre d'un travail de thèse, mais la contribution de celui-ci s'inscrivant dans un processus d'information intégrée (ECORDRE) et bénéficiant d'autres études concourant à cette intégration, il devient possible de poursuivre ce développement des recherches vers des connaissances, interprétations et appréciations de plus en plus assurées.

Notre travail, comme tout acquis scientifique, n'a rien de définitif, il est une étape : nous nous sommes efforcés d'être à la fois un spécialiste focalisant concrètement sur des données analytiques aussi fiables que possible et également un écologue capable de restituer cette connaissance dans son contexte.

VI.2. QUELS ENSEIGNEMENTS TIRER DES RESULTATS QUE NOUS VENONS D'EXPOSER ?

Ils sont de deux ordres : méthodologiques et pratiques.

VI.2.1. Remarques méthodologiques

VI.2.1.1. Méthodologie d'étude du régime alimentaire

1. Le prélèvement instantané

Le prélèvement des contenus stomacaux dès la mort des oiseaux est un préalable indispensable à une bonne approche du régime alimentaire. Ainsi l'identification des vers de terre est rendue possible. La connaissance des espèces lombriciennes consommées est fondamentale pour leur mesure d'accessibilité à la prédation. Il deviendra alors possible d'évaluer la fraction réellement consommable de la biomasse disponible : les indices de sensibilité apparaissent incomplets puisque certaines espèces ayant un faible indice demeurent cependant accessibles à la prédation.

2. L'identification quantification des lombriciens

Pour les espèces dont le régime alimentaire peut être photographié avant l'ingestion des aliments, le dispositif mis au point par JUILLARD (1984) donne satisfaction. L'identification des espèces doit être possible sur une majorité des clichés photographiques. En l'absence d'observations visuelles ou de clichés photographiques, le seul moyen de quantifier la consommation de lombriciens est le comptage des soies dans les contenus stomacaux. WROOT (1985) a même proposé une relation entre la biomasse ingérée et la longueur des soies de *Lumbricus terrestris*. Cependant, des études s'avèrent nécessaires pour étendre les mesures à l'ensemble des espèces lombriciennes et tester la relation proposée par WROOT (1985). De plus, il importe de cerner au plus près le temps de séjour des soies dans les contenus stomacaux en mesurant le temps de disparition des soies par sacrifice d'oiseaux à intervalles réguliers.

3. Le mode d'expression des résultats

L'expression des résultats en termes d'importance énergétique s'avère indispensables à une meilleure approche quantitative de l'alimentation des géodrilophages. Cela évitera de proposer des modèles biaisés, comme celui du renard consommant exclusivement du lapin. Toutefois, la carence des études en matière de digestion différentielle et d'identification-quantification des lombriciens n'empêche pas l'expression des résultats en termes d'importance pondérale (CUENDET, 1979 ;

LIBOIS et al., 1987). En outre, la méthodologie développée dans le présent travail permet de reprendre les travaux antérieurs sur le régime alimentaire et de constater que les lombriciens, quels que soient les régions et les auteurs, constituent l'essentiel du régime alimentaire de la Bécasse.

4. Apport de l'AFC

L'AFC a permis de dégager les facteurs de variation du régime alimentaire de la Bécasse les plus importants, entraînant une ré-orientation du travail.

Il est important de se poser la question : quel est le nombre de contenus stomacaux à étudier ? La taille de l'échantillon dépend de l'espèce étudiée, des caractéristiques alimentaires des habitats et aussi des buts de l'étude : régime global d'une population, comparaison entre individus de sexe ou d'âge différents.

Une bonne stabilité des résultats de l'AFC est obtenue à partir de 190 contenus stomacaux étudiés en regroupant les différents taxons. Ce nombre élevé est certainement dû à une alimentation diurne faible. Les résultats seraient peut-être différents pour une étude de régime alimentaire nocturne. Le rythme nycthéméral est à prendre en compte. L'alimentation nocturne est encore à l'heure actuelle inconnue.

DAVISON (1940) et KORSCHGEN (1948) travaillant sur le régime alimentaire de Galliformes aboutissent à des résultats comparables : 100 jabots, 200 de préférence, sont un minimum pour déterminer le régime alimentaire des individus fréquentant une localité uniforme.

5. Une contrainte importante de l'AFC

Le nombre de modalités par variable a une importance capitale sur leurs contributions aux axes. Ces résultats confirment le travail de ROUX et MONTANA (1988). Il convient donc de s'assurer de l'égalité du nombre de modalités par variable en attendant que des programmes prennent en compte ce biais.

VI.2.1.2. Technique d'échantillonnage des lombriciens

Le caractère aléatoire de la réponse des lombriciens à la technique d'extraction au formol conduit à l'utilisation systématique de la technique étho-physique (BOUCHE et GARDNER, 1984 ; BOUCHE et ALIAGA, 1986). Il serait intéressant de comparer différentes stratégies d'échantillonnage des lombriciens : surface 0,1 à 0,5 m^2, échantillons contigüs ou non, et de déterminer le meilleur compromis surface échantillonnée/stabilité de la variance afin de proposer une stratégie

d'échantillonnage permettant de comparer des milieux différentes entre eux.

VI.2.2. Quelques éléments pour l'aménagement du territoire

VI.2.2.1. Cas des Bécasses

Le baguage a permis de montrer l'existence de sous-populations de bécasses fidèles à un territoire d'hivernage : fidélité intra et inter annuelle à la remise diurne et à la remise nocturne (**Annexe 1**). La Bécasse se nourrit principalement de lombriciens et recherche les milieux offrant une biomasse importante (1 T/ha) pour s'alimenter. Ainsi, les prairies permanentes apparaissent fondamentales pour le maintien d'un stationnement régulier lors de l'hivernage. La création de réserves ou de territoires favorables aux bécasses implique la constitution d'écosystèmes bois-prairies contigüs, prairies choisies de préférence sur les hauteurs. En effet, on constate que la Bécasse évite de stationner dans les prairies encaissées pour des raisons autres qu'alimentaires. A l'avenir, il serait intéressant d'étudier le comportement alimentaire des bécasses dans des régions boisées à forte densité de lombriciens. Dans ces situations, les bécasses continuent-elles à affectuer leurs vols de passées et à se poser dans les milieux prairiaux ?

Le ver de terre est un aliment, mais aussi un contaminant comme l'a récemment illustré la catastrophe de Tchernobyl. Le transfert des contaminants du sol aux bécasses via les lombriciens est à étudier de façon précise afin de déterminer les risques encourus par les consommateurs de gibier.

VI.2.2.2. Autres espèces

Les lombriciens ont un rôle trophique fondamental notablement sous-estimé. Etant donné le nombre très élevé de géodrilophages, il devient possible de proposer des "gagnages" multi-espèces (herbivores, omnivores, carnivores). La prairie permanente apparaît dans ce cas un milieu très favorable à la faune géodrilophage où les herbivores jouent un rôle positif à la fois pour cette prairie et pour l'accès des prédateurs aux lombriciens.

Les travaux de MAC DONALD (1980), LISCINSKY (1972), KRUUK et al. (1982) et nos observations mettent en évidence que les gagnages de nombreux géodrilophages se situent sur les sites riches en lombriciens. Dans ce cas, la connaissance de l'impact des pratiques humaines sur les peuplements lombriciens devient un thème de recherche prioritaire. Quels sont les facteurs qui contribuent à

leur augmentation ? Le pâturage, par exemple, est-il un mode d'exploitation prairiale plus bénéfique que la fauche ? Le but de ces recherches est de trouver des pratiques agricoles permettant d'optimiser la production agricole tout en maintenant un peuplement de lombriciens très élevé, ou si l'on veut de ne pas négliger dans l'appréciation agronomique des agropratiques, les revenus "annexes" (qui le sont de moins en moins) générés par la faune sauvage, voire la flore spontanée. Toutefois, il apparaît nécessaire de comparer les temps d'alimentation des prédateurs sur des milieux de richesse différente pour savoir si le surplus de biomasse diminue le budget temps consacré à l'alimentation et devient ainsi bénéfique aux prédateurs. On admet l'hypothèse.

Il faut garder à l'esprit que 80 % du territoire français est exploité par la surface toujours en herbe, les terres arables, les peupleraies, les bois et les forêts. Notre action sera d'autant plus efficace qu'elle proposera des approches alternatives optimisant en harmonie, et non en opposition, l'agriculture, la chasse et la protection de l'environnement. Il s'agit fondamentalement de voir comment on peut substituer à un mono-usage de l'espace (classiquement une production forestière, prairiale ou une monoculture) un multi-usage du même espace, permettant une richesse paysagère, des productions agricoles équilibrées, une faune sauvage riche et exploitable (chasse, pêche). L'expression "richesse paysagère" devant ici s'entendre à la fois macroscopiquement (diversité du paysage) et plus proximalement (charme de la diversité des faunes et flores anthropiquement perçues), voire économiquement (revenus complémentaires). L'expression "productions agricoles équilibrées" implique une production agricole qui peut être intensive, mais est assurée en équilibre avec les autres richesses. Ceci reste également vrai pour une forêt qui peut être aussi mal conduite (litière acidifiante, risque d'incendie par défaut de décomposeurs, d'omnivores et d'herbivores, etc.).

VI.3. PERSPECTIVES

VI.3.1. Bécasse

Les recherches devront dorénavant porter sur l'alimentation nocturne car on ne dispose d'aucune étude.

Il devient nécessaire d'utiliser notre connaissance des rythmes d'activité des lombriciens dépendant du climat (température, précipitations, et photopériode) afin de prédire leur accessibilité à la prédation ; ce rythme étant pondéré par le niveau de biomasse. Il sera alors possible de corréler les densités ou du moins la présence/absence de bécasses avec la disponibilité en vers de terre.

Ces travaux auront pour objectif d'expliquer la régularité chronologique des migrations, d'indiquer les habitats qui ne peuvent pas servir de zones de reproduction (exemple : les vers de terre semblent trop peu abondants dans les forêts bretonnes pour maintenir les bécasses en période de reproduction). Un troisième résultat peut être attendu de ces simulations au niveau des variations de la répartition hivernale des bécasses en France. RABE et al. (1983) à partir de tels modèles, ont pu montrer que les conditions météorologiques printanières agissaient fortement sur la disponibilité des lombriciens ce qui affectait significativement le succès reproducteur de la bécasse américaine. Ces résultats indiquent clairement qu'un potentiel d'accroissement des populations de bécasses peut être attendu si l'on facilite les conditions de vie des lombriciens en milieux forestiers (fertilisation, chaulage, introduction, choix des essences).

VI.3.2. Les prédateurs de lombriciens

L'inventaire de ces prédateurs n'est pas terminé, trois groupes méritent notre attention : les mammifères, les reptiles et les amphibiens. La bibliographie consultée demeure encore insuffisante. Ensuite, on devra s'attacher à mieux définir l'importance nutritionnelle des lombriciens pour chaque prédateur.

Le régime alimentaire diurne et nocturne d'espèces comme le vanneau huppé, la bécassine des marais, l'étourneau, les grives (sp) en hivernage, de groupes comme les rapaces, les passereaux et le sanglier est mal connu et mérite d'être étudié.

Etant donné l'importance des lombriciens pour la faune sauvage, l'impact des pratiques agricoles sur les peuplements lombriciens doit faire l'objet d'un suivi systématique. A ce stade des recherches des collaborations avec des équipes complémentaires, telle celle de la station biologique de Paimpont (BINET, CLUZEAU, FRENOT) deviennent indispensables. Celles-ci seront facilitées par les moyens qui indépendamment viennent d'être élaborés (SOTO et BOUCHE, sous presse).

Un suivi du niveau de contamination de chaque échelon trophique (sol-lombriciens-gibier) s'impose car les risques de contamination pour l'homme-consommateur deviennent non négligeables.

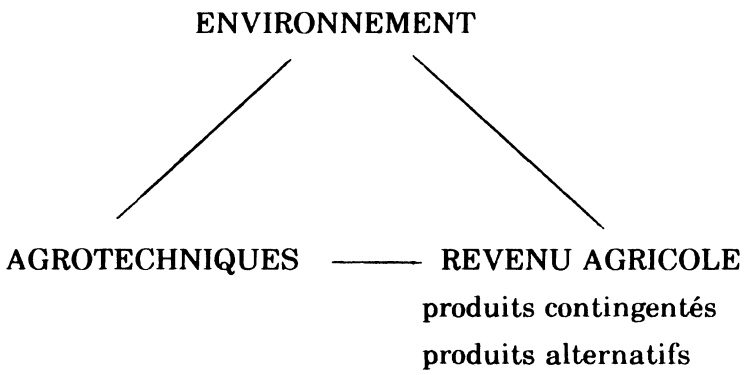
VI.3.3. Optimisation agrocynégétique de la gestion de l'espace rural

La valorisation agrocynégétique des parcelles intensifiées reposant sur la technique de biostimulation lombricienne + semis direct peut être un moyen de contribuer à limiter l'exode rural dans les zones en déprise.

La déprise agricole est avant tout une évolution des usages de l'espace sous contraintes socio-économiques. Celle-ci se caractérise par une intensification accrue des terres déjà très productives et par une extensification des zones à fortes contraintes, voire par l'apparition de friches (GRANVAL et al., en prép.). On remarque que de très graves problèmes écologiques résultent du schéma productiviste classique décrit ci-dessus :

- la disparition des habitats naturels,
- la pollution des nappes phréatiques par les formes de l'azote,
- la dégradation physique des sols.

Comment concilier le tryptique



Face à une diminution des prix agricoles et à un environnement de plus en plus fragilisé, il sera nécessaire d'intégrer les trois composantes du triangle pour maintenir la compétitivité de l'agriculture française dans un contexte européen.

L'utilisation agronomique des lombriciens a un effet déjà positif sur l'environnement par leurs actions anti-érosives (HOPP, 1973). La diminution de la pollution azotée de la nappe phréatique a été constatée là où les lombriciens étaient relativement bien représentés (TAUREAU et FONTAINE, 1987 ; KANWAR et al., 1985 ; ELLIOTT et COLEMAN, 1988).

Les lombriciens peuvent également avoir une incidence non négligeable sur la diminution du poste matériel travail du sol qui réduit les charges de structure (développement du semis direct). Il faut se rappeler qu'une simple diminution de 5 % des charges de structure peut induire, par exemple, une augmentation du revenu agricole de 30 %.

Dans ce contexte de produits agricoles classiques contingentés, ce travail permet de concevoir des systèmes agricoles <u>rentables</u> utilisant les lombriciens comme laboureurs et comme source de nourriture. La réduction des coûts, l'amélioration de l'efficience des intrants et la diversification non agricole sont désormais les seuls

contexte de produits agricoles classiques contingentés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLAINE, D., J. TROUVILLIEZ et J.-D. LEBRETON, 1987 - Recherches de l'impact des mouettes rieuses sur une population de poissons dans une région d'étang. Rapport final, Univ. Cl. Bernard, 1-17.

ALDER, L.P., 1978 - Snipe apparently using foot to control food. Brit. Birds, 71, 7, 309.

ARNAUD, P., 1983 - Préservation et valorisation du massif boisé de Pleumeur-Bodou (Côtes du Nord). DAA, Option Préservation et aménagement du milieu naturel, Univ. de Rennes I, 1-55

ANDERSEN, J., 1955 - The food of the Danish badger with special reference to the summer months. Danish Rev. Game Biol., 3, 1-75.

ANDERSSON, A. , 1970 - Foods habits and predation of an inland-breeding population of the Hening gull *Larus argentatus* in Southern Sweden. Ornis Scandin., 1, 75-81.

ARLTON, A.V., 1936 - An ecological study of the mole. J. Mammal., 17, 349-371.

ARTEMJEV, Ju. et V.A. POPOV, 1978 - Semestro drozobvye. Turdidae. In V.A. POPOV, Pticy Volzkokamenskogo Kraja. Bd 2, Moskau.

AVEL, M., 1959 - Classe des Annélides Oligochètes. In Traité de zoologie, P.P. Grassé, tome V, fasc. 1, 224-470.

AVERIN Ju. V. et I.M. GANJA, 1970 - Pticy Moldavii, Bd 1 Kisinev.

BACHELIER, G., 1978 - La faune des sols, son écologie et son action. ORSTOM, 1-391.

BAETTIG, M., 1980 - Contribution à la biologie et écologie du sanglier (*Sus scrofa*) dans le Canton de Vaud. Thèse, 133-144.

BALANCA, G., 1983 - Exploitation du milieu par une population de Pies bavardes *Pica Pica*. Thèse 3ème cycle, Paris VI, 1-134.

BALANCA, G., 1984 - Analyse bibliographique des études menées sur la pie bavarde (*Pica pica*). B.M. ONC, 82, 33-39.

BARNARD, C.J. et H. STEPHENS, 1981 - Prey size selection by Lapwings in Lapwing gull associations. Behaviour, 77, 1-22.

BARNES, B.T. et F.B. ELLIS, 1979 - Effects of different methods of cultivation and direct drilling and disposal of straw residues on populations of earthworms. J. Soil Sci., 30, 669-679.

BARRETT-HAMILTON, G.E.H., 1910 - A History of British Mammals. Gorney and Jackson ed., London, 1-478.

BARTONEK, J.C. et J.J. HICKEY, 1969 - Food habits of cavansbacks, redheads and lesser scaup in Manitoba. Condor, 71, 3, 280-290.

BAS-LOPEZ, S., J.S. RIVERA, A. de LORENZZO, et B.L. SANCHEZ CANALS, 1979 - Data on the feeding of Salamandra L. in Galicia, N.W. Spain. Bol. Estc. Cent. Ecol., 8, 73-78.

BAUDVIN, M. et J.-L. DESSOLIN, 1987 - A propos de la chouette hulotte *Strix aluco* : réponses apportées et questions posées par les nichoirs-photos. Nos Oiseaux, 39, 129-134.

BEAUDOIN, J.C. et J.P. CORMIER, 1973 - La migration des barges à queue noire (*Limosa limosa* L.) dans la région d'Angers (Maine et Loire) au printemps 1971. L'oiseau et R.F.O., 43, 1, 16-31.

BENGSTON, S.A., A. NILSSON, S. NORDSTROM et S. RUNDGREN, 1976 - Effect of bird predation on lumbricid populations. Oikos, 27, 9-12.

BENGSTON, S.A., S. RUNDGREN, A. NILSSON et S. NORDSTROM, 1978 - Selective predation on lumbricids by gloden plover, *Pluvialis apricaria*. Oikos, 31, 164-168.

BENZECRI, J.P., 1973 - L'analyse des données. Tome 2 : L'analyse des correspondances. Dunod, éd. Paris, 1-624.

BENZECRI, J.P.,1980 - Pratique de l'analyse des données. Ed. Dunod, 1-456.

BERTHOUD, G., 1982 - Contribution à la biologie du hérisson (*Erinaceus europaeus* L.) et applications à sa protection. Thèse, Yverdon les Bains, 1-105.

BETTMAN, H., 1961 - Die Waldschepfe, 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 contenus des jabots et des estoacs. Ann. Ecol. Anim. 2, 1, 121-153.

BLONDEL, J. et B. FROCHOT, 1972 - Pourquoi les oiseaux migrent ? La Recherche, 25, 3, 621-629.

BLUMEL, H., 1971 - Ein Beitrag zur Futterungsaktivitat der Amsel. Falke 18, 190-197.

BOLTON, P.J. et J. PHILIPSON, 1976 - Energy equivalents of earthworms, their egesta and a mineral soil. Pedobiologia, 16, 443-450.

BOUCHE, M.B., 1969a - L'échantillonnage des peuplements d'Oligochètes terricoles. In Lamotte et Bourlière, "Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres". Masson et Cie éd., Paris, 237-287.

BOUCHE, M.B., 1969b - Comparaison critique des méthodes d'évaluation des populations de Lombricidés. Pedobiologia, 9, 26-34.

BOUCHE, M.B., 1970 - Observations sur les lombricidés (3ème série : VII, VIII, IX). IX. *Lumbricus terrestris* Linné, 1778, est-il *Lumbricus herculeus* (Savigny, 1826). Rev. écol. biol. sol, 7, 4, 533-547.

BOUCHE, 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.

BOUCHE, M.B., 1972a - Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone-azote dans les types d'humus en France. In C.R. IV Colloquium Pedobiologiae Dijon, sept. 1970, éd. INRA, Ann. zool. - écol. anim., 71-7, 481-493.

BOUCHE, M.B., 1972b - Lombriciens de France. Ecologie et systématique. Ann. zool. écol. anim., INRA, n° spécial, 72-2, 1-671.

BOUCHE, M.B., 1975a - Fonctions des lombriciens. III. Premières estimations quantitatives des stations françaises du PBI. Rev. écol. biol. sol, 12, 25-44.

BOUCHE, M.B., 1975b - Fonctions des lombriciens. IV. Corrections et utilisations des distorsions causées par les méthodes de capture. In Vaneck J. (ed.) "Progress in soil zoology". Proc. 5th Int. coll. soil zool., Junk The Hague, 571-582.

BOUCHE, M.B., 1976 - Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et geodrilologiques (Lumbricidae, Oligochaeta). Rev. écol. biol. sol, 13, 2, 261-281.

BOUCHE, M.B., 1977 - Stratégies lombriciennes. Ecol. Bull. (Stockholm), 25, 122-132.

BOUCHE, M.B., 1978 - Fonction des lombriciens. I. Recherches françaises et résultats d'un programme coopératif forestier (RCP 40). Bull. scient. Bourgogne, 30, 139-228.

BOUCHE, M.B., 1980a - Valorisation des résidus végétaux directement au terrain : le labour et la fertilisation par les lombriciens, un potentiel à développer. In C.R. int. "Agriculture et énergie", CENECA, Paris, 3212, 1-4.

BOUCHE, M.B., 1980b - L'interprétation morphologique des lombriciens. Un commentaire de l'évaluation numérique de R.W. Sims. Pedobiologia, 20, 4, 227-229.

BOUCHE, M.B., 1981a - Développement des lombriciens : biostimulation des sols et bio-indications. In C.R. Journées Sci. et dév., 19-20 sept. 1979, C.R. AFIE, Grenoble, 281-295.

BOUCHE, M.B., 1981b - Contribution des lombriciens à la migration des éléments dans les sols en climats tempérés. In C.R. Coll. int. CNRS "Migrations organo-minérales dans les sols tempérés". Nancy, 24-28 sept. 1979, Ed. CNRS, 145-153.

BOUCHE, M.B., 1982 - L'écosystème prairial. 4.3. Un exemple d'activité animale, le rôle des lombriciens. Acta oecologica, Oec. gen., 3, 1, 127-154.

BOUCHE, M.B., 1984a - Ecotoxicologie des lombriciens. I. Ecotoxicologie contrôlée. Acta Oecol., Oecol. appl., 5, 3, 271-287.

BOUCHE, M.B., 1984b - Ecotoxicologie des lombriciens. II. Surveillance de la contamination des milieux. Acta Oecol., Oecol. appl., 5, 4, 291-301.

BOUCHE, M.B., 1984c - Les vers de terre. La Recherche, juin 1984, 156, 796-804.

BOUCHE, M.B., 1984d - Faune et flore telluriques : leur contribution à la fertilité des sols. In ACTA, C.R. Journées Faune et Flore auxilliaires en agriculture, 4-5 mai 1983, Paris, 105-117.

BOUCHE, M.B., 1980 - Une menace pour l'homme ...
ses invertébrés. Bull. rech. agron. Gembloux, 21, 2, 273-282.

BOUCHE, M.B., 1987 - Schématisation spatio-temporelle des inter-relations sols écosystèmes. Rev. écol. biol. sol, 24, 3, 243-259.

BOUCHE, M.B. et R. ALIAGA, 1986 - Contre une dégradation physique et chimique des sols et pour leur optimisation économique, l'échantillonnage des lombriciens : une urgente nécessité. La Défense des Végétaux, 242, 30-36.

BOUCHE, M.B. et M. BEUGNOT, 1972 - Contribution à l'approche méthodologique des biocénoses. II. L'extraction des macro-éléments du sol par lavage-tamisage. Ann. zool. - écol. anim., 4, 4, 537-544.

BOUCHE, M.B. et R.H. GARDNER, 1984a - Earthworm functions. VII. Population estimation techniques. Rev. écol. biol. sol, 21, 1, 37-63.

BOUCHE, M.B. et Ph. GRANVAL, 1987 - Déprise agricole et environnement. 1.8. Note prospective. Réunion de Florac, 9-10/03/87. "Conséquences écologiques de la déprise agricole".

BOUCHE, M.B., et L. FAYOLLE, 1981 - Effets des fongicides sur quelques éléments de la pédofaune : conséquences économiques. In C.R. 3ème Coll. sur les effets non intentionnels des fongicides. Soc. franç. de phytiatrie et de phytopharmacie, Paris, 107-121.

BOUCHE, M.B., et G. FERRIERE, 1986 - Cinétique de l'assimilation de l'azote d'origine lombricienne par une végétation prairiale non perturbée. C.R. Acad. Sci. Paris, 302, III, 2, 75-80.

BOUCHE, M.B., L. FAYOLLE et Ph. RICHARD, 1984b - Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs. Gibier, Faune sauvage, 1, 57-71.

BOUCHE, M.B., Z. RAFIDISON et F. TOUTAIN, 1983 - Alimentation réelle et brassage pédogénétique du lombricien *Nicodrilus velox* (Annelida, Lumbricidae) dans une hêtraie vosgienne. Rev. écol. biol. sol, 20, 1, 49-75.

BOUCHE, M.B., sous presse a - L'activité biologique des vers de terre : effet de l'enrésinement et usages potentiels en foresterie. In Bonneau, M., (red) "Synthèse des contributions au PIREN Résineux, éd. du CNRS.

BOUCHE, M.B., sous presse b - Prairie et vers de terre : un progrès insoupçonné.

BOUGUENENC, V., 1987 - L'élevage en masse d'enchytraeidae : étude bibliographique mise au point expérimentale et tests dans l'alimentation des poissons. Thèse Univ. P. Sabatier, Toulouse, Sp. Biol. anim., 1-308.

BOUILLOT, H. et Y. FRENOT, 1981 - Premier essai de biostimulation des sols par introduction de lombriciens sur les landes de Paimpont. DAA ENSA Rennes, 1-94.

BOULU-LAPOINTE, F., 1986 - Microdosage de l'iode par une méthode semi automatique. Application à l'étude du métabolisme de l'iode chez les lombriciens. "Thèse". Dipl. Ecole Pratique des Hautes Etudes Paris, 1-103.

BRADBURY, K., 1974 - The badgers' diet. Badgers of Yorkshire and Humberside. R.J. PAget et A.L. Middleton ed., Ebor Press York, 113-125.

BRADBURY, K., 1977 - The identification of earthworms in mammalian scats. J. zool. London, 183, 553-555.

BREDIN, D., 1984 - Régime alimentaire du Héron garde beouf à la limite de son expansion géographique récent. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 39-44.

BRENSING, D., 1977 - Nahrungsokologische untersunchungenan. Zugvorguelm im einem sudvestdentschen Durchznygbietwahrend des Wegzuges. Vogelwarte, 29, 44-56.

BROCKIE, R.E., 1959 - Observations on the food of the hedgehog (&Erinaceus europaeus& L.) in New Zealand. N.Z.J. Sci., 121-136.

BROWN, A.W.A., 1978 - Ecology of Pesticides. John Wiley and sons, New York.

BROWN, C.A.J., 1983 - Prey abundance of the European badger, *Meles meles* L., in north-east Scotland. Mammalia, 47, 1, 81-86.

BURTON, P.J.K., 1974 - Feeding and the feeding apparatus in Waders. British Museum, London.

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.

BUTET, A., 1986a - Régime alimentaire d'une population de mulots sylvestres (*Apodemus sylvaticus* L. 1758), dans une lande xéro-mésophile en cours de recolonisation végétale. Bull. écol., 17, 1, 21-37.

BUTET, A., 1986b - Stratégie d'utilisation des ressources et déterminisme des choix alimentaires d'un rongeur polyphage (*Apodemus sylvaticus* L.) : l'approche énergétique. Acta oecol., Oecol. gen., 7, 3, 243-262.

CABARET, M., 1983 - Le val sans retour. Eléments de caractérisation des processus évolutifs en zones agricoles, forestières et d'inculture. DEA, Eco-Ethologie, Univ. Rennes I, 1-40.

CAMPBELL, P.A., 1973 - The feeding behaviour of the hedgehog (*Ericaneus europaeus* L.) in pasture land in New Zealand. Proc. N.Z. Ecol. Soc., 20, 35-40.

CAMPREDON, P., S. CAMPREDON, J.Y. PIROT et A. TAMISIER, 1982 - Manuel d'analyse des contenus stomacaux de canards et foulques. ONC, 1-87.

CANAUD, J.F., 1981 - Contribution à l'étude des relations pesticides-lombriciens. Dangers et toxicités. Mémoire fin d'études ENITA, Quétigny, sept. 1981, 1-92.

CARLINO, J., N. GENARD et F. LESCOURRET, 1984 - Nouvelle observation de la nidification du pluvier guignard (*Charadrius morinellus* L.) dans les Pyrénées orientales françaises. R.F.O., 54, 1, 87-90.

CARAUX, G., 1988 - Exploration interactive d'une correspondance.

CHACORNAC, J.M. et P. JOLY, 1985 - Activité prédatrice du triton alpestre (*Triturus alpestris*) dans un lac alpin 2125 m, Alpes françaises. Acta Oecol. Oecol. gen, 6, 2, 93-103.

CHAUDONNERET, M.B., 1977 - Quelques données sur la composition biochimique des vers de terre, aliment éventuel du bétail et de l'homme. Rapport de fin d'études INSA, Lyon 5BC, juin 1977, 1-37 (doc. multigraphié).

CHICHIKIN, Y.N., 1968 - The ecology and economic importance of the badger in the South of Kirgiziya. Trc. Sary-Chelekskogo Gros. Zapoved., 3, 109-120.

CHURCHFIELD, J.S., 1979 - A note on the diet of the European water shrew, Neomys fodiens bicolor. J. Zool. (London), 188, 294-296.

CIAMPALINI, B. et S. LOVARI, 1985 - Food habits and trophic niche overlap of the Badger (*Meles meles* L.) and the Red fox (*Vulpes vulpes* L.) in a Mediterranean coastal area. Z. Saugetierkunde, 50, 226-234.

CIBOIS, Ph., 1986 - Le sociologue et ses données. Le courrier du CNRS, 16-17.

CLAUSAGER, I., 1973 - Age and sex determination of woodcock (*Scolopax rusticola*). Danish Rev., Game biol., 8, 8, 1-38.

CLEMENT, R. et M.C. SAINT GIRONS, 1982 - Notes sur les mammifères de France, le régime alimentaire de la fouine *Martes foina* (Erxleben, 1977) dans l'agglomération nantaise et en milieu rural. Mammalia, 46, 4, 550-553.

CLERGEAU, P., 1981 - Comportements liés à l'alimentation de l'étourneau Sturnus vulgaris en Bretagne : rôle joué par certaines variables envionnementales et sociales. Thèse 3ème cycle Univ. Rennes I, 1-235.

CLUZEAU, D., M. LEBOUVIER, P. TREHEN, M.B. BOUCHE, C. BADOUR et A. PERRAUD, 1987 - Relations between earthworms and agricultural practices in the vineyards of Champagne. Preliminary results. In A.M. Bonvicini Pagliari et P. Omodeo (ads), "On earthworms", Selected Symposia and Monographs, UZI, 2, Mucchi Modena, 465-484.

COLEMAN, J.D., 1971 - The distribution, numbers, and food of the Rook *Corvus frugilegus frugilegus* L. in Canterbury, New Zealand. N.Z. J. Sci., 14, 494-506.

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 (2ème édition), 1-427.

CONNER, F., 1982 - Contribution à l'étude des variations saisonnières du régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa*, L.). DEA de biocénotique expérimentale des agrosystèmes et des écosystèmes aménagés, Tours, 1-50.

COTTON, D.C.F. et J.P. CURRY, 1980a - The effects of cattle and pig slurry fertilizers on earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to high applications of pig slurry. Pedobiologia, 20, 3, 189-196.

COTTON, D.C.F. et J.P. CURRY, 1980b - The response of earthworm populations (*Oligochaeta, Lumbricidae*) to high applications of pig slurry. Pedobiologia, 20, 189-196.

COTTON, D.C.F. et J.P. CURRY, 1982 - Earthworm distribution and abundance along a mineral peat soil transect. Soil biol. biochem., 44, 211-214.

CRAMP, S., 1977 - Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Paleartic. Vol. I. Waders to gulls., 1-687.

CRAMP, S., 1980 - Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Paleartic. Vol. II. Hawk to bustards, 1-722.

CRAMP, S., 1985 - Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Paleartic. Vol. IV. Terns to woodpeckers, 1-960.

CRAMP, S. et SIMMONS, 1983 - Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Paleartic. Vol. III., 1-973.

CREUTZ, G., 1963 - Ernahrungsweise und Aktionsradius der Lachmorsve (*Larus ridibundus* L.). Beitr. Vogelk., 9, 3-58.

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., 1983 - Predation on earthworms by the Black-Headed Gull (*Larus ridibundus* L.). In "Earthworm Ecology from Darwin to Vermiculture", J.E. Satchell ed., 415-424.

CUENDET, G., 1984 - A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Whytam Woods, Oxford. Pedobiologia, 26, 421-439.

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.

CUGNASSE, J.M. et C. RIOLS, 1984 - Contribution à la connaissance de l'écologie de la Genette (*Genetta genetta* L.) dans quelques départements sud de la France. Gibier, Faune sauvage, 1, 25-56.

CUMMINGS, K.W. et J.C. WUYCHECK, 1971 - Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. Int. Verein. theor. Angew. Limnol., 18, 1-158.

CURRY, J.P., 1976 - Some effects of animal manures on earthworms in grassland. Pedobiologia, 16, 5, 425-438.

CUSTER, T.W., et F.A. PITELKA, 1975 - Correction factors for digestion rates for prey taken by snow butings (*Plectrophenax nivalis*). Condor, 77, 210-212.

DARE, P.J., 1966 - The breeding and wintering population of the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.) in the British Isles. Fishery Invest. Land Ser. II, 25, 9, 1-137.

DARE, P.J. et A.J. MERCIER, 1973 - Food of the Oystercatcher in Morecambe Bay, Lancashire. Bird Study, 20, 173-184.

DARWIN, O.R., 1881 - The formation of vegetable mould through the action of worms with observations on their habits. London, John Murey and Co, 1-366.

DAVIES, P.W. et P.E. DAVIS, 1973 - The Ecology and conservation of the Red Kite in Wales. Part III. Feedings habits and food. Brit. Birds, 66, 241-269.

DAVIES, P.W. et D.W. SNOW, 1965 - Territory and food of the Song Trush. Brit. Birds, 58, 161-175.

DAVIS, T.A.W., 1955 - Buzzards followingg the plough. Brit. Birds, 48, 413.

DAVIS, T.A.W., 1958 - Food of the Kestrel in winter and early spring. Brit. Birds, 75, 22, 85-92.

DAVISON, V.E., 1940 - A field method of analyzing game bird foods. J. Wildl. Manage., 4, 105-116.

DELMEE, E., P. DACHY et P. SIMON, 1979 - Comparative study of a feeding regime of a forest population of Tawny owls, *Strix aluco*. Gerfaut, 69, 45-78.

DEMOLE, E., 1964 - Subtilités de la chasse à la Bécasse. Librairie des Champs Elysées, Paris, 1-205.

DE SELYS-LONGCHAMP, M., 1927 - Observations limnobiologiques faîtes dans les Alpes maritimes. Rech. Inst. zool. Torley Rousseau, 1, 1, 11-30.

DILLERY, H.J., 1965 - Post-mortem digestion of stomach contents in the Savannah sparrow. Auk, 82, 281.

DIMOND, J.B., G.Y. BELYEA, R.E. KADUNCE, A.S. GETCHELL et J.A. BLEASE, 1970 - DDT residues in Robins and earthworms associated with contamined forest soils. Can. Ent., 102, 1122-1130.

DIRSCHL, H.J., 1969 - Foods of lesser scaup and blue-winged teal in the Saskatchewan River Delta. J. Wild. Manag., 33, 1, 77-87.

DREIDAX, L., 1931 - Untersuchungen uber die Bedentung der Regenwurmer fur die Pflanzerbzu. Arch. Pfanzenbau, 7, 413-467.

DRONNEAU, Ch., 1984 - La gélinotte des bois (*Bonasia bonasia* L.). Synthèse bibliographique. B.M. ONC, 78, 27-36.

DUNNET, M.G., 1955 - The breeding of the Starlings *Sturnus vulgaris* in relation to its food supply. Ibis, 97, 4.

DYER, J.M. et R.B. HAMILTON, 1974 - An analysis of feeding habits of the American Woodcock (*Philohela minor*) in Southern Louisiana. Proc. Woodcock Symp., 5, 1-11.

DYRCZ, A., 1969 - The ecology of the song trush (*Turdus philomelos* Br.) and blackbird (*Turdus merula* L.) during the breeding season in an area of their joint occurence. Ekologia polska. Seria A. Tome XVIII, 59,

EBLE, H., 1963 - Ernahorungsbiologische Untersuchungen an *Turdus philomelos*, *Turdus merula* und *Sturnus vulgaris*. Wiss. Z. Univ. Halle, Math. Nat., 12, 211-234.

EDMINSTER, F.C., 1954 - American game birds o field and forest. Charles Scribner's Sons, New York, NY, 1-490.

EDWARDS, C.A., 1980 - Interactions between agricultural practices and earthworms. In DINDAL, D. "Soil Biology as related to land use practices". Proceedings of the VII Inter. Coll. of Soil Zool., Syracuse (NY), 29 juil.-3 aout 1980, 3-12.

EDWARDS, C.A. et J.R. LOFTY, 1972 - Biology of earthworms. Chapmann and Hall Ltd, London, 1-283.

EDWARDS, C.A. et J.R. LOFTY, 1977 - Biology of earthworms, 2nd edition. Chapman and Hall, London, 1-333.

EDWARDS, W.R., R.E. DUZAN et R.J. SIEMERS, 1983 - Organochlorine insecticide residues and PCBs in Tissues of Woodcock, Mourning Doves, and Robins from East Central Illinois. Bull. environ. contam. toxicol., 31, 407-414..

ELLIOTT, E.T. et D.C. COLEMAN, 1988 - Let the soil work for us. Ecol. bull., 39, 23-32.

ETTRUP, H. et B. BAK, 1985 - Nogle track af danske Vibers *Vanellus vanellus* yngleforhold. Dansk. orn. Foren. Tidsskr., 79, 43-55.

EVANS, A.C., 1948a - The identity of earthworm stored by moles. Proc. Zool. Soc., 188, 356-359.

EVANS, A.C., 1948b - Studies on the relationsphips between earthworms and soil fertility. II. Some effects on earthworms on soil structure. Ann. appl. biol., 34, 3, 307-330.

EVANS, A.C. et W.J. Mc GUILD, 1948 - Studies on the relationships between earthworms an soil fertility. The Annals of Applied biology, 35, 4, 485-493.

EWALD, K., 1979 - Beitrage zur Ernahrung sowie zum Parasiten, Salmonellen und Chlamydienbefall von Lachmowen (*Larus ridibundus*) in Bayerischem Karpfenteichgebiet. J. Ornith., 120, 98-101.

FADAT, Ch., 1968 - A propos du sexe chez la Bécasse. La Mordorée, 88, 3-4.

FADAT, Ch., 1974 - Jeunes bécasses. La Mordorée, 112, 1-4.

FADAT, Ch., 1975a - Vue d'ensemble sur le colloque scientifique d'Athens. La Mordorée, 113, 4-18.

FADAT, Ch., 1975b - Bécasse : La grande panique du mercure. La Mordorée, 113, 17.

FADAT, Ch., 1978 - Influence of the physionomy of forests on the age-ratio of the woodcock shot with pointer dog. Newsletter, 4, 29-39.

FADAT, Ch., 1981a - En marge des résultats ... A-t-on les moyens d'une bonne gestion cynégétique des populations de Bécasses ? Bull. mensuel ONC, 49, 32-36.

FADAT, Ch., 1981b - Age-ratio des tableaux de chasse de bécasses (*Scolopax rusticola*) . Signification biologique et utilisation pour la bonne gestion des populations bécassières. Bull. sp. scient. et techn., O.N.C., 141-156.

FADAT, Ch., 1986 - Prélèvement cynégétique de bécasses en France, saison 1983-1984. BM ONC, 108, 54-63.

FADAT, Ch., 1988 - Bilan des recherches sur la bécasse 1986-1987. Bull. mens. ONC, 123, 7-13.

FADAT, Ch., Y. FERRAND et J. MARTINEL, 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.

FADAT, Ch., en prép. - Ecologie de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en hivernage en France : utilisation pour la gestion de ses populations. Thèse d'Etat Montpellier.

FEDJUSIN, A.V. et M.S. DOLBIK, 1967 - Pticy Belorussii. Minsk.

FERRAND, Y., 1979 - Approche du comportement de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en période de nidification. Radiotélémétrie. DEA, Univ. Besançon, 1-29.

FERRAND, Y., en prép. - Contribution à l'étude du comportement du mâle de Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en période de reproduction. Méthode de dénombrement. Thèse de Doctorat Nouveau Régime, Univ. Montpellier III, 1-178.

FERRAND, Y et F. GOSSMANN, 1988 - Répartition spatiale des bécasses des bois sur leurs habitats nocturnes en Bretagne. In Acts of the 3rd European Woodcock and snipe workshop.

FERRIERE, G. et M.B. BOUCHE, 1985 - Première mesure écophysiologique d'un débit d'élément dans un animal endogé : le débit d'azote de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae, Oligochaeta) dans la prairie de Cîteaux. C.R. Acad. sci. Paris, 301, III, 17, 789-794.

FLORENCE, L., 1912 - The food of birds. Trans. R. Highld. Agric. Soc., Scotland, 180-219.

FLORENCE, L., 1914 - The food of birds. Trans. R. Highld. Agric. Soc., Scotland, 1-74.

FLORENCE, L., 1915 - The food of birds. Trans. R. Highld. Agric. Soc., Scotland, 1-53.

FOG, J., 1963 - Distribution and food of the Danish rocks Comm. Vildbiol., St Kalo, 33, 63-109.

FRENCH, C.E., S.A. LISCINSKY et D.R. MILLER, 1957 - Nutrient composition of earthworms. J. Wildl. Manag., 21, 348.

FRENOT, Y., 1986 - Interactions entre la faune lombricienne et les systèmes édaphiques d'une ile subantarctique (Ile de la Possession, Archipel Crozet). Thèse nouvelle formule, Univ. Rennes I, 1-200.

FRETEY, J.,1975 - Reptiles et Batraciens de France. Hatier,

FRETEY, Y., 1985 - Les reptiles de France : tortues et lézards. Hatier, Paris, 1-128.

FRITZELL, E.K., G.A. SWANSON, and M.T. MEYER, 1979 - Fall foods of migrant Common Snipe in North Dakota. J. Wildl. Manag., 43, 1, 253-257.

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.

FUNMILAYO, O., 1979 - Food consumption, preferences and storage in the mole. Acta Theriol., 24, 379-389.

GAL, J.K., 1967 - Beitrage zur Kenntrus der Brutbiologie der Amsel (*Turdus merula* L.) und zur Erhnahrungsdynamik ihrer Jungen. Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden, 29, 25-53.

GARZON, 1974 - In CRAMP, S., 1980.

GASPAR, Ch., 1986 - La surveillance des invertébrés, le rôle de Gembloux. Bull. rech. agron. Gembloux, 21, 2, 197-226.

GAVRILOV, E.I., 1970 - Semeitvo Turdidae. In I.A. DOLGUSIN et M.N. KORELOV (Hrsg.), Pticy kazachastana, 3, Alma-Ata.

GENOV, P., 1981 - Significance of natural biocenoses and agrocenoses as the source of food for wild Boar (*Sus scrofa* L.). Ekol. pol., 29, 1, 117-136.

GEROUDET, P., 1951 - I. Du coucou aux corvidés. Delachaux Niestle, 1-232.

GEROUDET, P., 1955 - II. Les passereaux : des mésanges aux fauvettes. Delachaux Niestle, 1-316.

GEROUDET, P., 1957 - III. Les passereaux : des pouillots aux moineaux. Delachaux Niestle, 1-293.

GEROUDET, P., 1965 - Les rapaces diurnes et nocturnes d'Europe. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchautel, 1-426.

GEROUDET, P., 1978 - Grands échassiers, Gallinacés, Rales d'Europe. Ed. Delachaux Niestlé,

GLASGOW, L.L., 1958 - Contributions to the knowledge of the ecology of the american woodcock, *Scolopax minor*, on the wintering range in Louisiana. Ph.D. Thesis, Texas, 1-153.

GLUTZ, U. von B., K.M. BAUER, and E. BEZZEL, 1977 - Handbuch der Vogel Mittel Europas. Charidrriformes, 7, 1-1270.

GODET, R., 1951 - Contribution à l'éthologie de la taupe, *Talpa europaea* L. Bull. Soc. Zool. France, 76, 107-128.

GOSS-CUSTARD, J.D., 1969 - The winter feeding ecology of the Reshank, *Tringa totamis*. Ibis, 111, 338-356.

GOSSMANN, F. et Y. FERRAND, 1988 - Méthode et résultats de baguage des bécasses des bois (*Scolopax rusticola* L.) en Bretagne. In Acts of the 3rd European Woodcock and Snipe workshop, 34-41.

GRAFF, O., 1971 - Stickstoff, phosphor und Kalium in der regenwurmlosung aur der wiesenversuchsflache des Sollingprojektes. In "Organismes du sol et production primaire" IV Colluquium pedobiologiae, Dijon, 14-19/09/70, INRA, 504-511.

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, I, 1-43.

GRANVAL, Ph., 1987 - Régime alimentaire diurne de la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) en hivernage : approche quantitative. Gibier et Faune sauvage, 4, 125-147.

GRANVAL, Ph., 1988a - Influence de la disponibilité et de l'accessibilité des lombriciens sur le choix des milieux fréquentés par la Bécasse des bois (*Scolopax rusticola*). In C.R. 3ème Symp. européen sur la bécasse et la bécassine, ONC, 14-16 oct. 1986,, Paris, 67-77.

GRANVAL, Ph., 1988b - Variations du régime alimentaire de la Bécasse des bois (Scolopax rusticola L.) en hivernage. In C.R. 3ème Symp. européen sur la Bécasse et la Bécassine, ONC, 14-16 oct. 1986, 60-66.

GRANVAL, Ph. et R. ALIAGA, 1988 - Analyse critique de l'état des connaissances sur les prédateurs de lombriiens. Gibier et Faune Sauvage, 5, 71-94.

GRANVAL, Ph., sous presse - Quantified appreciation of land parcels caracteristics in wet zone as basis of the rural valorisation. 3ème Conf. intern. sur les zones humides, Rennes, 19-23 sept. 1988.

GRANVAL, Ph., BOUCHE, M.B. et D. LECONTE, en prép. - La valorisation agrocynégétique des parcelles intensifiées : un moyen d'éviter l'exode rural en déprise agricole.

GRASSE, P.P., 1949 - Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Ed. Masson, Paris, 1-1117.

GREEN, E., 1928 - In CRAMP, P. et al., 1983.

GREEN, R., 1973 - The ecology of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) on arabe farmland. J. zool., London, 188, 357-377.

GREEN, R.E., 1985 - Feeding and breeding of Common Snipe in Lowland Britain. Newsletter, 8, 6-7.

GROMADZKA, J., 1980 - Food composition and food consumption of the Rook *Corvus frugilegus* in agrocenoses in Poland. Acta Ornithologica, Tome XVII, 17, 227-255.

GROMADZKI, M., 1969 - Composition of food of the Starling (*Sturnus vulgaris* L.) in agrocenoses. Ekologia Polska, Seria A, 17, 16.

GROSSHANS, W., 1983 - Zur Nahrung des Igels (*Erinaceus europaeus* L. 1758) Untersuchungen von Magen - Darmimhalten schleswig-holsteinisher. Igel. Zool. Anz. Jena, 211, 5/6, 364-384.

GUZIUR, J., 1976 - The feeding of two year old carp (*Cyprinus carpio* L.) in a vendace Lake Klawoj. Ekol. Pol., 24, 2, 211-235.

HAINARD, R., 1961 - Mammifères sauvages d'Europe. I. Insectivores, chiroptères, carnivores. Ed. Delachaux et Niestlé, Neuchatel, 1-320.

HAMILTON, W.J., 1941 - The food of small forest mammals in Eastern United States. J. Mammal., 22, 250-263.

HANCOX, M.K., 1973 - Studies on the ecology of the Eurasian badger (*Meles meles* L.) Unpublished. Ph. D. Thesis, Univ. Oxford.

HANSSON, L., 1971 - Small rodent food, feeding and population dynamics (a comparizon between graniverous and herbivorous species in Scandinavia). Oikos, 22, 183-198.

HARRIS, P., 1964 - The food of some *Larus Gulls*. Ibis, 107, 43-53.

HARRIS, S., 1984 - Ecology of Urban Badgers (*Meles meles*) : Distribution in Britain and habitat selection, persecution, food and damage in the City of Bristol. Biol. conserv., 28, 349-375.

HARTLEY, P.H.T., 1948 - The assessment of the food of birds. Ibis, 90, 361-381.

HAVET, P., 1982 - L'agriculture française et son impact sur le petit gibier. ONC, Bull. mensuel, 33-54.

HAVLIN, J., 1977 - Comparison of diets of the blackbird and the starling. Zool. Listy., 26, 45-56.

HAWKINS, A.E. et P.A. JEWELL, 1962 - Food consumption and requirements of captive british shrew and the mole. Proc. Zool. Soc. Lond., 138, 1, 137-155.

HEIDET, J.C., 1981 - Bioaccumulation et transfert des contaminants par les lombriciens. Mémoire ENITA Quétigny, 1-74.

HEIDET, J.C., 1988 - Etude de la régulation hygrothermique et photopériodique de l'activité lombricienne et perspectives d'applications pour biostimulation des sols. Thèse 3ème cycle USTL, Montpellier.

HEIDET, J.C., et M.B. BOUCHE, 1988 - Régulation de l'activité lombricienne : influence de la température, de la photopériode et de l'humidité *in situ* sur l'indice de mobilité de *Nicodrilus longus longus* (Ude) (Lumbricidae, Oligochaeta) dans la prairie de Cîteaux. In Proc. Coll. Int. Zool. Sol, Bangalore (Inde), 7-13 aout 1988.

HELWIG, J.P. et K.A. COUNCIL, 1979 - SAS user's guide. Ed. SAS Inst. inc., Cary, 1 - 494.

HEMERY, G., G. JARRY, A. LE TOQUIN, et NICOLAU-GUILLAUMET, 1978 - Etude préliminaire des populations de bécasses des bois (*Scolopax rusticola*) migratrices et hivernantes en France. Bull. mens. ONC, n° Sp. Scient. et Techn., nov. 1978, 5-37.

HENNUY, B., 1982 - Etude l'influence des techniques culturales sur les peuplements de Lombriciens. Travail de fin d'études, Ingénieur Agronome, Fac. des Sci. Agro., Gembloux (Belgique), 1-130 + Annexes.

HENNUY, B., W. VAN ORMELINGEN, Ch. GASPAR et M. FRANKINET, sous presse - Labour, demi labour ou semis direct en continu : conséqunces pédofauniques. Bull. rech. agro. Bruxelles.

HENRY, C., 1983a - Position trophique du blaireau (*Meles meles* L.) dans une foret du centre de la France. Acta Oecologica, Oecol. gen., 4, 345-358.

HENRY, C., 1983b - Intéret de la notion de structure dans l'étude des régimes alimentaires. Bull. Soc. zool. franç., 3, 365-369.

HENRY, C., 1984 - Eco-éthologie de l'alimentation du blaireau européen (*Meles meles* L.) dans une forêt du centre de la France. MAmmalia, 48, 4, 489-503.

HEPPLESTON, P.B., 1971 - The feeding ecology of oystercatchers (*Haemotopus ostralegus* L.) in winter in Northern Scotland. J. Anim. Ecol., 40, 651-672.

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., 1976 - A population study of the tawny owl *Strix aluco* and its main prey species in woodland. PH D. Thesis, Oxford Univ.,

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 T. JOHNSON, 1987 - Quantitative analysis of habitat preferencies of the woodcock (*Scolopax rusticola*) in the breeding season. Ibis, 8-29.

HIRST, J.M., H.H. LE RICHE et C.L. BASCOMB, 1961 - Copper accumulation in the soils of apple orchards near Wisbeck. Pl. path., 10, 105-108.

HOFFMAN, H. et H. HOERSCHELANN, 1969 - Nahrungsuntersuchungen bei Limikolen durch Mageninhaltsanalysen. Corax, 3, 19, 7-22.

HOGSTED, G., 1980 - Resource partitioning in Magpie (*Pica pica*) and Jackdow (*Corvus monedula*) during the breeding season. Ornis Scandinavica, 110-115.

HOLISOVA, V., 1960 - Die Narhrung der Waldnamus *Apodemus sylvaticus* L. in Bohmischmahrischen Hohenzug. Zool. Listy, 9, 135-158.

HOLISOVA, V., 1967 - The food of *Apodemus agrarius* (Pall.). Zool. Listy, 16, 1-14.

HOLISOVA, V., 1971 - The food of *Clethrionomys glareolus* at different population densities. Acta Sc. Nat. Brno, 5, 1-43.

HOLISOVA, V. et R. OBTREL, 1979 - The food eaten by *Clethrionomys glareolus* in a spruce monoculture. Fol. Zool., 28, 219-230.

HOLMES, G.A., 1952 - Molybdenum responses at Invermay. Proc. New-Zealand Grassland Ass., 198-201.

HOLYOAK, D., 1967 - Breeding biology of the Corvidae. Bird Study, 14, 153-168.

HOLYOAK, D., 1968 - A comparative study of the food of the some british Corvidae. Bird Study, 15, 147-153.

HOLYOAK, D., 1972 - Food of the Rook in Britain. Bird Study, 19, 59-68.

HOOGERKAMP, M., 1987 - Effect of earthworms on the productivity of grassland : an evaluation. In A.M. Bonvicini Pagliari et P. Omodeo (eds) "On Earthworms". Selected Symposia and monographs, UZI, 2, Mucchi Modena, 485-496.

HOOGERKAMP, M., H. ROGAAR, H.J.P. EIJSACKERS, 1983 - Effect on earthwomrs on recently reclaimed polder soils in the Netherlands. In J.E. Satchell (ed.) "Earthworm ecology, from Darwin to vermiculture", Chapman and Hall, London, 85-104.

HOPP, H., 1973 - What every gardener should know about earthworms. Garden Way Publishing Compagny, Vermont, USA.

HOUPERT, G., 1984 - Evaluation de la population de vers de terre après mise en culture d'une prairie. In C.R. Colloque Les Arcs (Savoie), 571-577.

HOUSTON, D., 1977 - The effect of hooded Crows on hill sheep farming in Argyll, Scotland. The food supply of Hooded Crows. J. Appl. Ecol., 14, 1-15.

HOUTCOOPER, W.C., 1978 - Food habits of rodents in a cultivated ecosystem. J. mammal., 59, 425-427.

HOWES, M., 1976 - Winter flockens of Moorhens. Bird Study, 23, 303-304.

HUNT, 1965 - In RAMADE, F., 1982.

HYSLOP, E.J., 1980 - Stomach contents analysis : a review of methods and their application. J. Fish. Biol., 17, 411-429.

IMBERT, G., 1986 - Distribution spatio-temporelle des bécasses (*Scolopax rusticola* L.) dans leur habitat diurne, en foret domaniale de Boulogne sur mer (Pas de Calais) (France). In Acts of the 3rd European Woodcock and Snipe Workshop, 53-59.

IMBODEN, 1970 - Zur Oekologie einer Randzonepopulation des Kiebitz *Vanellus vanellus* in der Schweiz. Der Ornithologische Bedoator., 67, 41-58.

ISENMANN, P., 1975 - Contribution à l'étude de la biologie de reproduction et de l'écologie de la Mouette mélanocéphale (*Larus melanocephalus* L.). Nos oiseaux, 33, 66-73.

IVANTER, E.H., 1969 - A contribution to the study of the Mole (*Talpa europea europea* L.) in Karelia. Uch. Zap. Petrozavodsk. Univ., 16, 186-202.

JACKSON, P. et J. JACKSON, 1980 - A study of Lapwing breeding population changes in the New Forest Hampshire. Bird Study, 27, 27-34.

JEFFERIES, D.J. et B.N.K. DAVIS, 1968 - Dynamics of dieldrin in soil, earthworms and song trushes. J. Wild. Manage., 32, 3, 441-456.

JEFFERIES, D.J., 1974 - Earthworm in the diet of the red fox *Vulpes vulpes*. J. Zool. Lond., 173, 251-252.

JIRSIK, S.C., 1945 - The importance of the Black Headed Gull (*Larus ridibundus* L.) in the economy of agriculture and fisheries. Acta Soc. Sci. Nat. Moravosiles, 17, 1-25.

JOLLET, A., 1982 - Régime alimentaire et densités de populations de la Corneille noire *Corvus corone* L. dans le bocage limousin. Thèse 3ème cycle, Limoges, 1-175.

JOLLET, A., 1984 - Variations saisonnières du régime alimentaire de la Corneille noire (*Corvus corone* L.) dans le bocage limousin. L'Oiseau et R.F.O., 54, 2, 109-130.

JOLY, P., 1986 - Activité prédatrice sur le site de reproduction chez le triton alpestre *Triturus alpestris* (Amphibien, Urodèle). Coll. Nat. CNRS "biologie des populations", Lyon.

JONG, A. de, 1983 - Het effect van regowormen op de bruto drogestofopbrengst Van de eerste snede van blijvend grassland in 1983. Vakgroep. Landbouwplanterteelt en Graslandcultuur, Landbouv. Hogeschool Wageningen, October 1983.

JOURDEUIL, E., 1870 - La chasse à la Bécasse. Ed. de l'Orée, 1-120.

JUILLARD, M., 1984 - Eco-éthologie de la Chouette Cheveche, *Athene noctua* (Scop.) en Suisse. Thèse doc. Sci., Univ. Neufchatel (Suisse), 1-243.

JULLIOT, C., 1987 - Contribution à l'étude de l'utilisation de l'espace par le renard roux (*Vulpes vulpes*). Relation avec la distribution des ressources alimentaires. Tours, DEA Biologie des populations et éco-éthologie, 1-54.

KALABACH, E.R., 1922 - A comparison of the food habits of British and American Starlings. Auk., 49,

KALLANDER, H., 1976 - Common buzzards (*Buteo buteo* L.) feeding on earthworms. Var. Vagelozerld, 35, 1, 43-44.

KAMINSKI, P., 1985 - The food of the jackdaw during nest development. Zesz. nauk. Filii UW, 48, Biol. 10, 91-98.

KANWAR, R.S., J.L. BAKER, et J.M. LAFLEN, 1985 - Nitrate movement through the soil profile in relation to tillage system and fertilizer application method. Trans. Am. Soc. Agric. Eng., 28, 1731-1735.

KENDEIGH, S.C. et G.G. WEST, 1965 - Caloric values of plant seeds eaten by birds. Ecology, 46, 553-555.

KILBERTUS, G. et al., 1975 - Biodégradation et humidification. Ed. Pierron Sarreguemines, 1-496.

KISS, J.P. et I. STERBETZ, 1979 - Data on the feeding of the woodcock (*Scolopax rusticola*). Kulonlenyamat, Aquila, 1978 V, 85, 107-111.

KISTJASKIJ, 1957 - In GLUTZ et al., 1977.

KOUBE, K.P., 1986 - The spring diet of the woodcock (*Scolopax rusticola*). Folia zoologica, 35, 4, 280-297.

KRAFFT, J.P., 1983 - Contribution à la connaissance de la biologie de la Cigogne blanche. Thèse doct. vétérinaire, ENV Toulouse, 1-89.

KING, C.M., 1980 - The weasel mustela nivalis and its prey in an English woodland. J.A. Ecol., 49, 127-159.

KOERSVELD, E., 1951 - Difficulties in stomach analysis. Proc. Int. Ornith. Congress, 10, 592-594.

KORAL, N.F., 1976 - Data on the ecology of the wryneck in the gardens of the middle Dneiper. Vestn. Zool., 4, 87-90.

KORSCHGEN, L.J., 1948 - Late-fall and early-winter food habits of bobwhite quail in Missouri. J. wildl. manage., 12, 46-57.

KRIVOLUTSKY, D., V. TURCANINOVA et Z. MIKHALTSOVA, 1982 - Earthworms as bioindicators of radioactive soil pollution. Pedobiologia, 23, 263-265.

KROHN, W.B., 1970 - Woodcock feeding habits as related to summer field usage in Central Maine. J. wildl. manag., 34, 4, 769-775.

KROHN, W.B., J.C. RIEFFENBERGER et F. FERRIGNO, 1977 - Fall migration of woodcock at Cape May, New Jersey. J. wildl. manag., 41, 1, 104-111.

KRUUK, H., 1978a - foraging and spatial organisation of the European badger, &Meles meles&. Behav. Ecol. Sociobiol., 4, 75-89.

KRUUK, H., 1978b - Spatial organization and territorial behaviour of the European badger, *Meles meles*. J. Zool. Lond., 184, 1-19.

KRUUK, H., 1986 - Dispersion of badgers (*Meles meles* L. 1758) and their ressources : a summary. Lutra, 29, 12-15.

KRUUK, H. et T. PARISH, 1983 - Seasonal and local differences in the weight of European badgers (*Meles meles* L.) in relation to food supply. Zeitschrift fur Saugetierlkunde, 48, 45-50.

KRUUK, H., T. PARISH, C.A.J. BROWN and J. CARRERA, 1979 - The use of pasture by the European badger (*Meles meles* L.). J. appl. ecol., 16, 453-459.

KRUUK, H. et L. de KOCK, 1981 - Food and habitat of badgers (*Meles meles* L.) on Monte Baldo, Northern Italy. Z. Saugetierkunde, 46, 295-301.

KRUUK, H. et T. PARISH, 1981 - Feeding specialization of the European badger *Meles meles* in Scotland. J. anim. ecol., 50, 773-788.

KRUUK, H. et T. PARISH, 1982 - Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger, *Meles meles* L. J. Zool. Lond., 196, 31-39.

LABRID, M., 1986 - La Martre (*Martes martes* Linneaus 1758). Encyclopédie des Carnivores de France, 9, 1-22.

LAFONTAINE, L., 1983 - Impact de l'extension de certaines cultures fourragères sur l'éco-éthologie du blaireau européen (*Meles meles*) : approche méthodologique, 1-40.

LANDRY, Ph., 1978 - Modélisation et comparaison de l'impact de deux populations françaises de Mouettes rieuses (*Larus ridibundus* L.). Thèse 3ème cycle, Université de Lyon, 1-117.

LAISSUS, R., 1985 - Resemis des prairies permanentes sans labour préalable, après emploi de désherbants totaux à l'automne, favorisantl'action des lombrics pendant l'hiver, sur la structure du sol. C.R. Acad. agric. de France, 71, 3, 229-240.

LARKIN, In SOUTHERN, H.N. et CORBETT, G.B., 1977.

LAVELLE, P., 1981a - Stratégies de reproduction chez les vers de terre. Acta oecol., Oecol. gener., 2, 117-133.

LAVELLE, P., 1981 - Un ver de terre carnivore des savanes de la moyenne Cote d'Ivoire : *Agastrodrilus dominicae* nov. sp. (Oligochetes, Megascolecidae). Rev. écol. biol. sol, 18, 2, 253-258.

LAVELLE, P., 1983 - The structure of earthworm communities. In Satchell J.E. "Earthworm ecology, from Darwin to vermiculture". Chapman and Hall London, 449-466.

LEBEURIER, E., 1982 - Séjour et régime alimentaire de la Bécasse en Bretagne (arrondissements de Morlaix et de Chateaulin). L'Oiseau et La Revue française d'ornithologie, 52, 3, 237-250.

LEBEURIER, E. et RAPINE, 1941 - Ornithologie de la Basse Bretagne. RFO, 11, 104-118.

LEBRETON, J.D., M. ROUX, A.M. BACOU et G. BANCO, 1988 - BIOMECO, logiciel d'analyse des données. Doc. int. CNRS.

LEE, K.E., 1985 - Earthworms, their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press London, 1-411.

LEFEUVRE, J.Cl., 1987 - Avant-propos de "Régime alimentaire des galliformes de montagne. Synthèse bibliographique et méthodes d'études", J.L. Chapuis et al., Rapport Ministère de l'Environnement, 1-163.

LESCURE, J., 1966 - The food of the common toad, *Bufo bufo* (Linneaus 1758). Vie Milieu, 15, 757-764.

LEVER, R.A.J., 1959 - The diet of the fox since myxomatosis. J. anim. ecol., 28, 359-375.

LIBOIS, R., 1977 - Contribution à l'étude du régime alimentaire de la chouette chevêche (*Athene noctua*) en Belgique. Aves, 14, 165-177.

LIBOIS, R., C. HALLET-LIBOIS et L. LAFONTAINE, 1987 - Le régime de la loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne intérieure. Rev. écol. (Terre et Vie), 42, 135-144.

LIFJELD, J., 1983 - Stomach content analyses of the Dunlin *Caldris alpina* : bias due to differential digestibility of prey items. Fauna now. Ser. C, Cinclus 6 : 43-46.

LISCINSKY, S.A., 1972 - The Pennsylvania woodcock management study. Game. Comm. Res. Bull., 171-195.

LOCKIE, J.D., 1955 - The breeding and feeding of jackdaws and rooks with notes on Carrion Crows and others Corvidae. Ibis, 97, 341-369.

LOCKIE, J.D., 1956a - The food and feeding behaviour of the Jackdaw Rook and Carrion Crow. J. anim. ecol., 25, 421-428.

LOCKIE, J.D., 1956b - Winter fighting in feeding floocks of Rooks, Jackdaws and Carrion Crows. Bird Study, 3, 180-190.

LOCKIE, J.D., 1959a - The estimation of the food of foxes. J. wildl. manag., 23, 2, 224-228.

LOCKIE, J.D., 1959b - The food of nestling Rooks near Oxford. Brit. Birds, 52, 332-334.

LOQUET, M., T. BHATNAGAR, M.B. BOUCHE et J. ROUELLE, 1977 - Essai d'estimation de l'influence écologique des lombriciens sur les microorganismes. Pedobiologia, 17, 5, 400-417.

LOWE, V.P.W., 1980 - Variation in digestion of prey by the tawny owl (*Trix aluco*). J. Soc. Zool. Lond., 192, 283-293.

LUBCKE, W. et R. FURRER, 1985 - Die wacholderdrossel. Die neue Brehm-Bucherei. A. Ziemsen Verlag. Wittemberg Lutherstadt., 1-198.

MACDONALD, M.A. et P.O. MACDOUGALL, 1970 - Crop contents of a tawny Owl. Scottish Birds, 6, 175-176.

MACDONALD, D.W., 1976 - Nocturnal observations of Tawny Owls Strix aluco preying upon earthworms. Ibis, 118, 579-580.

MACDONALD, D.W., 1977 - The behavioural ecology of the red fox, *Vulpes vulpes* : a study of social organization and ressource exploitation. D. Phil. Thesis, Oxford University.

MACDONALD, D.W., 1980 - The red fox, *Vulpes vulpes*, as a predator upon earthworms *Lumbricus terrestris*. Z. Tierpsychol., 52, 171-200.

MACDONALD, D.W., 1983 - Predation on earthworms by terrestrial vertebrates. In J.E. Satchell "Earthworm ecology from Darwin to vermiculture". Chapman et Hall, London, 393-414.

MADON, P., 1928 - Esquisse du régime alimentaire des grinformes, charadriformes, lariformes. L'oiseau et la Revue franç. d'ornith., 9-79.

MADON, P., 1935 - Contribution à l'étude du régime des oiseaux aquatiques. Alauda, 7, 382-401.

MALCEVSKIJ, A.S., 1959 - Gnezolovaja zizn pevcich stic. Leningrad.

MALHIE, M., 1978 - La bécasse européenne (&Scolopax rusticola& L.). Connaissances actuelles. Thèse Doct. Ecole vétérinaire Toulouse, 1-74.

MARCHESI, P., 1985 - Ecologie de la Martre (*Martes martes* L.) en forêt montagnarde du Jura suisse : résultats préliminaires. Trans. 17th Congr. Int. Union Game Biol., Brussels, Sept. 17-21, 303-310.

MARSHALL, , 1974 - Notes on european woodcock. &In& 5the American Woodcock Workshop, Athens, Georgie.

MARSHALL, B., sous presse - Improvment of Scottish hill pasture by earthworms, moles and clover. C.R. Coll. Cambridge, 23-24 jul. 1984.

MARTINEL, J., 1978 - *Scolopax rusticola*, la bécasse des bois. Mémoire Univ. Purpan Toulouse, 1-104.

MATTER, H., 1982 - Einflub intensiver Feldbewirtschaftung auf den Bruterfolg des Kiebitzes *Vanellus vanellus* in Mitteleuropa. Der Ornithologische Beobachter, 79, 1-24.

MEAD-BRIGGS, A.R., 1964 - Family Talpidae. &In& G.B. CORBETT et H.N., SOUTHERN "The handbook of British mammals". Blackwell Sc. Publ., London, 34-45.

MELLANBY, K., 1966 - Mole activity in woodlands, fens and other habitats. J. Zool. (London), 149, 35-41.

MIGOT, P., 1987 - Eléments de biologie des populations de goélands argentés (*Larus argentatus* Pont.) en Bretagne. Approche démographique. Thèse Univ. de Paris VI, 1-214.

MILBRINK, G., 1978 - Population biology of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas) in bream, abramis brama. Freshwat. Res. Drottningholm, 54, 36-51.

MILLER, D.L. et M.K. CAUSEY, 1985 - Food preferences of american woodcock wintering in Alabama. J. wildl. manage., 49, 2, 492-496.

MOEDD, A., 1976 - Birds and their food ressources at Christchurch International airport, New Zealand. N.Z. J. Zool., 3, 373-390.

MOOK, L.J. et H.G.W. MARSHALL, 1965 - Digestion of spruce budworm lawse and pupae in the Olise-backed trush, Hylocickla ustulata swainsoni (Tschudi).

MOORE, R.F., 1947 - In CRAMP et al., 1983.

MORGENWECK, R.O., 1977 - Diurnal high use areas of hatching-year female American woodcock. Proc. Woodcock Symp., 6, 155-160.

MORIARTY, C. H., 1963 - Food of perch (*Perca fluviatilis* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) in an Irish reservoir. Proceedings, Royal Irish Academy, 63, 1, 1-31.

MORRIS, P., 1963 - Biology of the Hedgehog. Ph. D. Thesis. London University.

MOUCHES, A., 1980 - Stratégie et adaptation du blaireau en liaison avec l'alimentation et l'habitat. Thèse 3ème cycle, Rennes,

MOUCHES, A., 1981 - Variations saisonnières du régime alimentaire chez le blaireau européen (*Meles meles* L.). Rev. écol (Terre et Vie), 35, 183-194.

MOUCHES, A., 1982 - Biologie et éco-éthologie du blaireau européen. Bull. mens. ONC, 56, 21-28.

MUDGE, G.P., 1978 - The gull increase, as illustrated by studies in the British Channel. Ibis, 120, 115-116.

MULLER-USING, D., 1970 - Die Schnepfen deustscher Jagduschutz. Verloand, 12, 3-15.

NIELSON, R.L., 1951 - Effect of soil minerals on earthworm. N.Z.J. Agric., 83, 433-435.

NIKLAS, J. et W. KENNEL, 1978 - Lumbricidenpopulationen in Obstanlagen der Bundesrepublik Deutschland und ibre Beeinflussung durch Fingizide auf Basis von kupferverbindungen und Benzimidazolderivsten. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz, 85, 12, 705-713.

NORLIN, 1965 - In CRAMP et al. 1983.

NORMAN, F.I., 1970 - Food preferences of an insular population of *Rattus rattus*. J. Zool., London, 162, 493-503.

NORDSTROM, S. et S. RUNDGREN, 1973 - Associations of lumbricids in Southern Sweden. Pedobiologia, 13, 301-326.

NOTINI, G., 1948 - Biologiska undersokningar over gravlingen (*Meles meles*). Summary in English. Sv. Jagarforb. Medd, 13. Uppsala.

OBTREL, R., 1973 - Animal food of *Apodemus flavicollis* in a lowland forest. Zool. Listy, 22, 15-30.

OBTREL, R., 1974 - Comparison of animal food eaten by *Apodemus flavillis* and *Clethrionomys glaerolus* in a lowland forest. Zool. listy, 23, 35-46.

OBTREL, R., et V. HOLISOVA, 1979 - The food eaten by *Apodemus sylvaticus* in a spruce monoculture. Folio zool., 28, 299-310.

OBTREL, R. et V. HOLISOVA, 1980 - The food eaten by *Apodemus sylvaticus* in a spruce monoculture. Folio zool., 29, 21-32.

OBTREL, R. et V. HOLISOVA, 1981 - The tropic niche of *Apodemus agrarius* in Northern Moravia. Folio Zool., 30, 125-138.

OLNEY, P.J.S. - In CRAMP et al., 1983.

O.N.C., 1976 - Enquête statistique nationale sur les tableaux de chasse à tir pour la saison, 1974-75. Bull. sp. ONC, 5.

O.N.C., 1984 - La caille des blés. Notes techniques, Bull. mens. ONC, 84.

O.N.C., 1985 - Enquête nationale sur les tableaux de chasse à tir pour la saison 1983-1984. Premiers résultats. Bull. mens. ONC, 89, 9-16.

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-télémétrie.Mémoire ENITA Quétigny, 1-105.

OWEN, D.F., 1956 - The food of nestling jays and magpies. Bird study, 3, 257-265.

PACE, R.M. et G.W. WOOD, 1979 - Observations of woodcock wintering in coastal South Carolina. Proc. Southeast Assoc. Fish and Wildl. Agencies, 33, 72-80.

PANTING, P.J., 1955 - Buzzards following the plough. Brit. Birds, 68, 412.

PERICARD, J.M., 1985 - Le chat haret : étude bibliographique. Bull. mens. ONC, 92, 33-44.

PERNETTA, J.C., 1976 - Diets of the shrews, *Sorex araneus* and *S. minutus* in Wytham grasslands. J. anim. ecol., 45, 899-912.

PETTINGILL, O.S., Jr., 1936 - The American woodcock *Philohela minor* (Gmelin). Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 9, 2, 169-391.

PETTINGILL, O.S., Jr., 1939 - Additional information on the food of the American Woodcock. Wilson Bull., 51, 2, 78-82.

PHILLIPSON, J., R. ABEL, J. STEEL et S.R.J. WOODELL, 1978 - Earthworm numbers, biomass and respiratory metabolism in a beechwoodlan, Wytam Woods, Oxford. Oecologia, 33, 291-309.

PIEARCE, T.G., et B. PIEARCE, 1979 - Responses of *Lumbricidae* to saline inundation. J. applied ecol., 16, 461-473.

PIECHOCKI, K., 1955 - Beobachten au Zwergmansen Micromys minutus in Gefaugenschaft. Der Zool. Gart., 22, 11-29.

PIROT, J.Y., L. CHESSEL et A. TAMISIER, 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.

PLISKO, J.D., 1961 - Analyse der Materialen von Regenwurmenn (Lumbricidae) aus den Magazinen eines Maulwurfs (*Talpa europaea* L.). Polska Akademia Nauk, IX, 7, 61-73.

POIVRE, Cl., 1972 - Observations sur le comportement prédateur de l'orvet (*Angius Fragilis* L.) I. La capture des lombrics. Terre et Vie, 4, 583-590.

PORTEVIN, G., 1929 - Histoire naturelle des coléoptères de France. Ed. P. Lechevalier, Tomes 1, 2, 3, 4.

PRYS-JONES, R.P., L. SCHIFFERLI and D.W. MACDONALD, 1973 - The use of an emetic in obtaining food samples from passerines. Ibis, 116, 90-94.

PUTSENSKO, E.S. et A.A. INOZENCEV, 1968 - Biologija i chozjajstvennoje znacenije ptic Moskovskoj oblasti i Sopredelnych territorii. Moskau.

RABE, D.L., H.H. PRINCE et D.L. BEAVER, 1983 - Feeding-site selection and foraging strategies of American woodcock. The Auk., 100, 711-716.

RABE, D.L., H.H. PRINCE et E.D. GOODMAN, 1983 - The effect of weather on bioenergetics of breeding american woodcock. J. wildl. manag., 47, 3, 762-771.

RAFIDISON, Z., 1982 - Rôle de la faune dans l'humification : transformation des feuilles de hêtre par un ver anécique (*Nicodrilus velox*). Thèse de doct. de spéc. en pédologie, Univ. de Nancy, 1-104 + Biblio.

RAISS, R., 1976 - Zur Nahrungsokologie von *Turdus philomelos* auf dem Fruhjahrszug in Helgoland. Zool. Anz., 196, 201-211.

RAHM, U. et E. BORN, 1976 - De l'alimentation du blaireau. Diana, 93, 338-341.

RAMADE, F., 1977 - Ecotoxicologie. Ed. Masson Paris, 1-205.

RAMADE, F., 1982 - Eléments d'écologie. Ecologie appliquée. Ed. Mc Graw Hill, London, 179-185.

RASMUSSEN, A.M. et A.R. MADSEN, 1985 - The diet of the stone Marten (*Martes foina*) in Denmard. Natura Jutlandica, 21, 8, 141-144.

RAW, F., 1962 - Studies of earthworm population. I. Leaf burial in apple orchards. Ann. appl. biol., 50, 389-404.

RAW, F., 1966 - The soil fauna as a food source for moles. J. Zool. (London), 149, 50-54.

REEVE, N., 1982 - Radiotracking studies of the hedgehog. In Radio-Tracking of Vertebrates (eds. C.L. Sellesman and R. Mitson), Proc. Symp. Zool. Soc. London,

REINECKE, K.S. et G.L. KRAPU, 1986 - Feeding ecology of sandhill cranes during spring migration in Nebraska. J. wildl. manag., 50, 1, 71-79.

REYNOLDS, J.W., 1979 - Earthworms utilized by the american woodcock. Proc. Woodcock Symp., 6, 161-169.

REYNOLDS, J.W., W.B. KROHN et G.A. JORDAN, 1977 - Earthworms populations as related to woodcock habitat in Central Maine. Proc. Woodcock Symp., 6, 135-146.

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.

RIEFFENBERGER, J.C., 1969 - A nightlighting technique for capturing woodcock and snipe. In Proc. 3rd Am. Woodcock Workshop, 1-8.

RIEFFENBERGER, J.C. et R.C. KLETZLY, 1967 - Woodcock night-lighting techniques and equipment 33-35. In W.H. Goudy, (compiler). Woodcock research and management, 1966, US Bur. Spont. Fish. and Wild. Spec. Sci. Rep. Wildl., 101.

ROSE, C.J., 1981 - Preliminary observations on the performance of village pigs (*Sus scrofa papuesis*) under intensive outdoor management. Part 1 : dietary intake and liveweight gain. Sc. in New Guinea, 2, 132-140.

ROUX, G., et M. ROUX, 1967 - A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. Rev. stat. appl., XIV, 2, 59-72.

ROUX, M. et C. MONTANA, 1988 - Pondération des contributions en analyse des correspondances quand les nombres de modalités de variables diffèrent grandement : applications en écologie. Les cahiers de l'analyse des données, XIII, 4, 459-468.

RUDGE, M.R., 1968 - The food of the common shrew, *Sorex araneus* L. (Insectivora : soricidae) in Britain. J. anim. ecol., 37, 565-581.

RUFFRAY, P. de, et P. BAYLE, 1981 - Régime alimentaire de la Buse variable (Buteo buteo L.) en plaine d'Alsace. Bull. mens. ONC, Sci. techn., 173-200.

SAUSSEY, M., 1981 - Cycle de reproduction d'un lombricien anécique : *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt). Ses relations avec les facteurs du milieu. Bull. soc. zool. France, 106, 3, 269-275.

SAUSSEY, M. et G. DEBOUT, 1984 - Nouvelles données sur le déterminisme de la diapause de *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) (Oligochète, lombricien). C.R. acad. sci. Paris, 299, Série III, 2, 35-38.

SAUVANT, D., 1980 - L'alimentation énergétique des animaux domestiques. Ed. Zootechnie, INA Paris-Grignon, 1-294.

SCEES, 1984 - Les prairies en 1982. Minist. Agricult. Etude 229.

SCHERRER, B. 1984 - Biostatistique. Ed. Eska S.A.R.L. 1-844.

SCHILEGEL, R., 1977 - Zur Nahrung der Lachmorve an Oberlausitzer Karpfenteichen. Der Falke, 24, 198-206.

SCHNOCK, G.E. et E. SEUTIN, 1971 - Le ramier (*Columba palumbus* L.) dans la région occidentale du Condroz. I. Régime alimentaire en fonction des potentialités et du développement phénologique de son habitat au cours de l'année 1967. Bull. rech. agron. Gembloux (NS), V, 3-4, 647-667.

SENNER, S.E. et P.G. MICHELSON, 1979 - Fall foods of Common Snipe on the Cooper River Delta, Alaska. Canad. Field. Nat., 93, 2, 171-172.

SHELDON, W.G., 1967 - The book of the american woodcock. University of Massachussets Press, Amherst., 1-227.

SHILOVA, S.A., A.V. DENISOVA, G.A. DMITRIEV, L.D. VORONOVA et M.N. GARDIER, 1971 - Effect of some insecticides uppon the common mole. Zool. Zh., 50, 886-892.

SHORTEN, M., 1974 - The european woodcock (*Scolopax rusticola*). The Game Conservancy, 1-93.

SHRUBB, M., 1980 - Farming influences on the food and hunting of kestrels. Bird study, 27, 109-115.

SIBLY, R. et R.H. McCLEERY, 1980 - Continuous observations of individual hening gulls during the incubation season using radio tags. In C.J. Amlaner and D.W. Macdonnald (eds.) "A handbook on Biotelemetry and Radio Tracking", Pergamon Press Oxford, 345-352.

SIBLY, R.M. and R.H. McCLEERY, sous presse - The distribution between feeding sites of horning gulls breeding at Walney Island, U.K. J. anim. ecol.

SIIVONEN, L., 1939 - Zur Okologie und Verbreidung der Singdivornel. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo, 7, 1, 1-289.

SIMMS, E., 1978 - British trusches. The New Naturalist London, 1-304.

SKOCZEN, S., 1965 - Stomach contents of the mole, *Talpa europaea* L. 1758, from southern Poland. Acta Theriol., 11, 551-575.

SKOCZEN, S., 1970 - Food storage of some insectivorous mammals (Insectivora). Przegl. Zool., 14, 243-248.

SKOOG, P., 1970 - The food of the Swedish badger, *Meles meles* L. Viltrevy (Stockholm), 7, 1-120.

SLOBODKIN, L.B. et S. RICHMANN, 1961 - Calorie/G in species of animals. Nature, 191-299.

SMITH, J.N.M., 1974a - The food searching behaviour of two European trushes. I. Description and analysis of search paths. Behaviour, 48, 276-302.

SMITH, J.N.M., 1974b - The food searching behaviour of two European trushes. II. The adaptiveness of search patterns. Behaviour, 49, 1-61.

SMITH, K., 1955 - Buzzards following the plough. Brit. Birds, 48, 412-414.

SOTO, P. et M.B. BOUCHE, sous presse - ECORDRE : une application des bases de données relationnelles à l'écologie. Oecol. gen.

SOUTHERN, H.N., 1954 - Tawny owls and their prey. Ibis, 96, 384-410.

SOUTHERN, H.N., 1969 - Prey taken by tawny owls during the breeding season. Ibis, III, 293-299.

SOUTHERN, H.N. et G;B; CORBETT (ed.), 1977 - The handbook of British mammals, 2nd ed. Blackwel Scientific Publ., Oxford, 1-520.

SPAANS, A.L., 1971 - On the feeding ecology of the Hening Gull (*Larus argentatus*). Pont in the northern part of the netherlands. Ardea, 59, 73-188.

SPARCK, R., 1951 - The food of north-european gulls. Proc. Int. Ornith. Congress, 10, 588-591.

STEINFATT, O., 1938 - Das bruteler der Waldschnepfe. Journ. Fur Ornithologie, 86, 399-424.

STEPHAN, B., 1985 - Die Amsel (*Turdus merula*). Die Neue Brehm-Bucherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1-231.

STEPHENSON, J., 1930 - The Oligochaeta. Oxford Univ. Press, 1-978.

STERBETZ, I. et J.P. KISS, 1974 - Contribution à la détermination de la nourriture de la Bécasse. La Mordorée, 112, 20-23.

STEWARD, J.W., 1971 - The snakes of Europe. Farleigh Dickinson, Newton Abbot, 1-238.

STICKEL, W.H.D., D.W. HAYNE et L.F. STICKEL, 1965 - Effects of heptachlor contamined earthworms on woodcocks. J. wildl. manag., 29, 1, 132-146.

STOCKER, G. et P. LUPS, 1984 - Qualitative und quantitative Angaben zur Nahrungswahl des Dachses *Meles meles* im Schweizerischen Mitelland. Rev. suisse Zool., 91, 4, 1007-1015.

STODDART, M.D., 1974 - Earthworms in the diet of the Red fox (*Vulpes vulpes*). J. Zool. Lond., 173, 251-253.

STOLTE, H.A., 1962 - Oligochaeta, Lief. 6, In Bronns, H.G., Klassen und Ordhunger des Tierreichs, ed. Geest and Portig, Leipzig, Bd 4, Abt. 3, Buch 3, 891-1141.

STOLTE, H.A., 1968 - Oligochaeta, Lief 7, In Bronns, H.G., Klassen und Ordhunger des Tierreichs, ed. Geest and Portig, Leipzig, Bd 4, Abt. 3, Buch 3, 1143-1286.

STOLTE, H.A., 1969 - Oligochaeta, Lief 8, In Bronns, H.G., Klassen und Ordhungen des Tierreichs, ed. Geest and Protig, Leipzig, Bd 4, Abt. 3, Buch 3, 1287-1453.

STUDER-THIERSCH, A., 1984 - Zur ernahrung der rabenkzahe Corvus corone in der Schweiz. Der Ornithologische beobachter, 81, 29-44.

STRIBBLING, L. et P.D. DOERR, 1985 - Nocturnal use of fields by american woodcock. J. wildl. manag., 49, 2, 485-491.

STRINGER, A. et C.H. LYONS, 1974 - The effet of benomyl and thiophanate-methyl on earthworm populations in apple orchards. Pesti. Sci., 5, 189-196.

SUEUR, F., 1983 - Le régime alimentaire de la bécasse des bois (*Scolopax rusticola* L.) dans le Marquerterre (Somme). L'avocette, 7, 38-48.

SWANSON, G.A. et J.C. BARTONEK, 1970 - Bias associated with food analysis in gissards of blue-winged teal. J. wildl. manag., 34, 4, 739-746.

SWENNEN, C., 1971 - In CRAMP et al.

SWIFT, J.A., 1979 - The winter ecology of a snipe at sevenoaks. Unpublished M. Phil. Thesis, Liverpool Polytechnic.

SWIFT, J.A., 1979 - The wintering ecology of common snipe *Capella gallinago* at Sevenoaks. Verh. orn. Ges. Bayern, 23, 203-216.

SYERS, J.K., et J.A. SPRINGETT, 1983 - Earthworm ecology in grassland soils. In J.E. Satchell (ed.) "Earthworm ecology, from Darwin to vermicultre" , Chapman and Hall London, 67-83.

TAMISIER, A., 1971 - Régime alimentaire des sarcelles d'hiver (*Anas creccas* L.) en Camargue. Alauda, 39, 261-311.

TARRADELLAS, J., P. DIERCXSENS et M.B. BOUCHE, 1982 - Methods of extraction and analysis of PCBs from earthworms. Int. J. Environm. analyt. chem., 13, 55-67.

TAUREAU, J.C. et A. FONTAINE, 1987 - Influence de la gestion des pailles sur la libération et le devenir de l'azote minérale. Coll. déc., 1-10.

THOMAS, B., 1973 - In CRAMP et al., 1983

THOMPSON, A.R., 1973 - Pesticides residues in soil invertebrates. In C.A. EDWARDS (ed.) Environmental pollution by pesticides. Ed. Plenum Press, London, 87-133.

THONNERIEUX, Y., 1982 - Capture d'un lombric par un martin pecheur (*Alcedo atthis*). Le Bièvre, 4, 2, 155.

TOMBACK, D., 1974 - An emetic technique to investigate food preferences. Aula, 92, 581-583.

TOROK, J., 1981 - Food consumption of nestling blacbirds in an oak forest bordering on an orchard. Opusc. Zool. budapest, 18-19, 145-156.

TOROK, J., 1985 - Comparative ecological studies on Blackbird (*Turdus merula*) and song trush (*T. philomelos*) populations. I. Nutritional ecology. Opusc. Zool. Budapest, 21, 105-135.

TREHEN, P. et M.B. BOUCHE, 1983 - Place des lombriciens dans les processus de restauration des sols de lande. In Ph. Lebrun et al. "New trends in soil biology", Louvain la Neuve (Belgique), 471-486.

TUBBS, C.R. et J.M. TUBBS, 1985 - Buzzards (&Buteo buteo& L.) and land use in the New Forest, Hampshire, England. Biol. Conserv., 31, 1, 41-65.

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.

TYRVAINEN, H., 1969 - The breeding biology of the Redwing (&Turdus iliacus& L.). ann. Zool. Fenn., 6, 1-46.

VAN DE WESTERINGH, W., 1972 - Deterioration of soil structure in worm free orchard soils. Pedobiologia, 12, 6-15.

VAN RHEE, J.A., 1969a - Effects of biocids and their residues on earthworms. MEded. Rijkfak. Landvouwwetensch., Gent, 34, 3, 682-689.

VAN RHEE, J.A., 1969b - Inoculation of earthworms in a newly drained polder. Pedobiologia, 9, 1/2, 128-132.

VAN RHEE, J.A., 1977 - Effects of soil pollution on earthworms. Pedobiologia, 17, 3, 201-209.

VEIGA, J., 1985 - Contribution à l'étude du régime alimentaire de la Bécassine sourde. Gibier Faune sauvage, 1, 75-84.

VEPSALAINEN, K., 1968 - Ornis Fenn., 45, 33-47.

VERNON, J.D.R., 1970a - Feeding habitats and food of the Black-headed and common gulls. I. Feeding habitats. Bird Study, 17, 287-296.

VERNON, J.D.R., 1970b - Food of the common gull on grassland in autumn and winter. Bird Study, 17, 36-38.

VERNON, J.D.R., 1972 - Feeding habitats and food of the Black-headed and common gulls. II. Food. Bird Study, 13, 173-186.

VINOKUROV, A.A., 1960 - K worpusu o skorosti perevarivaniya psichi tsaplyami. (The problem of the rate of food digestion by herons). Byull. Mosk. Obshchestva Ispyt. Prir. Otd. Biol., 65, 5, 106 and Engl. Abst. seen, Biol. abstr., 39, 2, 17610.

VOOUS, K.H. de, 1977 - List of recent holarctic bird species. The British ornithologists' Union, 1-85.

WAECHTER, A., 1975 - Ecologie de la fouine en Alsace. Terre et Vie, 29, 399-457.

WATTS, C.H.S., 1968 - The foods eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. J. anim. ecol., 37, 25-41.

WENSTROM, W.P., 1973 - habitat utilisation and activities of female American woodcock (*Philohela minor* Gmelin) in northeastern Minesota during spring and summer. Ph. D. Diss., Univ. Minnesota, Minneapolis, 1-203.

WENSTROM, W.P., 1974 - Habitat, selection by broad roaring american woodcock. 5th American Woodcock Workshop, Athens, Georgie.

WHITE, M. et S.W. HARRIS, 1966 - Winter occurence, foods, and habitat use of Snipe in Northwest California. J. wildl. manag., 30, 1, 23-34.

WIERTZ, J., 1976 - De Voedsel ecologie van de das (*Meles meles*) in Nederland. Rijks institut voor Natuurbeckeer. Report, 79/9, Leersum, NL, 1-60.

WILSON, H.J., 1981 - Wintering site fidelity of woodcock in Ireland. Trans. inter. Congr. Game Biol., Dublin, 219-231.

WILSON, H.J., 1982 - Movements, Home ranges and habitat use of wintering woodcock in Ireland. Woodcock Ecol. manag.,

WITHAKER, J.O., 1966 - Food of *Mus musculus*, *Peromyscus maniculatus bairdi* and *Peromyscus leucopus* in Vizo country, Indiana. J. Mammal., 47, 473-486.

WITT, H., J. CRESPO, E. DE JUANA, et J. VARECA, 1981 - Comparative ecology of Audouin's gull *Larus audouinii* and the Herring gull *Larus argentatus* in the Mediterranean. Ibis, 123, 519-526.

WRANGEL, H., 1940 - Beitrage zur Biologie der Rotelmans (*Clethrionomys glareolus* Schr.). Z. Saugetierk, 14, 52-93.

WRIGHT, B.S., 1960 - Woodcock reproduction in DDT sprayed areas of New Brunswick. J. wildl. manag., 24, 419-420.

WROOT, J., 1985 - A quantitative method for estimating the amount of earthworm (*Lumbricus terrestris*) in animal diets. Oikos, 44, 2, 239-242.

WURSTER, D.H., C.F. WURSTER et W.N. STRICHLAND, 1965 - Bird mortality following DDT spray for dutch elm disease. Ecology, 46, 4, 488-499.

YALDEN, D.W., 1976 - The food of the hedgehog in Britain. Acta Theriol., 21, 30, 401-424.

YALDEN, D.W. et A.B., WARBURTON, 1979 - The diet of the kestrel in the Lake District. Birds Study, 26, 163-170.

YOM-TOV, Y., 1975 - Food of nestling : Crows in Northeast Scotland. Bird Study, 22, 47-51.

ANNEXE 1

Les tableaux et cartes de cette annexe sont issus de F. GOSSMAN et Y. FERRAND, 1987

I. INTRODUCTION

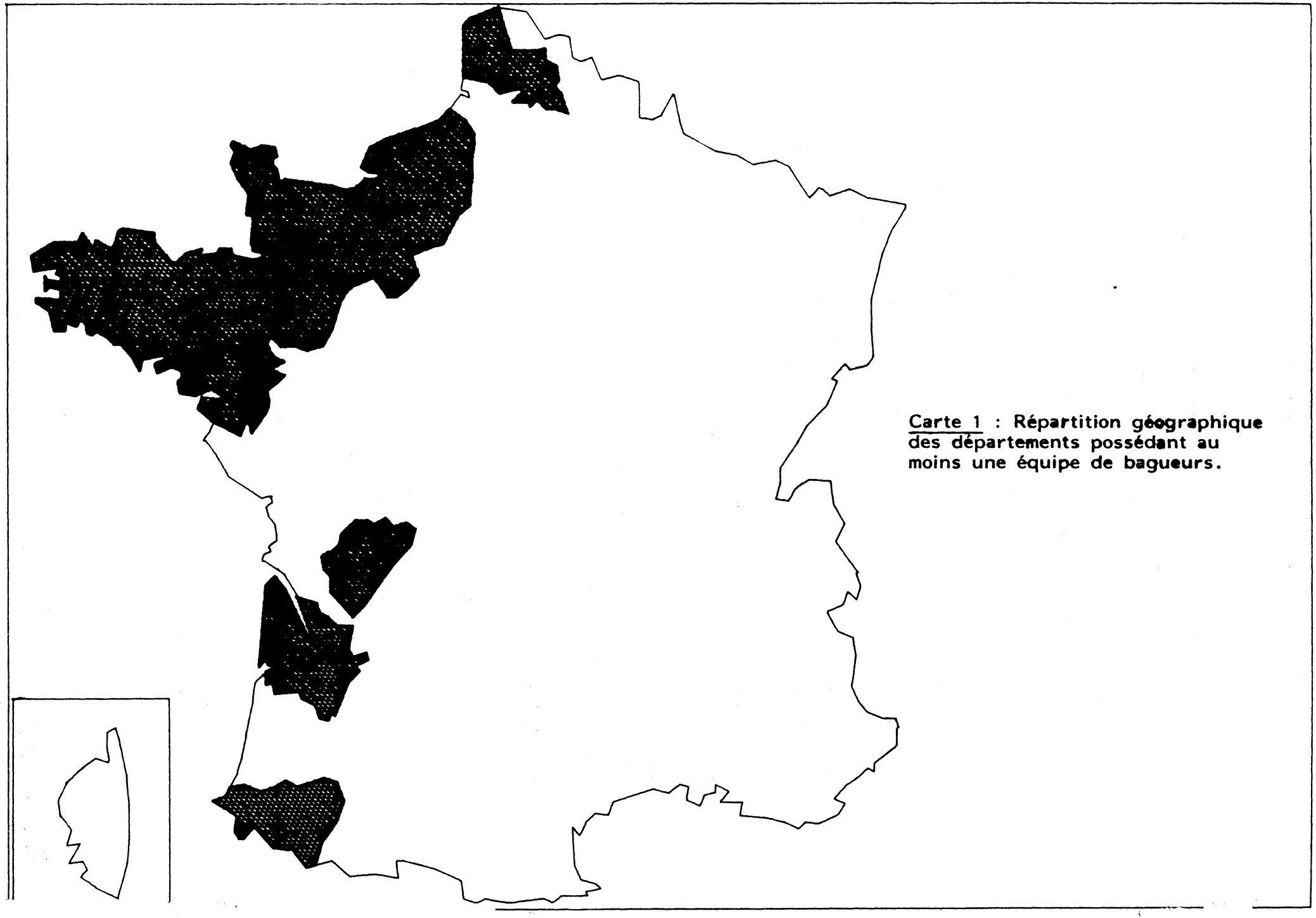
Parmi les diverses techniques d'étude de la biologie des populations, le baguage est probablement l'une des plus anciennes et des plus utilisées. Avec pour objectif l'étude des déplacements hivernaux et printaniers, ainsi que les taux de survie des populations de bécasses des bois qui fréquentent la France, un travail de marquage intensif est effectué depuis 4 années, en collaboration étroite entre le service technique de l'ONC et la garderie des fédérations départementales des chasseurs.

Depuis le début du siècle jusqu'à 1975, 4 200 bécasses seulement furent baguées en Europe, exceptée la Grande-Bretagne où le nombre de bagueurs à permis la capture de 6 147 oiseaux. Ainsi, l'exploitation des données de baguage des bécasses se trouve limitée par le faible effectif de pose de bagues. Jusqu'à ces dernières années, les captures de bécasses ont toutes été réalisées à partir de méthodes passives : filets verticaux, lacets, ... Au cours des hivers 1983-84, 1984-85, une méthode de capture active a été développée, résultant du comportement de la Bécasse en hivernage qui, au crépuscule, sort du bois pour gagner des milieux ouverts qu'elle quittera à nouveau à l'aube pour rejoindre sa remise forestière diurne. La capture des bécasses sur les milieux ouverts, la nuit, peut être fructueuse d'autant qu'aux Etats Unis, une technique similaire est utilisée avec succès (GLASGOW, 1958 ; RIEFFENBERGER et KLETZLY, 1966, 1969) pour la Bécasse américaine (*Scolopax minor*) dont le comportement est très proche de la nôtre.

II. MATERIEL

1) L'éclairage

Un phare automobile longue portée, très performant car doté d'une parabole concentrant davantage le faisceau lumineux, est utilisé avec une portée de 1 000 mètres avec une ampoule de 100 W. L'alimentation électrique est assurée par des batteries automobiles de 12 volts transportées dans des sacs à dos.



Carte 1 : Répartition géographique des départements possédant au moins une équipe de bagueurs.

2) Les filets

Deux systèmes permettant la capture des oiseaux :

- Une nappe de filet de 5 x 5 mètres, mailles de 35 ou 55 mm de côté, montée sur 2 perches en fibre de verre. Ces perches à montants emboitables ont une longueur totale de 7 mètres.

- Un cerceau de 1 mètre de diamètre, recouvert d'un filet ayant les mêmes caractéristiques que le précédent.

Actuellement c'est un système intermédiaire qui est le plus utilisé : un cerceau fixé sur une perche à montants emboitables.

III. METHODE DE CAPTURE

La méthode générale de capture a été décrite dans GOSSMANN et al. (1987). Les Bécasses sont repérées à l'aide d'un projecteur sur leurs remises nocturnes et capturées au filet sur le sol ou, dans certains cas, en vol. En 1987, la moitié des equipes de baguages a remplace la nappe de filet par une épuisette de 1,5 m de diamètre.

1ère étape

Le repérage des milieux ouverts favorables à des remises nocturnes s'effectue de jour ou lors de l'observation des oiseaux à la passée du soir. Dans certains cas on peut même observer la pose des bécasses.

2ème étape

La prospection des zones considérées comme favorables se fait la nuit. La distance de détection des oiseaux est fonction de l'épaisseur de la végétation et du comportement de l'oiseau (activité ou repos).

L'oiseau, une fois détecte, doit être approché à une distance de 2 à 4-6 mètres (suivant la technique cerceau ou épuisette). Quelquefois l'oiseau peut être ébloui et contraint à se poser au sol.

IV. RESULTATS

a) Bilan général

75 oiseaux ont ainsi été bagués. Le taux de réussite moyen est de 25 % (**tableau 1**) se situant dans la moyenne générale des équipes de baguage (**tableaux 5 et 6**).

Les résultats sont intégrés à l'ensemble du territoire français. Les quelques reprises (3) confirment les tendances générales exprimées par GOSSMANN et al. (1987). La fidélité intra et interannuelle a pu être mise en évidence (**carte 2**).

b) Etude de quelques facteurs de variations du taux de réussite

Dans le souci d'optimiser nos sorties, nous avons cherché à déterminer les meilleures conditions à la fois matérielles et écologiques de leurs succès.

Tableau 1 : Evolution du taux de réussite par saison de baguage

SAISON DE BAGUAGE	OISEAUX VUS (Contact)	OISEAUX BAGUES	TAUX DE REUSSITE	TEMPS PASSE POUR BAGUER (mn)
1983-84	33	5	15 %	120
1984-85	52	13	25 %	120
1985-86	134	31	23 %	100
1986-87	75	26	37 %	58
TOTAL	294	75	25,5 %	90

$X^2 = 6,75$ ddl = 3
$X^2_{0,05} = 7,5$

Tableau 2 : Cohésion de l'équipe de baguage

	MEME COEQUIPIER			COEQUIPIER DIFFERENT A CHAQUE BAGUAGE		
	Oiseaux vus	Oiseaux bagués	Taux réussite	Oiseaux vus	Oiseaux bagués	Taux réussite
1984-85	24	8	33 %	24	4	16 %
1985-86	30	10	33 %	22	2	9 %
TOTAL	54	18	33 %	46	6	15 %

$X^2 = 5,6$ ddl = 1 significatif à 98 %

DEPARTEMENTS	83-84	84-85	85-86	86-87	TOTAL
MORBIHAN	36	65	44	55	200
COTES-DU-NORD	11	114	63	120	308
FINISTERE	2	3	51	135	191
ILLE ET VILAINE		1	1	14	16
LOIRE ATLANTIQUE		4	-	32	36
ORNE		1	18	17	36
CALVADOS		9	9	6	24
CHARENTE		3	2	1	6
MAYENNE		1	1	11	13
MANCHE			1	6	7
SEINE MARITIME			8	9	17
GIRONDE			1	8	9
PAS-DE-CALAIS	-	-	-	27	27
EURE				7	7
PYRENEES ATLANTIQUES				2	2
AUTRES*		1		2	3
TOTAL	49	202	199	452	901

* - Vendée : Station O.N.C. Chanteloup
- Deux-Sèvres : O.N.C.

Tableau 5 : Nombre de captures par année de baguage et par département.

DEPARTEMENT	Nombre de sorties nocturnes	Nombre de contacts (N)	Nombre de bécasses baguées de nuit (B)	Nombre de contrôles (C)	Nombre de bécasses baguées de jour *	Taux de** réussite (%) $T = \frac{B + C}{N}$
MORBIHAN	40	264	54	1	1	20,8 %
COTES-DU-NORD	41	675	119	7	1	18,7 %
FINISTERE	83	479	135	3	-	28,8 %
ILLE-ET-VILAINE	14	61	14	1	-	24,6 %
LOIRE ATLANTIQUE	9	70	32	-	-	45,7 %
ORNE	15	57	17	-	-	29,8 %
MAYENNE	15	30	11	-	-	36,7 %
SEINE MARITIME	11	32	9	-	-	28,1 %
PAS-DE-CALAIS	26	128	26	-	1	20,3 %
CALVADOS	2	10	6	-	-	-
MANCHE	4	17	5	-	1	-
GIRONDE	5	-	8	-	-	-
CHARENTE	3	4	1	-	-	-
EURE	-	-	7	-	-	-
PYRENEES ATLANTIQUES	1	10	2	-	-	-
VENDEE***	-	-	2	-	-	-
TOTAUX ET MOYENNE	269	1837	448	12	4	25,0 %

* Captures non comprises dans le calcul du taux de réussite
** $N \geqslant 30$
*** Station O.N.C. Chanteloup

Tableau 6 : Résultats globaux des captures au cours de l'année 1986-1987.

Tableau 3 : Comparaison cerceau, canne à pêche

	OISEAUX APPROCHES A MOINS DE 4 m	OISEAUX BAGUES	TAUX DE REUSSITE
Canne à pêche	25	20	80
Cerceau	18	11	37

$X^2 = 1,85$ (non significatif)

Tableau 4 : Pourcentage de réussite suivant la présence-absence de lune

LUNE ABSENTE		LUNE PRESENTE	
Oiseaux vus	Oiseaux bagués	Oiseaux vus	Oiseaux bagués
47	12	12	0
25 %		0 %	

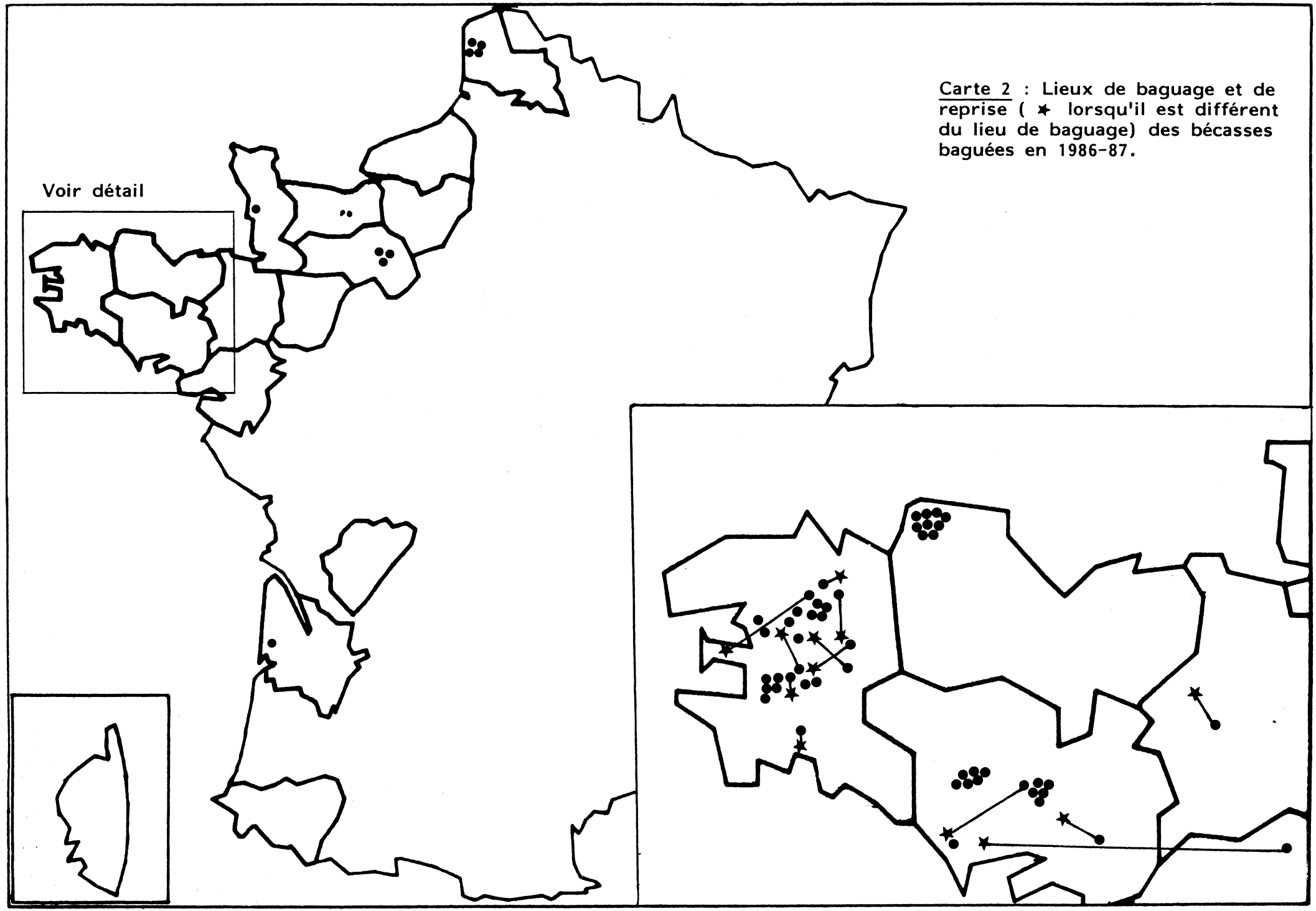
La cohésion de l'équipe et l'absence de lune sont les facteurs les plus importants dans la réussite des opérations de baguage. Notons une amélioration sensible aux cours des saisons de baguage. La saison 1986-87 est la traduction de l'application des résultats precédents, les sorties ont été réalisées avec le même coéquipier et par nuit noire.

DISCUSSION

Notre taux de réussite s'est amélioré sensiblement grâce à une cohésion plus forte de l'équipe de baguage et au nombre croissant de remises connues ce qui évite un retour moins fréquent sur les remises au cours de l'hivernage.

La réunion des conditions optimales de capture (bon coéquipier : F. Gossmann, nuit noire et expérience, présence d'oiseaux) nous a permis de baguer 10 oiseaux sur 20 observés en 3 nuits (soit 1 oiseau bagué/heure, taux de réussite 50 %).

Le taux de reprise national est important (25 %). La majorité des oiseaux est reprise sur leurs lieux de baguage (**Tableau 2, carte 2**), 80 % des oiseaux repris dans un rayon inférieur à 1 km du lieu de capture.



Carte 2 : Lieux de baguage et de reprise (✶ lorsqu'il est différent du lieu de baguage) des bécasses baguées en 1986-87.

CONCLUSION

La technique est bien au point. Le système du cerceau fixé au bout d'une canne à pêche de 4-5 m de longueur donne d'excellents taux de réussite et permet de travailler seulement avec deux personnes. Les meilleurs taux de réussite sont obtenus par nuit noire, avec une équipe bien "rodée" sur des oiseaux n'ayant jamais vu le phare.

Fidélité intra et interannuelle à la remise nocturne a pu être mise en évidence (GOSSMANN et al., 1988).

ANNEXE 2

TABLEAU III.3.
Influence de la digestion post-mortem sur les "proies tendres" (en %)

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

TABLEAU III.4.
Temps (en mn) 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

		AUTEURS				Facteur correctif
		COLEMAN, 1974	PITELKA et CUSTER, 1975	CUENDET, 1979	TUCK, 1972	
Proies		Etourneau	Bruant	Mouette rieuse	Bécassine	
Triticum sativum		180	150		Après 240 mn intact (graines)	-
Oligochètes (lombriciens)		30		40 - 70	40	4,8
Arachnides (araignées)			18			-
Tenebrio Tipules Carabes Staphylins Divers insectes	ADULTES	120	35 38 élytres : 180 mn 25	> 180 220	240	1
Tenebrio Tipules Carabes	LARVES	180	30 30	120-200 160	60	2,1

TABLEAU III.5.
Liste taxonomique des espèces recensées dans les contenus stomacaux (ordonné suivant PORTEVIN, 1929 ; GRASSE, 1949)

Liste des espèces	WITERBY et al.	KISS et STERBETZ STERBETZ et KISS	FADAT comm. pers.	LEBEURIER 1983	GRANVAL 1984
Oligochètes					tabl.3
Crustacés isopodes					
Oniscus azellus					x
Oniscus asellatus				x	
Armadillidum vulgare				x	
Myriapodes géophilomorphes					
Geophilus carpophagus					x
Geophilus lineatus				x	
Geophilus linearis				x	
Insectes Dermaptères					
Forficula auricularia	x	x	x	x	x
Insectes Coléoptères					
Tenebrionidae Helops sp.					x
T. Opatrum sabulosum		x			
Elateridae Agriotes sp.		x			
Elateridae Lacon sp.					x
Staphylinidae Quedius sp.	x			x	
Staphylinidae Philonthus sp.		x			
Staphylinidae Bledius unnicoruta		x			
Silphidae Silpha sp.				x	
Hydrophilidae Helophorus sp.		x		x	
Hydrophilidae Hydrochus sp.		x			
Hydrophilidae Lacubius sp.		x			
Scarabaeidae Geotrupes sp.	x	x			
Carabidae Amara amara ovata ou eurynota				x	x
Carabidae Amara amara aenata		x			
Carabidae Otiorynchus otiorynchus scaber				x	
Carabidae Pterotichus sp.		x			
Carabidae Poecilus sp.				x	
Carabidae Zabrus sp.		x			
Cicendelidae Cicendela campestris		x			

TABLEAU IV.2.

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

* : Soies (1) Lieux de prélèvements : F = France, 22 = Côtes du Nord, 29 = Finistère (forêt de Fréau), 34 = Hérault, 80 = Somme, GB = Grande-Bretagne, D = Allemagne SU = URSS, RH = Roumanie

(2) HS = hautement significatif, NS = non significatif

(3) Géodril. = géodrilomorphes, Lithobio. = lithobiomorphes

LISTE DES ETUDES	Lieux de prélèvements (1)	Nombre d'estomacs étudiés	Végétaux	Graines	Gastéropodes	Vers de terre	Crustacés	Myriapodes			Arachnides	Dermaptères	Diptères (larves)	Coléoptères		Insectes sp. (larves)	Hyménoptère Formicides	Débris chitineux	Graviers
								Iulides	Géodril. Lithobio.(3	Total				Imagos larves	Larves				
ETUDES FRANCAISES																			
Madon, 1935	34	5	-	60	-	0	-	-	-	40		40	20	80		40			80
Fadat, 1967	34	57	5,2		1,7	54	22,8	21	36	57	1,7	0	0	38	25				
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	88
Sueur, 1983	80	47	44	11		0	31,9		14,8	14,8	6,3		0	4,8	57,4	38,2			
Granval, 1983	F	315	50	9,2		99,4*	3,2	27	13,3	35,2		13	8,6	27,6	14,6			90	80
Granval, 1984	29	69	77	32,9		98,4*	2,8			21,7		11,4	11,6	55,7	2,8	3,6		80	82
TOTAL ETUDES FRANCAISES (sauf Granval)		439				12,0	8,6	8	20,7	31,3		20,4		36,8		34,0			
TOTAL Granval	F	384	54,8	15,6		98,6*	3,1	24	13,5	32,8		12,8	9,3	33,1	12,5	7,3		88	80,6
						HS 21,35 (2)	HS 11,2 (2)	HS 43,38 (2)	HS 7,55 (2)	NS 0,23 (2)		HS 9,2 (2)		HS 6,19 (2)		HS 16,0 (2)			
ETUDES ETRANGERES																			
Steinfatt, 1938	D	43			2,3	9,3				4,6			14,0						
Kistjacinky, 1957	SU	42		20,0		2				63		12	40	80			20		
Grekov et al., 1973	SU	254	34,7			26				24,8		21,2	24,4	67					
Sterbetz et Kiss, 1977	RH	100		20,3	9,2	24,7				6,1		11,5	15	16,8				26,5	
Kiss et Sterbetz, 1977	RH	226			8,3	22,9				10,1		14,5		35,1				46,5	
Hirons, 1978	GB	100				88*	4,0			15,0		22	55	61					
TOTAL ETUDES FRANCAISES		883				8,26	6,2	14,3	17,6	31,9		17,1		33,4		14,8			
TOTAL ETUDES ETRANGERES		765				18,2	0,8	9,2	5,9	17,2		15,5		45,6		22,6			
X'						HS 36,6	HS 34,1	HS 12,37	HS 52,36	HS 47,0		HS 7,88 (2)		HS 23,5 (2)		HS 16,5 (2)			

TABLEAU IV.3.
Fréquence relative des différentes proies dans le régime alimentaire diurne de la Bécasse des bois

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.

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

	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	
GASTEROPODES		13,5									1,5
LOMBRICIENS											
. intacts	4,0	13,3	38,0	1,8	0			1,4	1,84	1,18	9,4
. soies						55,7	38,7	51,1	2,28	1,25	
CRUSTACES	1,6		traces	traces	6,2	54,0	1,3	1,2	1,58	0,68	traces
MYRIAPODES											
. Iulides	7,4	} 9,4	44,0	21,5	1,0	6,4	1,9	6,2	1,17	0,43	11,3
. Géodrilomorphes Lithobiomorphes	1,3				3,1	6,2	7,2	6,5	2,11	1,12	
ARACHNIDES					0,8						
DERMAPTERES	17,3	9,0	0	13	15,9	8,0	5,0	5,3	1,82	1,35	12,1
COLEOPTERES (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

TABLEAU IV.4.
Importance énergétique de chaque type de proies dans l'alimentation diurne de la Bécasse des bois

	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)
OLIGOCHETES 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	-	-							
CRUSTACES 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 (3) Autres auteurs, non pondéré
(2) GRANVAL, Total, pondéré (4) Autres auteurs, pondéré
Dans (3) et (4) Gastéropodes assimilés à des insectes
Valeurs MS proposées par les auteurs } a)BOUCHE, 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

	Fréquence d'occurrence (1)	Fréquence d'occurrence (2)	Fréquence d'occurrence (3)	Fréquence d'occurrence (4)
OLIGOCHETES LOMBRICIENS				
. intacts	3,4	16,2	15,9	76,4
. soies	98,6	98,6	88,0	88,0
CRUSTACES 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

TABLEAU IV.7.
Variations saisonnières du régime alimentaire pour différents sites (Fréquence d'occurrence)
1. STERBETZ et KISS, 1973 2. KISS et STERBETZ, 1977 3. SUEUR, 1983
4. FADAT et al., 1979 5. LEBEURIER, 1983 6. KISTJAKINSKY, 1957
7. GREKOV et al., 1973

Myriapodes : 1 : Iules, 2 : Géophiles HS : Hautement significatif
S : Significatif * : Non significatif

Lieux de prélèvements	Nombre de contenus stomacaux	Vers de terre macro.	Crustacés	Myriapodes			Arachnides	Dermaptères	Coléoptères	Larves d' insectes
				1	2	TOTAL			Imagos Larves	
AUTOMNE										
1. Roumanie, Hongrie	27	4,8	4	-	-	25	3,8	0	35	14,8
2. Roumanie, Hongrie	68	8,8	1,5	11,8		-	-	2,9	20	19,1
3. France	21	0	33,3			19	9,5	28,6	52,4	52,4
5. France	9	22,2	11,1		66,6		-	33,3	77,7	55,5
6. Union soviétique	42	2	2		29		34	12	90	50-60
7. Union soviétique	254	26				248	-	21,2	67	24,4
TOTAL AUTOMNE	421	17,1	10			25	16	16	58	30,6
HIVER										
2. Roumanie, Hongrie	29	0	3,4					3,4	25	3,4
3. France	47	0	29	20			4,8	62,5	50	62,5
5. France	41	15,6	3		46,9			28,1	46,9	28,1
TOTAL HIVER	117	5	16			25	2	10,8	42,7	35
PRINTEMPS										
1. Roumanie, Hongrie	60	38,3	0					25	12	5
2. Roumanie, Hongrie	129	38,7	0	3	1,5			17	15	14,7
4. France	24	4	0			4,2		0	37	59
TOTAL PRINTEMPS	213	35	0			6,4		19,2	17,8	16,9
X^2 AUTOMNE HIVER		10,6 HS	25,4 HS			1,16 *		13,0 HS	8,83 HS	0,8 *
X^2 AUTOMNE PRINTEMPS		30,9 HS	4,9 S			27,2 HS		10,0 *	90,6 HS	13,2 HS
X^2 HIVER PRINTEMPS		39,7 HS	29,2 HS			18,9 HS		5,5 S	23,6 HS	13,8 HS

TABLEAU IV.9.
Effet de la variation du nombre de modalités de la variable LIEU sur les contributions relatives

AXES	1er A X E			2ème A X E			3ème A X E		
	7	15	2	7	15		7	15	
% inertie	36,7	37,05	75,5	29,6	24,6	13,9	15,5	12,34	7,5
DESCRIPTEURS									
Mâle (MAL)	14	30	21	10	27	38	94	31	505
Femelle (FEM)	9	25	14	3	15	40	67	23	317
Jeune	9	1	6	1	4	29	13	10	20
Adulte (ADU)	6	1	4	0	1	23	18	7	28
Midi	954	844	931	881	916	19	715	890	6
Ouest						12			4
Automne	4	51	12	57	18	461	49	19	67
Hiver	4	48	12	47	17	378	43	20	54
TAXONS									
Vers de terre 1 (VE1)	14	24	0	6	0	345	317	428	37
Vers de terre 2 (VE2)	16	6	11	4	27	55	1	24	1
Vers de terre 3 (VE3)	45	18	12	5	25	20	86	215	11
Vers de terre 4 (VE4)	90	8	42	47	150	4	8	112	51
Vers de terre 5 (VEE)	22	3	46	131	159	18	147	131	495
Crustacés	1	11	2	2	1	137	46	15	11
Iules	111	100	147	107	49	138	54	1	20
Géophiles	45	158	75	1	5	11	15	1	5
Coléoptères	4	218	35	503	3	82	24	1	63
Forficules	271	173	235	59	10	13	89	20	91
Elatéridés	195	32	181	119	61	15	32	53	97
Diptères (larves)	183	128	193	14	283	110	30	0	79
Larves sp.	2	120	2	2	228	53	152	0	38

TABLEAU IV.10
Effet de la taille de l'échantillon (n° pairs 192 contenus stomacaux, n° impairs 192 contenus stomacaux, n° pairs + n° impairs = 384 contenus stomacaux, taxons regroupés) sur les contributions relatives des axes factoriels

AXES	1er A X E			2ème A X E			3ème A X E		
	n°pairs	n°impairs	384	n°pairs	n°impairs	384	n°pairs	n°imparis	384
% inertie	88,8	55,94	72,8	6,6	28,82	18,14	3,55	10,24	7,61
DESCRIPTEURS									
Mâle (MAL)	91	132	83	445	17	41	4	354	486
Femelle (FEM)	67	102	62	280	18	39	0	287	291
Jeune	3	2	0	49	26	19	9	36	2
Adulte (ADU)	2	4	0	69	20	17	7	30	2
Midi	398	266	441	79	278	94	92	22	35
Ouest	311	197	333	52	198	65	55	15	29
Automne	74	154	43	18	239	401	468	138	85
Hiver	55	144	37	9	204	323	365	118	72
TAXONS									
Vers de terre 1 (VE1)	41	255	13	70	219	391	9	0	38
Vers de terre 2 (VE2)	13	2	9	324	151	80	21	112	2
Vers de terre 3 (VE3)	196	62	18	5	97	75	55	7	35
Vers de terre 4 (VE4)	54	45	79	1	62	42	311	16	70
Vers de terre 5 (VEE)	88	42	96	0	58	59	443	718	621
Crustacés	24	17	11	259	93	179	48	57	14
Larves d'insectes (LA2)	62	46	44	63	79	162	55	0	16
Myriapodes (MYR)	159	358	352	262	65	6	30	34	167
Insectes Imago (INE)	368	174	380	15	176	6	27	56	35

TABLEAU IV.11.
Effet de la taille de l'échantillon (n° pairs 192 contenus stomacaux, n° impairs 192 contenus stomacaux, n° pairs + n° impairs = 384 contenus stomacaux, taxons non regroupés) sur les contributions relatives des axes factoriels

AXES	1er A X E			2ème A X E			3ème A X E		
	n°pairs	n°impairs	384	n°pairs	n°impairs	384	n°pairs	n°impairs	384
% inertie	82,17	53,82	75,5	10,16	31,7	13,9	4,62	10,44	7,5
DESCRIPTEURS									
Mâle (MAL)	45	23	21	164	81	38	312	413	505
Femelle (FEM)	30	17	14	146	75	40	119	314	317
Jeune	6	2	6	347	31	29	116	21	20
Adulte (ADU)	4	0	4	336	25	23	68	22	28
Midi	484	516	535	4	55	19	3	1	6
Ouest	370	373	396	2	38	12	2	1	4
Automne	34	32	12	0	363	461	225	121	67
Hiver	27	36	12	0	332	378	155	107	54
TAXONS									
Vers de terre 1 (VE1)	26	61	0	1	411	345	49	2	37
Vers de terre 2 (VE2)	5	11	11	97	112	55	52	411	1
Vers de terre 3 (VE3)	80	11	12	13	106	20	9	20	11
Vers de terre 4 (VE4)	24	45	42	17	3	4	15	34	51
Vers de terre 5 (VEE)	49	31	46	2	6	18	79	658	495
Crustacés	8	1	2	70	77	137	24	32	11
Iules	93	204	147	28	32	138	21	14	20
Géophiles	19	161	75	67	1	11	58	1	5
Coléoptères	37	32	35	94	3	82	435	90	63
Forficules	184	263	255	107	55	13	235	4	91
Elatéridés	251	84	181	143	2	15	0	87	97
Diptères (larves)	223	88	193	59	167	110	10	15	78
Larves sp.	0	7	2	302	26	53	18	2	38

TABLEAU IV.12.
Liste des classes de descripteurs retenus

A : variables actives P : variables supplémentaires
O : variables supprimées

ABREVIATION DIFFERENTES CLASSES		AFC tab3	AFC tab4	AFC tab5	CLASSES DES DESCRIPTEURS	EFFECTIFS PAR CLASSE
	MAL	A	A	A	Mâle	158
	FEM	A	A	A	Femelle	219
	JEU	A	A	A	Jeune	166
	ADU	A	A	A	Adulte	218
	RT1	P	P	A	Plateaux et côteaux : forêt de Fréau	55
	RT2	P	P	A	Fonds des vallées : forêt de Fréau	17
	MIDI	A	A	O	Zones de l'Hérault (1) et (2)	155
	OUEST	A	A	O	Les cinq autres zones d'études	229
	AUT	A	A	A	Automne	156
	HIV	A	A	A	Hiver	228
	OCT	P	P	P	Octobre	27
	NOV	P	P	P	Novembre	131
	DEC	P	P	P	Décembre	116
	JAN	P	P	P	Janvier	59
L	FEV	P	P	P	Février-Mars	51
	MAT	P	O	A	Matin : contenus stomacaux prélevés dès le matin	44
I	AMI	P	O	A	Après-midi : contenus stomacaux prélevés l'après-midi	24
	OIS	P	P	O	Oise	58
G	FIN	P	P	O	Finistère	101
	HER	P	P	O	Hérault	155
N	ILE	P	P	O	Ille et Vilaine	26
	NOR	P	P	O	Normandie	44
E	L1	P	O	O	Bordure Hérault	51
	L2	P	P	O	Pinèdes	43
S	L3	P	P	O	Laroques	7
	L4	P	P	O	Védas	11
	L5	P	P	O	Valmalle	4
	L6	P	P	O	St Paul	30
	L7	P	P	O	Zones brestoises	32
	L8	P	P	O	Compiègne	58
	L9	P	P	O	Normandie 1	33
	L10	P	P	O	Normandie 2	11
	L11	P	P	O	La Salvetat sur Agout	4
	L12	P	P	P	La Motte Nar Goat	15
	L13	P	P	P	Maison forestière	14
	L14	P	P	P	Le Cosquer	37
	L15	P	P	O	Forêt de Liffré	26

TABLEAU IV.13
Liste des classes de taxons retenus

A : variables actives P : variables supplémentaires
O : variables supprimées

ABREVIATION DES DIFFERENTES CLASSES		AFCtab3	AFCtab4	AFCtab5	DESCRIPTEURS ET CLASSES	EFFECTIFS PAR CLASSE
	VE1	A	A	A	Vers de terre (soies) $0 \leq VE1 < 1$	152
	VE2	A	A	A	Vers de terre (soies) $1 \leq VE2 < 2$	80
	VE3	A	A	A	Vers de terre (soies) $2 \leq VE3 < 5$	101
	VE4	A	A	A	Vers de terre (soies) $VE4 \geq 5$	44
	VEE	A	O	A	Vers de terre (macroscopiques)	13
	CRS	A	O	A	Crustacés : cloportes	12
	IUE	A	O	A	Myriapodes : Iules	92
	GEP	A	O	A	Myriapodes : Géophiles	51
	COE	A	O	A	Insectes : Coléoptères adultes	69
	FOF	A	O	A	Insectes : Forficules	49
	TAP	A	O	A	Insectes : larves d'Elatéridés	48
C	DIT	A	O	A	Insectes : larves de Diptères	36
	LA1	A	O	A	Insectes : autres larves sp.	24
O	LA2	P	O	P	Insectes : ensemble des larves	94
	MY1	P	O	P	Myriapodes : regroupement de GEP et IUE	126
L	INE	P	O	P	Insectes : regroupement des COE et FOF	110
	LAR	O	A	O	Larves rares : $0 \leq$ nb individus ≤ 3	66
O	LAA	O	A	O	Larves abondantes : nb individus ≥ 3	28
	MYR	O	A	O	Myriapodes rares : $0 \leq$ nb individus < 3	105
N	MYA	O	A	O	Myriapodes abondants : nb individus ≥ 3	20
	INR	O	A	O	Insectes rares : $0 \leq$ nb individus < 3	80
N	INA	O	A	O	Insectes abondants: nb individus ≥ 3	21
E	RIO	P	P	P	Restes d'insectes absents	51
	RI1	P	P	P	Restes d'insectes faibles	119
S	RI2	P	P	P	Restes d'insectes moyens	102
	RI3	P	P	P	Restes d'insectes abondants	116
	PQO	P	P	P	Végétaux absents	104
	PQ1	P	P	P	Végétaux peu abondants	112
	PQ2	P	P	P	Végétaux moyennement abondants	45
	PQ3	P	P	P	Végétaux abondants	51
	PFO	P	P	P	Végétaux absents	172
	PF1	P	P	P	Végétaux sous forme de fibres végétales ou/et de graines	165
	PF2	P	P	P	Végétaux sous forme de fibres végétales ou/et d'entrelas	36
	GO	P	P	P	Gastrolithes absents	72
	G1	P	P	P	Gastrolithes $1 \leq G1 < 5$	175
	G2	P	P	P	Gastrolithes $5 \leq G2 < 10$	99
	G3	P	P	P	Gastrolithes $10 \leq G3$	42
	AB1	P	P	P	Contenu stomacal vide : volume $< 1/4$	153
	AB2	P	P	P	Contenu stomacal : $1/4 \leq$ volume $< 3/4$	124
	AB3	P	P	P	Contenu stomacal : $3/4 \leq$ volume	111
	ECVA	P	P	P	Indice d'alimentation	104

TABLEAU IV.14.
Fréquence relative (FR) des différentes proies suivant la région, la saison, le sexe

		Nombre de contenus stomacaux	Vers de terre		Crustacés	Myriapodes		Dermaptères	Diptères	Coléoptères		Insectes
			Soies	Macroscopiques		Iules	Géophiles		larves	Imagos	larves	larves sp.
FR GENERALE	FR		51,1	1,4	1,2	6,2	6,5	5,3	8,5	8,7	5,6	5,5
	Moyenne		2,3	1,8	1,6	1,2	2,1	1,8	4,0	2,1	2,0	3,4
	CV		1,2	1,2	0,7	0,4	1,1	1,3	1,7	1,3	0,8	2,1
FR	Midi	155	49,3	1,7	1,3	12,0	12,2	0,5	1,1	3,9	11,2	3,8
	Nord	229	51,9	1,3	1,0	3,7	3,8	7,4	12	11	1,6	6,3
Moyenne	Midi		1,7	1,0	1,4	2,1	1,0	1,0	6	1,0	2,3	1,3
	Nord		2,6	3,7	1,7	2,1	1,9	1,9	3,9	2,6	1,3	4,2
CV	Midi		1,2	0	0,6	1,3	0,9	0,9	-	0,2	0,8	0,4
	Nord		1,3	0,9	0,7	0,8	1,3	1,3	1,8	1,3	0,5	1,9
TEST WILCOXON			HS	NS	NS	HS	HS	E	E	HS	HS	
FR	Automne		50,9	2,0	1,7	8,2	6,6	4,8	4,8	6,7	8,0	6,5
	Hiver		51,9	1,2	0,7	4,9	6,3	5,7	11,6	10,6	3,6	3,5
Moyenne	Automne		2,5	3,2	1,6	1,2	2,0	1,7	2,2	2,1	2,3	4,2
	Hiver		2,1	1,2	1,5	1,1	2,2	1,9	5,6	2,1	1,6	2,6
CV	Automne		1,2	1,2	0,7	0,5	0,7	1,6	1,3	1,1	0,8	2,3
	Hiver		1,2	-	0,7	0,4	1,4	1,1	1,6	1,5	0,6	0,9
TEST WILCOXON			NS	NS	NS	HS	NS	NS	NS	NS	HS	NS
FR	Mâle		48,9	0,1	0,4	5,2	7,0	4,0	13,4	7,9	4,0	9,1
	Femelle		53,0	2,4	1,6	7,2	6,0	5,9	5,1	9,0	6,9	2,9
Moyenne	Mâle		2,2	1,0	1,0	1,1	2,7	1,2	1,6	2,2	1,6	7,8*
	Femelle		2,4	1,9	1,8	1,2	1,8	2,5	2,2	2,1	2,2	1,6
CV	Mâle		1,2	0	0	0,5	1,3	0,5	0,4	1,0	0,4	1,4
	Femelle		1,3	1,2	0,7	0,4	0,7	1,4	0,9	1,6	0,9	0,3
TEST WILCOXON				HS	NS	~S	NS	NS	NS	NS	~S	NS

TABLEAU IV.15.
Fréquence relative (FR) et coefficient de variation (CV) des différentes proies suivant la région, la saison, le sexe

HS : hautement significatif
S : significatif (5 %)
* : non significatif
E : données insuffisantes pour appliquer le test
n : nombre de contenus stomacaux

		Vers de terre		Crustacés	Myriapodes		Dermaptères	Diptères larves	Coléoptères		Insectes
		Soies	Macroscopiques		Iules	Geophiles			Imago	Larves	larves sp.
FR GENERALE	FR	51,1	1,4	1,2	6,2	6,5	5,3	8,5	8,7	5,6	5,5
	Moyenne	2,3	1,8	1,6	1,2	2,1	1,8	4,0	2,1	2,0	3,4
	CV	1,2	1,2	0,7	0,4	1,1	1,3	1,7	1,3	0,8	2,1
FR	Midi n = 155	49,3	1,7	1,3	12,0	12,2	0,5	1,1	3,9	14,2	3,8
	Nord n = 229	51,9	1,3	1,0	3,7	3,8	7,4	12,0	11,0	1,6	6,3
Moyenne	Midi	1,7	1,0	1,4	2,1	1,0	1,0	6,0	1,0	2,3	1,3
	Nord	2,6	3,7	1,7	2,1	1,9	1,9	3,9	2,6	1,3	4,2
CV	Midi	1,2	0	0,6	1,3	0,9	0,9	-	0,2	0,8	0,4
	Nord	1,3	0,9	0,7	0,8	1,3	1,3	1,8	1,3	0,5	1,9
TEST WILCOXON		HS	*	*	*	S	E	E	HS	HS	
FR	Automne n = 156	50,9	2,0	1,7	8,2	6,6	4,8	4,8	6,7	8,0	6,5
	Hiver n = 228	51,9	1,2	0,7	4,9	6,3	5,7	11,6	10,6	3,6	3,5
Moyenne	Automne	2,5	3,2	1,6	1,2	2,0	1,7	2,2	2,1	2,3	4,2
	Hiver	2,1	1,2	1,5	1,1	2,2	1,9	5,6	2,1	1,6	2,6
CV	Automne	1,2	1,2	0,7	0,5	0,7	1,6	1,3	1,1	0,8	2,3
	Hiver	1,2	-	0,7	0,4	1,4	1,1	1,6	1,5	0,6	0,9
TEST WILCOXON		*	*	*	*	HS	*	*	*	HS	*
FR	Mâle n = 158	48,9	0,1	0,4	5,2	7,0	4,0	13,4	7,9	4,0	9,1
	Femelle n = 219	53,0	2,4	1,6	7,2	6,0	5,9	5,1	9,0	6,9	2,9
Moyenne	Mâle	2,2	1,0	1,0	1,1	2,7	1,2	1,6	2,2	1,6	7,8*
	Femelle	2,4	1,9	1,8	1,2	1,8	2,5	2,2	2,1	2,2	1,6
CV	Mâle	1,2	0	0	0,5	1,3	0,5	0,4	1,0	0,4	1,4
	Femelle	1,3	1,2	0,7	0,4	0,7	1,4	0,9	1,6	0,9	0,3
TEST WILCOXON			HS	*	*	*	*	*	*	*	*

TABLEAU IV.16.
Variation du régime alimentaire suivant le sexe (fréquence d'occurrence en %, études françaises antérieures et GRANVAL)
HS : hautement significatif E : données insuffisantes pour appliquer le test
S : significatif * : non significatif

Références bibliographiques	Sexe	Nombre de contenus stomacaux	Vers de terre		Crustacés	Myriapodes			Dermaptères	Diptères	Coléoptères		Insectes	Insectes
			Soies	Macroscop.		Iules	Géophiles	Total		larves	Imagos	Larves	larves sp.	larves total
FADAT et al., 1979	Mâles	29	-	3,5	-	-	-	7	34,2		55,2			21
Fréau (Finistère)	Femelles	30	-	10,0	-	-	-	29,0	36,6		30,0			58
	X^2			E				5,59	0,2		3,8			8,2
								S	*		*			HS
LEBEURIER, 1983	Mâles	13	-	0	-	-	-	38	38		61			7
Morlaix (Côtes du Nord)	Femelles	24	-	17	12,5	-	-	58	25		54			38
	X^2			E	E			1,33	0,73		0.02			4,65
								*	*		*			S
SUEUR, 1983	Mâles	14	-	0	42,8	-	-	14,3	14,3		42,8			50
Marquenterre (Somme)	Femelles	27	-	0	30,4	-	-	17,4	43,5		65,2			60,9
	Test t auteur				*			*	*		*			*
GRANVAL, 1983	Mâles	48	100	0	4,2	35,4	18,8	45,8	4,2	2	8,3	13,8	4,2	25
Hérault 1	Femelles	60	100	5	1,7	45	21,7	58,3	0	0	11,7	40,0	6,7	45
	X^2			2,5	0,6	1,0	0,1	1,7	E	E	0,3	5,7	0,3	4,6
				*	*	*	*	*			*	S	*	S
GRANVAL, 1983	Mâles	14	100	7,1	0	14,3	7,0	7,0	0	0	42,8	18,5	4,2	25
Hérault 2	Femelles	31	96,9	16,1	6,4	23,0	25,8	51,6	0	0	12,9	40,0	6,7	45
	X^2		0,46	E	E	1,1	2,1	3,6	E	E	5	5,7	0,3	4,6
			*			*	*	*			S	S	*	S
GRANVAL, 1984	Mâles	25	100	0	0	0	12	12	8	8	40	0	4	8
Fréau (Finistère)	Femelles	40	97,5	10	5	15	15	25	12,5	17,5	55	5	7,5	22,5
	X^2		0,6	E	E	4,2	0,1	1,6	0,3	1,2	1,4	E	E	2,3
			*			S	*	*	*	*	*			*
GRANVAL, 1983	Mâles	71	97,3	0	1,4	18,3	7,0	22,5	28,2	14,1	7,0	11,3	8,4	22,5
autres lieux	Femelles	88	98,9	0	4,5	19,3	6,8	22,7	20,4	18,2	9,1	4,5	8	27,2
	X^2		0,6		1,3	0,3	0,01	0,001	1,3	0,5	0,2	2,5	0,01	0,5
			*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
GRANVAL, 1983, 1984	Mâles	179	98,7	0,6	1,9	10,2	11,4	27,8	15,1	8,2	15,8	11,4	5,0	19,0
tous lieux confondus	Femelles	205	98,6	5,4	4,1	26,9	15,0	37,0	10,5	10,5	18,7	13,7	6,8	28,8
	X^2		0,007	6,5	1,4	2,2	1,1	3,4	1,8	0,6	0,5	0,4	0,9	4,5
			*	S	*	*	*	*	*	*	*	*	*	S
AUTRES AUTEURS	Mâles	56		1,8	10,7			16,1	30,6		53,6			18,2
tous lieux confondus	Femelles	77		9,1	13			35,1	35,1		48			53,2
	X^2			3,1	0,3			5,9	0,3		0,4			10,7
				*	*			S	*		*			HS
TOUS AUTEURS CONFONDUS	Mâles	235		0,9	4,1			24,8	17,8		25,7			20,6
	Femelles	282		6,4	6,5			35,1	21,6		26,3			35,1
	X^2			9,5	1,3			7,9	1,1		0,03			12,8
				HS	*			HS	*		*			HS

TABLEAU IV.17.

Comparaison des biomasses lombriciennes (en g de biomasse sèche/m^2)

A. en fonction de l'utilisation par la Bécasse des milieux ouverts

B. en fonction de l'utilisation par la Bécasse des milieux forestiers

C. en fonction des pratiques agricoles

A	n	FORMOL (1)	TEST	LAVAGE TAMISAGE (2)	TEST	FORMOL+LAVAGE TAMISAGE (1) + (2)	TEST
SITES DE REPOS (a)	6	0,19 ± 0,18	*	0	**	0,19 ± 0,18	**
SITES DE GAGNAGES (b)	4	0,73 ± 0,44		3,42 ± 1,98		4,15 ± 1,03	
TOTAL MILIEUX FREQUENTES (a) + (b)	10	0,26 ± 0,16	NS	1,41 ± 2,11	NS	1,67 ± 2,39	NS
MILIEUX NON FREQUENTES	6	0,49 ± 0,5		0,85 ± 2,17		1,34 ± 1,87	

B		n	FORMOL	TEST	LAVAGE-TAMISAGE	TEST	FORMOL+LAVAGE TAMISAGE	TEST
FREAU (1)	P	10	6,34 ± 4,17	*	3,55 ± 5,7	*	9,89 ± 5,35	*
	A	7	1,99 ± 2,22		2,60 ± 2,02		4,59 ± 4,14	
GRIMBOSQ (2)	P	4	8,95 ± 4,70	**	9,20 ± 7,56	NS	18,15 ± 6,27	*
	A	6	1,46 ± 1,12		4,51 ± 5,76		5,97 ± 6,61	
PLEUMEUR BODOU (3)	P	13	6,46 ± 5,81	**	15,95 ± 7,93	**	22,41 ± 9,99	**
	A	14	0,18 ± 5,82		0,37 ± 0,92		0,55 ± 1,04	
Facteur 1 TOTAL (1)+(2)+(3)	P	27	6,95 ± 4,85	**	10,19 ± 8,05	**	17,14 ± 9,73	**
	A	27	0,94 ± 1,42		1,86 ± 3,27		2,8 ± 4,34	
Facteur 2 TOTAL	(1)	17	4,55 ± 4,06	NS	3,16 ± 5,02	NS	7,71 ± 5,45	NS
	(2)	10	4,76 ± 4,45		6,19 ± 6,73		10,85 ± 8,78	
	(3)	27	3,21 ± 5,10		7,86 ± 9,61		11,07 ±13,05	
INTERACTION Facteur 1-Facteur 2				NS		*		**

C							TEST	TEST
ROTATIONS CEREALIERES	20	0,25 ± 0,36	**	0,15 ± 0,34	**	0,40 ± 0,61	**	HS
ROTATIONS POLY-CULTURE-ELEVAGE	7	2,80 ± 1,74	*	5,80 ± 4,40	NS	8,60 ± 5,0	NS	
PRAIRIES NON INTENSIFIEES	14	5,83 ± 3,32	NS	5,40 ± 5,04	**	11,23 ± 6,44	**	
PRAIRIES INTENSIFIEES	9	7,00 ± 6,78		19,94 ± 5,8		26,74 ± 7,87		

Légende :

n : nombre de prélèvements à 0,5 m^2

** : significatif à 1 %

* : significatif à 5 %

NS : non significatif

P : présence de bécasses

A : absence de bécasses

facteur 1

Localité géographique : facteur 2

TEST : Analyse de variance à 2 facteurs, transformation racine carrée

Analyse de variance à 1 facteur, transformation racine carrée

TABLEAU IV.18
Liste des espèces identifiées dans les prélèvements effectués en Bretagne et en Normandie

GENRE, ESPECE, SOUS-ESPECE, VARIETE	CATEGORIE ECOLOGIQUE	DENOMINATION	BRETAGNE	NNORMANDIE
Pas de ver	0	Inconnu		
Indéterminé	0	Inconnu		
Epigé	10	Epigé		
Endogé	20	Endogé		
Nicodrilus caliginosus caliginosus typica (Savigny, 1826)	21	Polyhumique	x	x
Nicodrilus caliginosus tuberculatus typica (Cernosvitov, 1935)	25	Mésohumique	-	x
Nicodrilus caliginosus meridionalis typica Bouché, 1972	38	Euanécique	x	x
Nicodrilus giardi giardi typica (Ribaucourt, 1900)	38	Euanécique	x	x
Nicodrilus longus longus typica (Ude, 1826)	38	Euanécique	x	x
Nicodrilus nocturnus nocturnus typica (Evans, 1946)	38	Euanécique	x	
"Allolobophora" rosea rosea typica (Savigny, 1826)	25	Mésohumique	x	-
Allolobophora icterica icterica typica (Savigny, 1826)	25	Mésohumique	x	-
Allolobophora chlorotica chlorotica typica (Savigny, 1826)	22	Epiendogé	x	x
Allolobophora chlorotica chlorotica leucotypica (Savigny, 1826)	25	Mésohumique	x	x
Lumbricus castaneus castaneus typica (Savigny, 1826)	15	Straminicole	x	x
Lumbricus rubellus friendoïdes typica Bouché 1972	32	Epianécique	x	x
Lumbricus rubellus rubellus typica Hoffmeister, 1843	15	Straminicole	x	
Lumbricus terrestris terrestris typica Linné, 1756	32	Epianécique	x	x
Lumbricus centralis centralis typica Bouché 1972	32	Epianécique	x	-
Dendrobaena octaedra octaedra typica (Savigny, 1826)	15	Straminicole	x	-
Dendrobaena attemsi attemsi typica. Michaelsen 1901	15	Straminicole	x	-
Dendrobaena subrubicunda subrubicunda Eisen, 1874	15	Straminicole		-
Dendrobaena rubida tenuis typica Eisen 1874	15	Straminicole	x	-
Dendrobaena mammalis mammalis typica (Savigny 1826)	25	Mésohumique	x	-
Octolasion cyaneum cyaneum typica (Savigny, 1826)	25	Mésohumique	x	x

TABLEAU IV.19.
Liste des espèces lombriciennes trouvées en milieu forestier à Fréau et à Pleumeur-Bodou

E S P E C E S	FREAU	PLEUMEUR BODOU
EPIGES		
Dendrobaena octaedra octaedra	x	x
Dendrobaena attemsi	x	x
Lumbricus rubellus rubellus	x	
Lumbricus rubellus castanoïdes	x	
Lumbricus castaneus	x	x
EPI-ANECIQUES		
Lumbricus centralis		x
ANECIQUES		
Nicodrilus caliginosus meridionalis	x	
ENDOGES		
Allolobophora icterica	x	

TABLEAU IV.20.
Liste des espèces lombriciennes trouvées en milieux prairiaux et cultivés

ESPECES	MILIEUX PRAIRIAUX ET CULTIVES	
	Milieux ouverts fréquentés par la Bécasse	Milieux ouverts non fréquentés par la Bécasse
EPIGES		
Dendrobaena rubida tenuis	o	x
Dendrobaena mammalis	x	o
Dendrobaena octaedra	x	o
Dendrobaena attemsi	x	o
Lumbricus castaneus	x	x
Lumbricus rubellus rubellus	x	x
EPI-ANECIQUES		
Lumbricus rubellus friendoïdes	x	x
Lumbricus terrestris	x	x
Lumbricus centralis	x	o
ANECIQUES		
Nicodrilus giardi	x	x
Nicodrilus nocturnus	x	o
Nicodrilus longus	x	x
Nicodrilus caliginosus meridionalis	x	x
Nicodrilus caliginosus tuberculatus	x	o
Nicodrilus caliginosus caliginosus	x	o
ENDOGES		
Allolobophora icterica	x	x
Allolobophora rosea	x	o
Allolobophora chlorotica chlorotica	x	x
Allolobophora chlorotica leucotypica	x	x
Octolasion cyaneum	x	o

TABLEAU IV.21.
Répartition des biomasses lombriciennes en catégories écologiques (%)

	EPIGES	ENDOGES	EPI ANECIQUES	ANECIQUES
Milieux ouverts utilisés par la Bécasse	3,58	22,04	32,92	41,45
Milieux ouverts délaissés par la Bécasse	12,8	36,2	22,00	29,00

TABLEAU V.1.
Influence de la méthode d'étude sur la composition en vers de terre du régime alimentaire

ESPECES	METHODE D'ETUDE					CRITERES D'IDENTIFICATION DES LOMBRICIENS				RESULTATS			AUTEURS
	Observ. directe nid	Photo	Contenus stomacaux	Fèces	Pelotes	Macros-copique	Contenus stomacaux	Soies	Pelotes terreus.	fo	fr	ip	
Bécasse			x					x		99	75	89	GRANVAL, 1983
			x					x		99	80	90	1984
			x			x				10			
			x					x		88			HIRONS, 1979
			x			x				0			SUEUR, 1983
			x			x				20			Nb auteurs
Bécassine			x			x				6			Autres auteurs
			x			x		x		100	90		GRANVAL, n.p.
Chouette chevêche		x									68	58	JUILLARD, 1984
					x					Très peu			Autres auteurs
Chouette hulotte	x					x		x			25		
	surplus de nourriture au nid					x					0		SOUTHERN, 1954
					x					présence			

LEGENDE : fo = fréquence d'occurrence
fr = fréquence relative
ip = importance pondérale

Impression : Atelier de Reproduction de l'O.N.C.