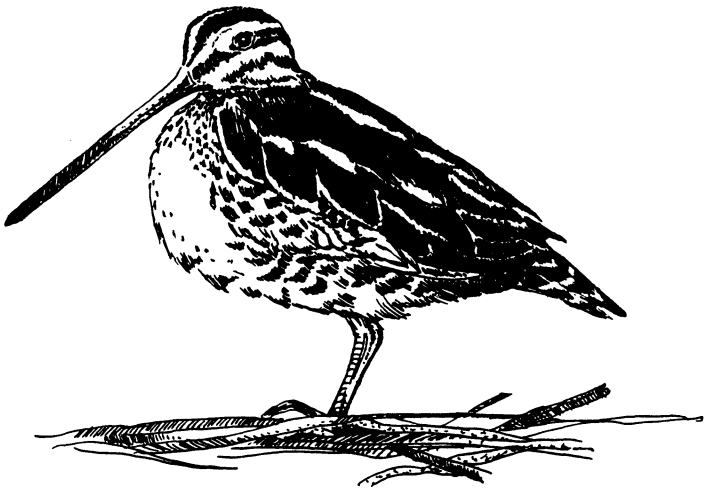
UNIVERSITE FRANÇOIS RABELAIS - TOURS
U.E.R. de SCIENCES

DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES
BIOLOGIE DES POPULATIONS ET ECO-ETHOLOGIE

REGIME ALIMENTAIRE DIURNE DE LA BECASSINE DES MARAIS (*GALLINAGO GALLINAGO* L.) HIVERNANT EN FRANCE. CONTRIBUTION TROPHIQUE DES LOMBRICIENS.

NICOLAS BECK



Responsable de stage : Philippe GRANVAL
accueil :
Office National de la Chasse
(Avifaune terrestre migratrice)
Laboratoire de Zooécologie du Sol.
(INRA CNRS)
Montpellier

Septembre 1993

Je tiens à remercier :

Mr Philippe GRANVAL qui a bien voulu diriger ce stage,

Mr Fernand WAREMBOURG, Directeur du CEFE de Monpellier, qui a accepté d'accueillir ce travail de recherche dans les locaux du CNRS,

Mr Marcel BOUCHE, qui a bien voulu m'accueillir tout au long de ces six mois dans son laboratoire de Zooécologie du Sol INRA-CNRS de Montpellier, pour son attention et ses conseils,

Melle Régine ALIAGA, Mr Patricio SOTO et Mr Abdul RIDA pour leur gentillesse et leur aide,

Mrs Paul ISENMANN, Christophe THEBAUT, François BRETAGNOLLE, Simon HITIER et Olivier DEHORTER, qui ont toujours su répondre, avec beaucoup d'humour, à toutes mes questions me faisant bénéficier de leurs compétences dans l'utilisation de l'outil informatique et dans divers domaines de l'écologie,

Toute l'équipe de l'Office National de la Chasse de Montpellier,

Les chasseurs : Mrs Martial BLAY, Yves FERRAND qui ont bien voulu me fournir les contenus stomacaux de Bécassine et tout particulièrement Mr Guy Noël OLIVIER qui a été à l'origine de ce projet de recherche et qui a recueilli très méthodiquement la plus grande partie des contenus.

SOMMAIRE

I - INTRODUCTION 1

II - MATERIEL ET METHODE 3

2.1. La Bécassine des marais 3

2.2. Support de l'étude 4

2.3. Analyse du contenu stomacal 4

2.3.1. Préparation des contenus 4

2.3.2. Examen macroscopique 5

2.3.3. Examen microscopique des lombriciens 5

1. Dénombrement des soies 6

2. Signification quantitative des soies 6

2.4. Expression des données 6

2.4.1. Fréquence d'occurrence 6

2.4.2. Fréquence relative 7

2.4.3. Indice d'abondance des proies et valeur énergétique du contenu 7

2.4.4. Indice d'alimentation 8

2.4.5. Le traitement des données 8

III - RESULTATS 9

3.1. Mise au point de la méthode de dénombrement des soies 9

3.2. Taxons consommés 9

3.3. Fréquences d'occurrence et relative 10

3.4. Importance pondérale, indice d'abondance et rôle énergétique 11

3.5. Variation journalière et saisonnière de l'indice d'alimentation 12

3.5.1. Variation journalière 12

3.5.2. Variation durant l'hivernage 12

3.6. Quantités lombriciennes estimées par dénombrement des soies 13

3.7. Analyses factorielles des correspondances (AFC) 15

3.8. Précision des résultats des AFC par le χ^2 16

3.8.1. Variation géographique 16

3.8.2. Rôle du prélèvement instantané 16

3.8.3. Variation diurne 17

3.8.4. Variation saisonnière 17

IV - DISCUSSION 18

4.1. Considérations méthodologiques 18

4.1.1. Effet de la digestion post-mortem 18

4.1.2. Approche microscopique 18

4.1.3. Approche macroscopique classique 18

4.1.4. Conjugaison des deux approches 19

4.2. Expression des données : démarche suivie 19

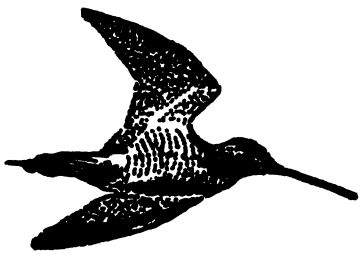
4.3. Apports biologiques 21

4.4. Implication à la gestion 23

V - CONCLUSION 25

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES



I - INTRODUCTION

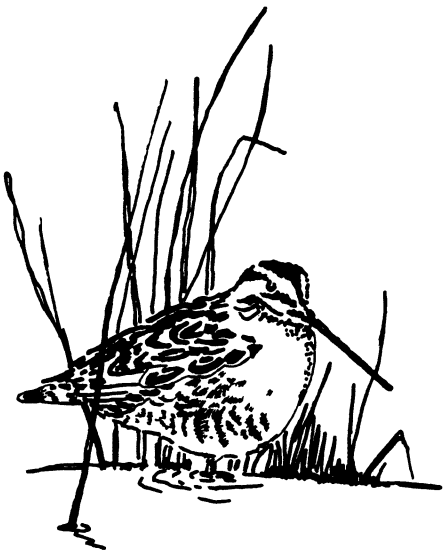
La dégradation et la raréfaction des zones humides, marais et prairies inondables, que ce soit en France ou ailleurs en Europe, posent le problème de l'accueil des populations d'oiseaux limicoles migrateurs et hivernants (CONSTANT, 1988 ; OLIVIER, 1992). A elle seule, la France draine et assèche chaque année plus de 120 000 hectares de sols hydromorphes (LEFEUVRE, 1990) particulièrement recherchés par les espèces prédatrices de vers de terre (Vanneau huppé, Pluvier doré, Barge à queue noire, Bécassine des marais ; GRANVAL, 1988). L'aménagement et la restauration de ces milieux doivent être entrepris de manière à ce qu'ils puissent à nouveau remplir leurs rôles écologiques et assurer en particulier les exigences trophiques des oiseaux qui les utilisent (SWIFT, 1979 ; RICHARD, 1987). Aménagements et restauration ne sont possibles que si l'on connaît les exigences des espèces concernées. L'étude du régime alimentaire est, à ce niveau, une des voies principales pour obtenir des informations sur la biologie des espèces.

Nous présentons ici une étude du régime alimentaire de la Bécassine des marais (*Gallinago gallinago* L.) qui s'inscrit dans le cadre des recherches conduites par l'Office National de la Chasse et le Club International des Chasseurs de Bécassines sur la biologie et l'écologie de ce limicole durant son passage post-nuptial ou son hivernage en France. La Bécassine des marais est, de par la subtilité de sa chasse, un gibier très prisé et convoité (684.000 oiseaux tués en 1983-84). Les informations présentées ont pour but d'améliorer les règles d'une gestion rationnelle des habitats potentiels de la Bécassine des marais.

Pour se nourrir, la Bécassine des marais exploite des milieux de préférence d'eau douce, où elle puise une alimentation diversifiée (insectes, surtout des coléoptères et des diptères, mollusques, crustacés, annélides ; GLUTZ VON BLOTZHEIM & al., 1977 ; CRAMP & SIMMONS, 1983). Les études préalables ont montré la plasticité alimentaire de l'oiseau qui se nourrit des proies dont la disponibilité dans le milieu fréquenté est maximale (TUCK, 1972 ; VEIGA, 1984).

La Bécassine est couramment rencontrée en train de s'alimenter sur des pâturages humides, des prairies marécageuses ou encore des champs inondés qui sont caractérisés par une importante biomasse lombricienne (BOUCHE & al., 1988 ; GRANVAL et al., 1993). Sa consommation en vers de terre est donc présumée forte. SWIFT (1979), en étudiant 183 contenus stomacaux de Grande-Bretagne, a montré que 54% présentaient des restes de lombriciens. La part des vers de terre dans l'alimentation de la Bécassine se nourrissant en milieu d'eau douce n'a pourtant, depuis, fait l'objet d'aucune étude approfondie et complémentaire.

C'est pourquoi nous nous sommes attachés à analyser dans ce travail la composition de contenus stomacaux de Bécassines tuées de jour durant leur hivernage dans quatre départements français. En tenant compte des informations recueillies nous essayerons d'abord, de préciser le rôle des lombriciens dans le régime alimentaire de cet oiseau, puis, d'identifier les facteurs de variation du régime alimentaire liés à l'oiseau et au milieu. Enfin nous présenterons quelques règles d'application dans la gestion et la réhabilitation des milieux convenant à l'hivernage des bécassines.



II - MATERIEL ET METHODE

2.1 La Bécassine des marais

La Bécassine des marais (*Gallinago gallinago* Linnaeus) appartient à l'ordre des charadriiformes (ou limicoles en français) et plus particulièrement à la famille des scolopacidés qui compte 23 espèces de Bécassines et de Bécasses à travers le monde.

Spécialisée dans le sondage du sol à la recherche de sa nourriture, la Bécassine des marais est une espèce inféodée aux zones humides et aux marécages dont la surface meuble reste facilement pénétrable. Dotée d'un bec très allongé (de 57 à 75 mm), droit et mince, la Bécassine s'alimente en prospectant la vase ou la boue à coups de sondages répétés et proches. Les proies sont repérées par les nerfs tactiles des mandibules dont la partie supérieure est flexible en son extrémité et joue la fonction de pincette (GEROUDET, 1983).

Son aire de reproduction couvre les régions paléartiques à subartiques d'Europe occidentale jusqu'en Asie de l'Est (DEVORT, 1986) (près de 1000 couples nichent en France). La nidification terminée les bécassines commencent à gagner leurs quartiers d'hiver en Europe centrale, autour du bassin méditerranéen et en Afrique. En France, les premières bécassines sont observées mi-juillet. Leur nombre croît ensuite rapidement en août, et la migration se poursuit tout au long de l'automne pour atteindre son maximum à la fin du mois de décembre. Des oiseaux sont observés sur l'ensemble du territoire français, néanmoins les plus grandes concentrations (tant au niveau des reprises de bague que des tableaux de chasse) se rencontrent sur le pourtour littoral de la Manche et de l'Atlantique (HEMERY & NICAULO-GUILLAUMET, 1979 ; GRISSER & TROLLIET, 1986).

2.2. Support de l'étude

Notre approche du régime alimentaire de la Bécassine des marais repose sur l'identification post-mortem des items alimentaires ingérés par l'oiseau et retrouvés dans les contenus stomacaux. Au total 275 contenus provenant de quatre origines géographiques ont été étudiés (figure 1). Il s'agit de :

- 180 contenus provenant d'un seul marais d'eau douce (Marais de Neupont) dans le Pas-de-Calais et collectés par son propriétaire G.N. OLIVIER,
- 36 originaires d'oiseaux tués par M. BLAY sur un territoire de chasse en Seine-Maritime (commune de Le Hode),
- 53 prélevés par P. GRANVAL sur les communes de Goustranville et Dozulé dans le Calvados,
- enfin 6 contenus provenant de la basse vallée de la Loire (Maine et Loire) fournis à titre complémentaire par Y. FERRAND.

Les contenus sont prélevés sur des oiseaux tués durant la période de chasse d'août à janvier 1983-88-91-92-93. Pour 184 oiseaux, l'ensemble du tractus digestif a été prélevé dans un intervalle inférieur à 20 minutes. Pour les 91, autres cette durée est supérieure à 20 minutes. Les parties digestives sont conservées telles quelles dans du formol à 4%. Conjointement une fiche de renseignements est complétée. Elle mentionne le sexe, l'âge, le lieu de prélèvement et le milieu, la date, l'heure et le temps exact écoulé entre la mort et le prélèvement du contenu.

2.3. Analyse du contenu stomacal

2.3.1. Préparation des contenus

L'ensemble des éléments contenus dans l'oesophage, le proventricule et le gésier sont pris en compte dans l'analyse. L'intestin qui fait suite est éliminé. Le contenu digestif est récupéré par incision longitudinale des trois pièces digestives (l'oesophage, le proventricule et le gésier) et dilué dans 25 ml de formol à 4%.

2.3.2. Examen macroscopique

Le tri des items alimentaires présents dans la solution stomacale est réalisé sous une loupe binoculaire au grossissement 6 x. Ainsi sont dénombrés les gastrolithes de taille supérieure à 1 mm, les graines, les fragments végétaux ainsi que les proies animales qui sont placées dans un pilulier à part en vue de leur identification ultérieure.

La détermination taxonomique des lombriciens a été effectuée par M.B. BOUCHE. Les autres proies sont identifiées grâce aux ouvrages de référence sur la faune aquatique (BERTRAND, 1954 ; MACAN, 1959 ; PETERSON, 1960). Comme les précédents auteurs (TUCK, 1972 ; VEIGA, 1984 ; GRANVAL, 1988), nous considérons que les graines ne jouent aucun rôle alimentaire compte tenu de leur faible état de dégradation dans les gésiers étudiés. De plus, en ce qui concerne les graines de petite taille, elle peuvent provenir des ingestats de lombriciens (GRANT, 1983). Elles ne font donc l'objet d'aucune recherche taxonomique et nous n'en tenons pas compte dans l'expression quantitative des résultats.

2.3.3. Examen microscopique des lombriciens

Les lombriciens sont des proies très labiles qui disparaissent rapidement (en moins de 30 mn)du gésier des oiseaux (TUCK, 1972 ; CUENDET, 1979). Les seuls indices qui résistent à la digestion sont les soies corporelles chez les oiseaux (BOUCHE & al., 1984) ainsi que les gaines de gésiers chez les mammifères (BRADBURY, 1977 ; KRUUCK & PARISH, 1981 ; HENRY & LAMBERT, 1988). Les quantités de vers de terre consommés par la Bécassine ont été évaluées par dénombrement des soies (BOUCHE & al., 1984 ; GREEN & TYLER, 1988 ; GALBRAITH,1989). En effet, on a jusqu'à présent pas encore retrouvé suffisamment de gaines de gésier dans les endentères des oiseaux qui permettent une approche quantitative représentative du nombre de lombriciens consommés (GRANVAL, 1988).

donc au rapport du nombre de contenus X contenant la proie *i* sur le nombre de contenus stomacaux analysés (N).

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

La fréquence d'occurrence renseigne sur l'intérêt de l'item pour le consommateur (HYSLOP, 1980) mais ne tient pas compte ni de la quantité ni de la digestibilité de l'item.

2.4.2. Fréquence relative

La fréquence relative (Fr*i*) est la proportion du nombre d'individus d'une catégorie de proies (P*i*) parmi le nombre total de proies capturées (N*p*) (HENRY, 1983) :

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

2.4.3. Indice d'abondance des proies et apport énergétique du contenu

Les individus entiers des différentes catégories de proies sont séchés au buvard et pesés. Un poids moyen frais par catégorie est déterminé. L'indice d'abondance (IB) exprime la contribution relative d'une catégorie de proies à la ration entière retrouvée dans les endentères. C'est le produit de la fréquence d'occurrence (Foc) de la catégorie de proies (*i*) par son poids moyen frais (M*i*) exprimée en % par rapport à la somme des Foc :

$$IBi = \frac{Foci \times Mi}{\sum Foc}$$

La valeur énergétique du bol alimentaire moyen est calculée de la manière suivante :

soit PE*i* la part énergétique de la proie *i*

$$PEi = \frac{Fri.Mfi.Msi.KJi}{\sum Fri.Mfi.Msi.KJi}$$

Fr*i* = fréquence relative — Mf*i* = masse fraîche moyenne

Ms*i* = masse sèche — KJ*i* = valeur énergétique de la proie en kilojoules

Les Fr*i* (corrigées ou non) ainsi que les Mf*i* utilisées sont nos valeurs propres déterminées à partir des proies retrouvées dans les contenus. Les Ms*i* et KJ*i* correspondent à des valeurs citées par VEIGA (1984) et GRANVAL (1988) (annexe 1).

2.4.4. Indice d'alimentation

L'indice d'alimentation (IA) exprime l'importance de l'activité alimentaire à un moment donné. Nous avons déterminé cet indice en nous référant à la présence des lombriciens retrouvés sous leur forme macroscopique. Puisque leur temps de digestion est inférieur à 30 minutes, ils permettent de déterminer l'intensité de l'alimentation diurne. L'IA correspond donc, dans notre cas, au rapport du nombre de contenus stomacaux avec des lombriciens plus ou moins entiers sur le nombre total de contenus étudiés.

2.4.5. Le traitement des données

L'ensemble de l'information concernant d'une part l'oiseau, le prélèvement de son tractus digestif (variables qualitatives d'état) et, d'autre part, les données alimentaires issues du dépouillement des contenus (données quantitatives), et synthétisée dans des tableaux de contingence. Ceux-ci comportent en lignes les caractéristiques écologiques (sexe, âge, lieu,...) codifiées et en colonnes les types de proies regroupées en classes. A l'intersection des lignes et des colonnes on trouve le nombre de contenus qui répondent simultanément à la caractéristique écologique et à la classe de l'item considéré. Ces tableaux sont traités par des analyses factorielles de correspondances (AFC, logiciel Biomeco). Dans un premier temps, l'ensemble de l'information récoltée (n=275 contenus stomacaux) est traité. Puis progressivement des AFC sont appliquées à des tableaux de contingence ne reprennant qu'une partie de l'information. En exploitant ainsi, du global vers le particulier, le jeu de données, on arrive à hiérarchiser les descripteurs en fonction de leur contribution à la composition du régime. Des tests non paramétriques du χ^2 seront appliqués aux mêmes données afin de préciser les résultats des AFC.

III - RESULTATS

3.1. Mise au point de la méthode de dénombrement des soies

Sur l'ensemble des contenus analysés nous n'avons jamais retrouvé de gaines de gésiers de lombriciens. Le dénombrement des soies s'impose donc comme unique méthode applicable pour quantifier les vers de terre consommés par la Bécassine des marais.

Enfin, pour les 25 ml de solution stomacale initiale soumis à l'agitation magnétique, un aliquote de 1 ml s'est avéré représentatif du nombre total de soies contenues dans l'échantillon ($r=0.92$, ddl=17, $P<0.001$). Le dénombrement des soies est donc limité à une prise d'essai de 1 ml de la solution stomacale mère. Le nombre de soies est ensuite extrapolé à l'échantillon initial.

La détermination des taxons lombriciens (annexe 2) révèle que le choix alimentaire repose sur deux espèces principales appartenant à la catégorie écologique des hydrophiles. Il s'agit de:

- *Eiseniella tetraedra tetraedra* pour 40,2%,
- *Allolobophora chlorotica chlorotica typica* pour 34,7%.

Le nombre moyen de segments pour les deux espèces est respectivement 80 et 102. En considérant une moyenne de 90 segments par individu, il nous est possible d'apporter une précision supplémentaire au nombre d'individus consommés par l'oiseau en raison de la spécificité du choix alimentaire.

Le nombre d'individus devient donc :

$$\frac{N \times 1007}{8 \times 1000 \times 90} \text{ soit un individu pour 668 soies.}$$

Nous utilisons cette relation pour déterminer le nombre de vers de terre consommés.

3.2. Taxons consommés

La liste taxonomique des proies rencontrées dans les contenus d'après leur origine est présentée dans le tableau 1. Les 6 contenus de Maine et Loire ne figurent pas dans le tableau

pour la simple raison qu'ils ne contenaient aucune proie animale dont la présence est révélée par l'observation macroscopique.

3.3. Fréquences d'occurrence et relative

La fréquence d'occurrence (Foc) ainsi que la fréquence relative (Fri) de chaque catégorie d'éléments ingérés sont données dans le tableau 2.

En ce qui concerne la fréquence relative nous avons distingué la fréquence relative "non corrigée" (Fri) qui ne tient pas compte du nombre de vers de terre approché par la méthode de dénombrement des soies, de la fréquence relative "corrigée" (Fric) qui intègre ce nombre de proies dans le calcul. GALBRAITH (1989) a montré chez les poussins de Vanneau huppé (*Vannellus vannellus*) que les dernières soies des vers de terre consommés se retrouvent dans les fèces 10 heures après leur ingestion. Il est donc possible de considérer que le nombre de vers de terre que nous approchons par le dénombrement des soies a été consommé dans un délai inférieur aux 10 dernières heures qui précédaient la mort des oiseaux. La rapidité du transit intestinal et la régurgitation de pelotes permettent de penser que cette durée est surestimée chez les bécassines adultes (GALBRAITH, 1989).

Quelle que soit l'origine des oiseaux leurs endentères présentent des gastrolithes (grit), des graines, ainsi que des fragments végétaux avec une fréquence d'occurrence constante. On note également que les soies lombriciennes présentent les fréquences d'occurrence les plus élevées avec un maximum de 100% pour les contenus du Pas-de-Calais. La fréquence relative corrigée des proies des contenus du Pas-de-Calais et du Calvados montre que les vers de terre sont consommés avec des fréquences nettement plus fortes que les autres proies.

Pour les 6 contenus provenant de Maine et Loire les vers de terre retrouvés sous la forme de soies sont même la seule preuve d'une l'alimentation carnée. Par contre, pour les contenus originaires de Seine-Maritime se sont les diptères qui sont majoritairement ingérés (76.1%), les vers de terre viennent compléter le régime (16.1%).

3.4. Importance pondérale, indice d'abondance et rôle énergétique

La figure 2 présente les masses fraîches des différentes catégories de proies retrouvées entières.

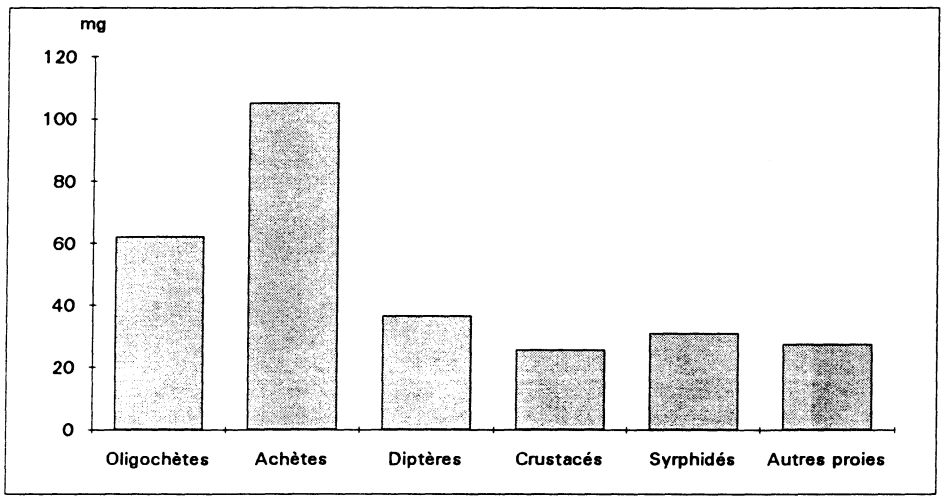


Figure 2. Masse fraîche des catégories de proies.

Les vers de terre sont les proies les plus lourdes après les sangsues (proies cependant occasionnelles, Foc=3.8 % dans les contenus du Pas-de-Calais, Foc=0 % dans les autres). Néanmoins les masses fraîches des vers retrouvés intacts apparaissent nettement inférieures aux masses citées par BOUCHE (1972) (annexe 3). Ces différences peuvent être imputables :

- à une perte de poids engendrée par la conservation dans le formol comprise, suivant l'espèce , entre 10 et 30 % (CUENDET, 1985),
- aux effets de la digestion post-mortem,
- ou encore à des variations pondérales des peuplements locaux (BOUCHE, comm. pers).

Malgré ces différences les indices d'abondance et la part énergétique des catégories d'items (tableau 3) soulignent le rôle essentiel des lombriciens dans la ration. Dans les milieux saumâtres (Seine-Maritime), ils peuvent cependant être substitués par les larves de diptères.

3.5. Variations journalière et saisonnière de l'indice d'alimentation

Les observations suivantes sont réalisées sur l'échantillon des 180 oiseaux provenant de l'unique marais de Neupont (Pas-de-Calais).

3.5.1 Variation journalière

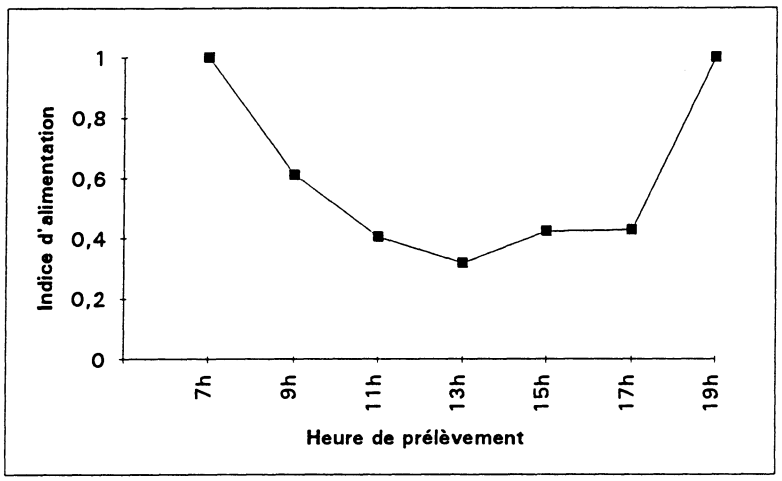


Figure 3. Indice d'alimentation au cours de la journée.

Les bécassines continuent de se nourrir dans la journée (tranches horaires de 8h à 16h) avec néanmoins des pics d'activité maximale à l'aube et au crépuscule.

3.5.2. Variation durant l'hivernage

Bien que les indices de 1991 soient plus élevés que ceux de 1992, la consommation de lombriciens décroît avec le temps pour être nulle lors de la vague de froid en janvier 1992 (pour 1992 $r = -0.80$, ddl = 10, $p<0.01$; r est NS[1] pour 1991) (figure 4).

La variation des fréquences d'occurrence des catégories d'aliments au cours de l'hivernage (figure 5) laisse apparaître un phénomène d'inversion entre la consommation de vers de terre et celle des autres proies. La consommation de vers de terre diminuant au cours de

[1]NS : non significatif.

l'hivernage, les oiseaux sont amenés à puiser dans d'autres ressources à même de se substituer aux lombriciens et/ou à se nourrir la nuit.

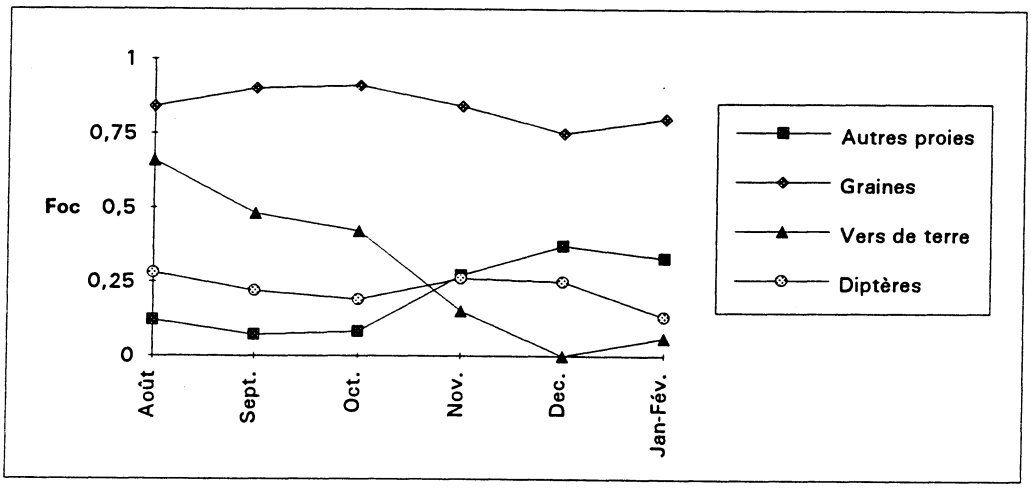


Figure 5. Fréquence d'occurrence des différentes catégories de proies au cours de l'hivernage (n=275).

3.6. Quantités lombriciennes estimées par dénombrement des soies[2]

La variation du nombre de "vers soies" consommés (figure 6 : n=180, Pas-de-Calais, saison 1992-93) est analogue aux variations des indices d'alimentation présentés dans la figure 4. Pour des intervalles de dates identiques, le nombre moyen de vers de terre obtenu par la méthode sétale est positivement corrélé avec l'indice d'abondance des vers de terre retrouvés sous la forme macroscopique ($r=0.83$, ddl=10, $p<0.01$).

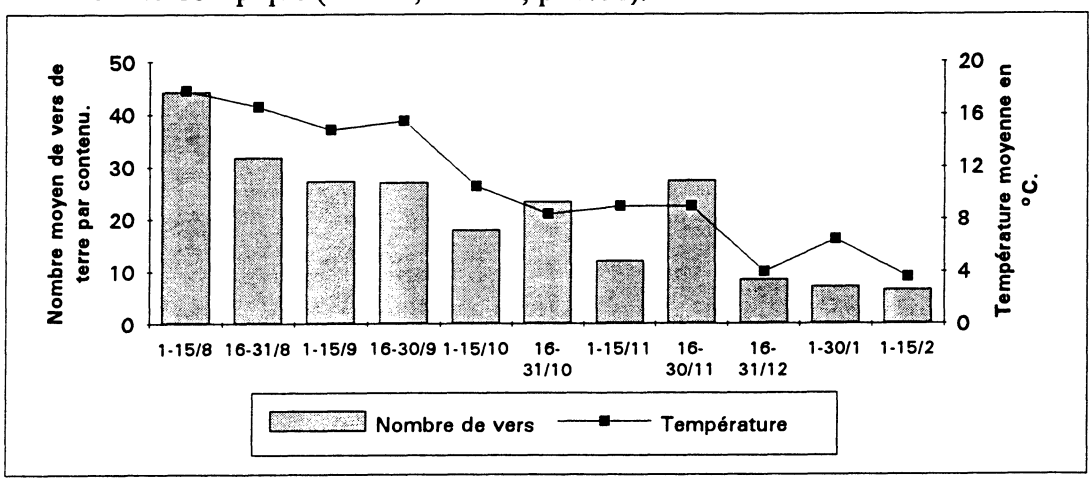


Figure 6. Nombres moyens de "vers soies" retrouvés dans les contenus au cours de l'hivernage assimilés aux températures.

[2]Nous dénommons par "vers soies" le nombre de vers de terre estimé par le dénombrement des soies.

Le nombre de "vers soies" est de plus négativement corrélé avec les températures moyennes (pour 1992 r=-0.87, ddl=10, p<0.001) et donc les dates de chasse (r=-0.86, ddl=10, p<0.001).

La figure 7 présente la fréquence du nombre de "vers soies" regroupés en classes.

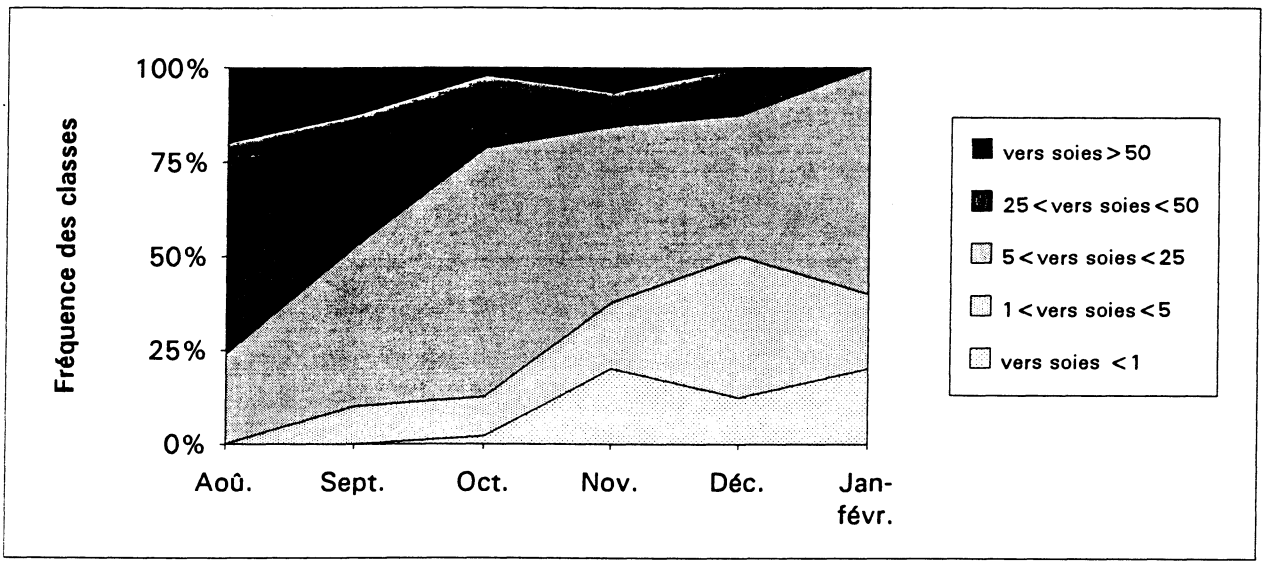


Figure 7. Fréquence des classes de "vers soies".

Cette représentation permet d'apprécier la dynamique de la prédation des vers de terre au cours du temps. La fréquence des classes à faible effectif (<25 vers) augmente avec l'apparition des périodes froides pour atteindre 100% en janvier (r=0.94, ddl=5, p<0.01). Inversement les classes dont l'effectif est supérieur à 25 lombriciens sont le mieux représentées à la fin de l'été et en automne. Ces observations sont transposables à la figure 8 basée sur le même principe de classification mais appliqué cette fois-ci aux lombriciens retrouvés sous la forme macroscopique (r=-0.93, ddl=5, p<0.01 entre nombre de vers>1 et la date).

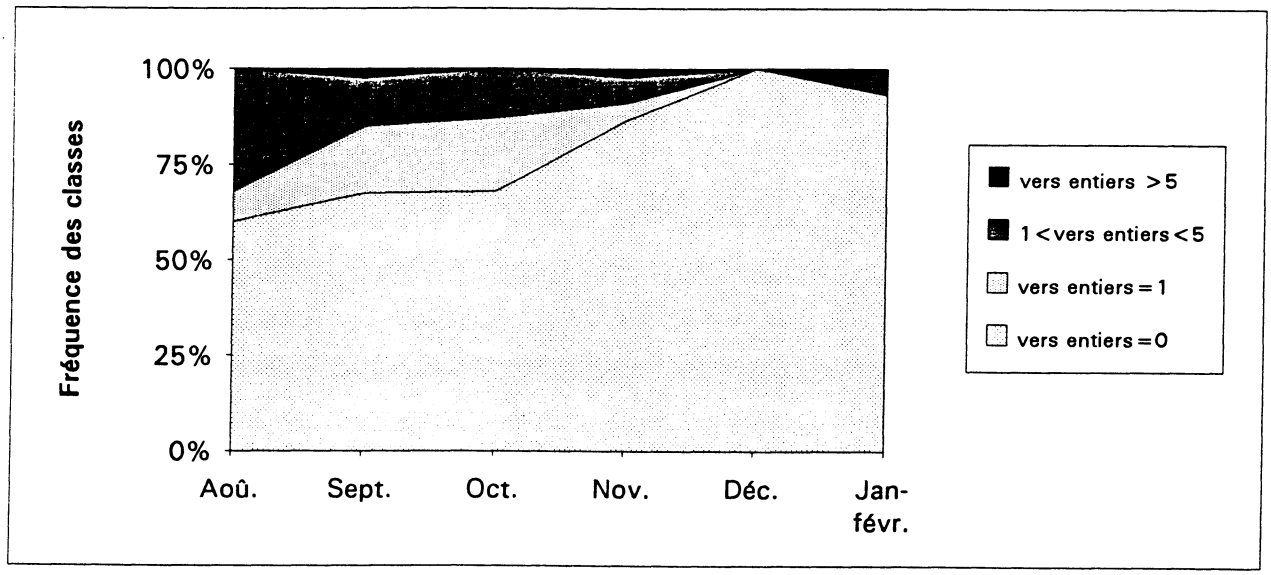


Figure 8. Fréquence des classes de "vers entiers".

3.7. Analyses factorielles des correspondances (AFC)

Les descripteurs et variables traités dans chaque AFC sont précisés en annexe 4.

Les figures 9 et 10 et leurs tableaux associés présentent la représentation sur le plan 1-2 des AFC réalisées à partir des 275 contenus regroupés dans un seul tableau de contingence. L'axe 1 de la figure 9 oppose les contenus provenant du Pas-de-Calais représentés par les classes "Vers entiers=1, 1<Vers entiers<5, Vers soies>5 et 0<Diptéres<5" aux contenus originaires de Seine-Maritime représentés par les classes "Vers entiers=0, Vers soies<1 et 1<Vers soies<5". La contribution des descripteurs Calvados et Maine et Loire n'apparaît pas sur le premier axe. Ce même axe discrimine également les contenus en fonction de la durée de la digestion post-mortem. Les contenus dont la digestion post-mortem est inférieure à 20 mn sont apparentés à la variable alimentaire "vers entiers >1" alors que ceux dont la durée est supérieure à 20 mn sont représentés par les estomacs ne contenant pas de vers entiers (ve0). Enfin, les contenus caractérisés par un important nombre de vers de terre entiers sont associés à la variable "10 h". Le second axe oppose les contenus avec des diptères (Diptères>5 et 1<Diptères<5) à ceux contenant un nombre de graines supérieur à 5 (Gr>5). La figure 10 présente l'AFC à partir des 275 contenus mais dont les descripteurs sont limités à l'Origine et aux Mois. Les classes "vers entiers>1, vers soies>5, graines >5 et diptères>0" qui représentent les contenus du Pas-de-Calais s'opposent à nouveau sur l'axe 1 à la classe "vers soies <1" liée aux contenus de Seine-Maritime. Lorsqu'on observe la répartition des mois sur le premier axe (même si leur contribution n'est pas significative) on peut retracer la succession exacte des mois, suivant un gradient de prédation lombricienne. Enfin sur le second axe, le mois d'août, représenté par les variables "vers entiers >1" et "Diptères >0", s'oppose au mois d'octobre caractérisé par des contenus riches en graines (graines>5).

La chronologie suggérée par l'AFC des 275 contenus (figure 10) est clairement individualisée lorsqu'on limite l'AFC au 180 contenus du Pas-de-Calais. Les figures 11 à 12 présentent les deux AFC retenues. Sur le premier plan (figure 12), les descripteurs août, septembre et octobre sont représentés par les classes "vers entiers=5 et >5, vers

soies=1,1<vers soies<5 et vers soies>5" alors que les mois d'hiver, novembre, décembre et janvier-février sont caractérisés par les classes "vers entiers = 0" et "vers soies<1". La suppression des variables descriptives non représentatives, telles l'âge et le sexe, permet de préciser le rôle des graines (figure 11). Le mois d'octobre est représenté par la classe "graines >5" alors que les contenus d'août et de décembre le sont respectivement par les classes "0<graine<5" et "graines=0".

3.8. Précision des résultats des AFC par le χ^2

Les descripteurs dont la contribution apparaît influencer la composition du régime sont ici présentés suivant leur importance décroissante :

3.8.1. Variation géographique

Le test non paramétrique du χ^2 (annexe 5) confirme les résultats de l'AFC. Les contenus des oiseaux originaires du Pas-de-Calais se distinguent des autres par l'importance des vers de terre présents sous leur forme macro ou microscopique. Les diptères sont également mieux représentés dans les contenus stomacaux du Pas-de-Calais que dans les contenus du Calvados. Par contre aucune différence de cet ordre n'est observée entre les contenus de Seine-Maritime et du Pas-de-Calais. Le nombre des "autres proies" ne permet pas de caractériser les contenus quelle que soit leur origine.

Enfin, les contenus de Seine-Maritime se différencient de ceux du Calvados par leur nombre de "vers soies" plus faible que celui du Calvados. Il n'apparaît aucune autre différence en ce qui concerne le reste des items consommés.

3.8.2. Rôle du prélèvement instantané

Le prélèvement instantané des contenus stomacaux aussitôt après la mort de l'oiseau multiplie par 1.7 le taux de présence des vers de terre (χ^2_1=5.5, p<0.01). La présence des vers de terre sous leur forme macroscopique dépend donc bien de la rapidité de prélèvement et de

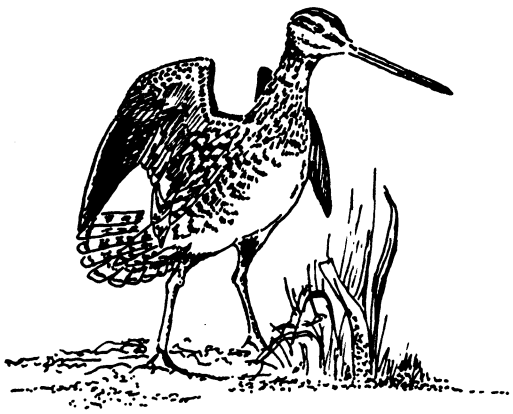
l'arrêt de la digestion. Les larves de diptères sont elles aussi mieux représentées dans les contenus dont la digestion est arrêtée instantanément (χ^2_1=5.1, p<0.05).

3.8.3. Variation diurne

Même si la Foc des vers de terre est optimale à l'aube et au crépuscule (figure 3) les contenus qui présentent quantitativement le plus de vers de terre entiers sont ceux prélevés sur des oiseaux tués avant 10h du matin (χ^2_2=11.2, p<0.05) L'activité alimentaire des bécassines est ensuite minimale en milieu de journée.

3.8.4. Variation saisonnière

La chronologie saisonnière qui caractérise les contenus en fonction de leur nombre de lombriciens (macro et microscopique) est également validée par les tests du χ^2 (annexe 5). Les contenus stomacaux des oiseaux prélevés en automne (août, septembre, octobre) présentent des vers de terre en nombre significativement plus élevé que ceux tués durant les mois de novembre, décembre, janvier et février. Aucune autre variation n'est observée au sujet de la consommation des autres proies hormis la consommation de graines. Celle-ci est maximum en octobre pour ensuite baisser et atteindre ses taux les plus faibles en décembre.



IV - DISCUSSION

4.1. Considérations méthodologiques

4.1.1 Effet de la digestion post-mortem

Tout comme dans les études précédentes (CUENDET, 1979 ; GRANVAL, 1988) le prélèvement instantané des endentères après la mort de l'oiseau est nécessaire. En limitant la digestion post-mortem à une durée inférieure à 20 mm, on augmente la fréquence d'observation des vers de terre de 70 % et celle des larves de diptères de 44 % et on arrive à déterminer les espèces lombriciennes comsommées.

4.1.2. Approche microscopique

Des soies lombriciennes sont retrouvées dans 89 % des contenus stomacaux étudiés. Elles sont la preuve de la consommation de vers de terre. De plus, l'absence stricte de gaines de gésiers dans les endentères des bécassines fait du dénombrement des soies la seule méthode, qui se réfère aux indices microscopiques, utilisable pour quantifier les lombriciens consommés par les oiseaux.

4.1.3. Approche macroscopique classique

L'identification taxonomique des lombriciens s'est révélée d'un triple intérêt dans l'étude du régime alimentaire :

- elle permet d'apprécier la part de la biomasse animale disponible et réellement consommée par les bécassines. Ainsi, il s'avère que le choix alimentaire de la Bécassine des marais repose sur deux espèces majoritaires de lombriciens. Les présomptions mythiques d'un oiseau consommant des lombriciens du genre *Lumbricus* (TUCK, 1972 ; REDDIG, 1981) doivent donc être modifiées en faveur des espèces *Eiseniella tetraedra* et *Allolobophora*

chlorotica. En fait, la consommation des espèces lombriciennes est le reflet de leur répartition dans les habitats fréquentés par l'oiseau.

Les proies retrouvées intactes ont permis de calculer un poids moyen par catégorie. La contribution pondérale et énergétique des vers de terre pour les oiseaux tués en zones d'eau douce permet de confirmer le rôle primordial des lombriciens dans leur alimentation. Extrêmement labiles (85% d'eau), les vers de terre sont assimilables rapidement et représentent un apport énergétique instantané. Au vu de leur nombre dans les estomacs ils apparaissent de plus relativement accessibles lorsque les conditions environnementales (température, humidité et photopériode) le permettent.

Enfin, l'identification permet d'apporter un degré de précision supplémentaire à la méthode sétale développée par BOUCHE & al. (1984). L'extrapolation antérieure à partir d'un nombre moyen de segments d'une population banale d'oligochètes est, dans notre cas, modifiée et adaptée à la moyenne du nombre de segments des deux espèces majoritaires.

4.1.4. Conjugaison des deux approches

La corrélation (concordance) temporelle entre la présence des formes macroscopiques de vers de terre (non digérées) et le nombre d'individus obtenu à partir du dénombrement des soies, fait de l'analyse microscopique une méthode complémentaire à l'étude macroscopique. En effet le dénombrement des soies permet d'outrepasser les biais dus à la digestion instantanée des vers de terre dans le gésier. L'utilisation conjointe des deux analyses permet une approche plus juste de la prédation des vers de terre par la Bécassine des marais.

4.2. Expression des données : démarche suivie

L'utilisation conjointe de méthodes descriptives des résultats (figures, tableaux), du traitement des données par AFC et de la confortation des résultats par les tests du χ^2 apporte des éléments complémentaires à l'étude du régime alimentaire. En effet, il apparaît instantanément que le nombre de lombriciens consommé n'est pas constant. L'AFC qui discrimine les variables descriptives permet d'écarter certaines hypothèses d'interprétation.

Ainsi le sexe et l'âge des oiseaux, qui ne contribuent pas, dans notre cas, à expliquer le régime peuvent être éliminés. Le sexe ratio des oiseaux étant équilibré (mâle = 46.9%, femelle = 45.4%, indéterminé = 7.6%) on peut penser que c'est le biais de l'échantillonnage envers les jeunes (78.9 %) qui inhibe le facteur âge, ou simplement qu'il n'y a pas de différence entre le régime des jeunes et des adultes. En reprenant le traitement sans ces variables, on montre que la contribution de la variable "Date" est significative. La consommation des lombriciens doit donc, dès lors, s'interpréter suivant les facteurs temps et origine géographique. Le test du χ^2 permet de confirmer des fluctuations significatives du nombre de vers de terre consommé en fonction de la saison et du lieu. Un raisonnement analogue limité à l'AFC des 180 contenus du Pas-de-Calais, permet de confirmer les résultats obtenus pour l'échantillon total. Le nombre de vers de terre est bien tributaire de la date. La durée de la digestion post-mortem sur le nombre de vers retrouvés est cependant sans effet sur le nombre de vers entiers retrouvés. Cela s'explique par un déséquilibre de l'échantillon en faveur du prélèvement instantané. Par ailleurs, l'AFC met en évidence le rôle des graines. Les graines sont représentées en quantités plus importantes en octobre, lorsque toutes les fructifications ont eu lieu. Cette subite augmentation apparaît lorsque les vers de terre se font déjà plus rares. Ce phénomène justifierait le fait de reconsidérer les graines, dans les études ultérieures, en tant qu'aliment et non plus comme de simples gastrolithes.

4.3. Apports Biologiques

Les fréquences d'occurrence de nos trois séries de contenus sont inférieures aux données de la littérature (annexe 6). Les proies animales (coléoptères, larves de diptères, crustacés et mollusques) sont effectivement moins bien représentées que dans les travaux antérieurs malgré des méthodes d'observation équivalentes. Toutefois, ces fréquences doivent être considérées comme une information statique du contenu stomacal. En effet, elles ne tiennent compte ni de la digestibilité ni de l'importance pondérale des proies. Ces variations peuvent, de plus, être imputables au comportement et au mode d'alimentation de la Bécassine déjà évoqués (opportuniste, généraliste), aux milieux fréquentés par l'oiseau et à la disponibilité des proies. Les indices d'alimentation journaliers montrent également que l'heure de prélèvement influence de manière significative le nombre de proies (vers de terre en l'occurrence) retrouvées dans les endentères. En dernier lieu, le dérangement durant la période de chasse peut modifier les cycles d'alimentation (GRANVAL, 1988) et donc la composition de l'ingestat.

La fréquence d'occurrence des plombs de chasse, pour les oiseaux du Pas-de-Calais, est supérieure aux chiffres donnés par PAIN (1990) (Foc = 7.6%, n = 38 ; soit une concentration de Pb = 3 µg/g de poids sec de foie). Ce phénomène pose le problème du saturnisme encouru par les oiseaux d'eau en général (PAIN, 1991). C'est d'autant plus préoccupant que ces oiseaux proviennent tous du même marais. L'utilisation des nouvelles cartouches non toxiques au bismuth (SELA LLORENTE, 1993) doit impérativement, et dans les délais les plus brefs, remplacer l'emploi des cartouches traditionnelles au plomb.

En ce qui concerne le rôle des lombriciens, l'utilisation dans le calcul des Fri du nombre de vers de terre estimé à partir du dénombrement des soies a apporté les renseignements attendus. Les bécassines tuées en milieu d'eau douce semblent se spécialiser sur les lombriciens qui composent alors la part essentielle de leur alimentation. Ainsi, lorsque les vers de terre sont disponibles en masse, la Bécassine en consomme en grand nombre avec une fréquence élevée (figures 7 et 8). Le régime moyen des oiseaux de Seine-Maritime est caractérisé par le rôle secondaire des vers de terre. Sur 38 contenus étudiés, 23 (soit 60%) s'avèrent, en effet, avoir été prélevés sur des oiseaux tués dans un marais saumâtre. Or, dans un tel milieu le

développement des lombriciens est rendu impossible par la salinité (KHALAF El-DUWEINEI & GHABBOUR, 1964 *in* LEE 1985). Ce dernier point permet également d'expliquer les fréquences maximales en mollusques gastéropodes et en crustacés retrouvés dans ces contenus.

La composition variable du régime, attribuable à la nature des remises et des sites d'alimentation diurnes des bécassines des marais, permet en plus de penser que le choix du milieu n'est pas seulement fonction de la biomasse lombricienne. En effet, GRISSER (1988) a montré que des facteurs autres qu'alimentaires, telles que la structure et la hauteur de la végétation, l'importance de la surface couverte en eau et la nature des sols, interviennent de manière déterminante dans le choix du milieu par les bécassines. Notre étude manque d'informations à ce propos. L'identification des paramètres environnementaux permettrait de préciser certains points supplémentaires de la biologie de la nutrition des oiseaux.

P J S OLNEY et G J THOMAS *in* CRAMP & SIMMONS (1983) ont identifié les mêmes genres lombriciens (*Eiseniella* et *Allolobophora*) dans des gésiers de Bécassines tuées en Grande-Bretagne (respectivement n = 45 et n = 67). Toutefois ils ne précisent ni l'espèce ni leur appartenance écologique. Or les deux espèces citées sont ripicoles et hydrophiles (LEE 1985 ; BOUCHE, 1972). Elles se développent dans les sols saturés d'eau voire même inondés. Leur présence dans les contenus stomacaux précise la position (en tant que prédateur) et l'habitat spécifique de la Bécassine parmi les géodrilophages . Dans ce système proie-prédateur l'eau joue un rôle capital. D'une part, elle détermine la nature de la biomasse lombricienne et d'autre part, elle permet à la Bécassine d'exploiter cette ressource.

Quel que soit le mode d'identification des vers de terre dans les endentères (individus entiers, fragments macroscopiques ou soies), nous avons montré que la consommation lombricienne diminue en fonction du temps. En se référant à la biologie des espèces lombriciennes on comprend mieux comment la consommation des vers de terre est régulée. La majorité des espèces lombriciennes présente une période estivale de diapause attribuable à l'assèchement du sol (diminution du potentiel hydrique) (LEE, 1985). La présence continue d'eau dans les zones humides, ne contraint pas les espèces hydrophiles à un tel phénomène (BOUCHE, com. pers.). Poïkilothermes leur développement ainsi que leur mobilité (au sens

contraire de léthargie) restent néanmoins sous le contrôle de la température. Ainsi, les températures optimales (moyenne : 10°C-15°C ; LEE, 1985) de la fin du mois d'août et du début de l'automne sont propices au développement de cette biomasse. Dès leur arrivée en août, les Bécassines semblent profiter de cette manne en consommant un maximum de vers de terre. La baisse du nombre de lombriciens consommés se justifie, par la suite, par la diminution progressive des températures au cours de l'hivernage (l'activité lombricienne suit une loi exponentielle qui est fonction de la température, du potentiel hydrique et de la photopériode; HEIDET & BOUCHE, 1991). Connaissant l'action des paramètres "Eau et Température" (rapport bibliographique) il serait intéressant de considérer l'activité lombricienne et réciproquement la prédation de la Bécassine en fonction de la durée du jour et de nuit. Ceci permettrait de modéliser avec précision la consommation de vers de terre par cet oiseau dans le temps.

4.4. Implications à la Gestion

L'observation objective de la "lombricodépendance" alimentaire de la Bécassine des marais en milieu d'eau douce et la spécificité de l'habitat permettent de concevoir des aménagements ayant pour but d'optimiser d'une part le développement de la biomasse lombricienne et d'autre part, de la mettre à disposition des oiseaux. Ainsi la biomasse lombricienne peut se gèrer en respectant les deux principes suivants :

- assurer des ressources en eau suffisantes aux espèces de vers de terre hydrophiles durant tout leur cycle et essentiellement durant la période estivale,

- veiller à la restitution de matière organique indispensable à l'alimentation des lombriciens. Les feux de chaumes ou de phragmites sont à proscrire : ils provoquent une perte directe de la biomasse végétale par calcination et limitent ainsi tout apport de matière organique fraîche. Le pâturage est bénéfique par l'apport d'excréments directement favorables aux lombriciens (GRANVAL, 1991 ; GRANVAL et al., 1993).

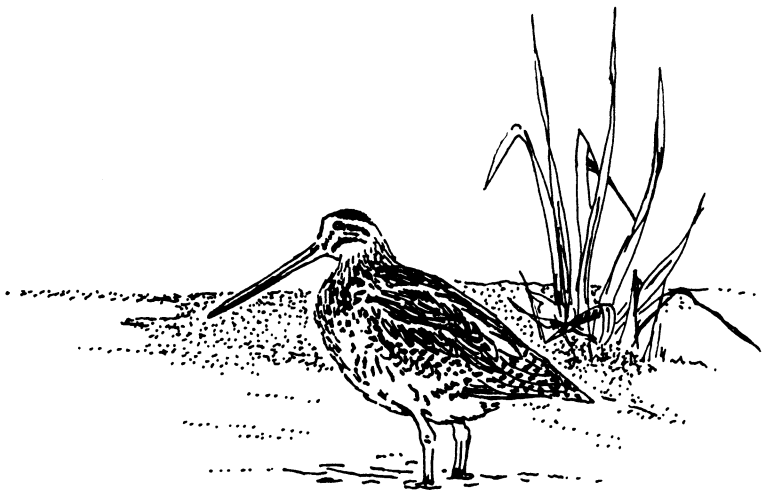
Parallèlement, l'aménagement du milieu en faveur de l'accueil des oiseaux et de l'exploitation des vers de terre passe par :

- l'ouverture du milieu par le pacage d'herbivores (ovins, bovins ou équins) ou directement par fauchage. La création de points de remises à végétation basse va favoriser "la pose" des oiseaux ,

- le contrôle de l'évolution (hauteur et épaisseur) de la strate herbacée par le pâturage extensif augmente également l'accessibilité à la surface du sol et donc aux vers de terre,

- l'abolition des passages répétés de rotavators ou de labours superficiels qui détruisent les réseaux de galéries lombriciens et limitent le développement des vers de terre (GRANVAL, 1991),

- le suivi des niveaux d'eau. La petite taille de la Bécassine ne lui permet pas d'exploiter les sites dont la colonne d'eau est supérieure à 10 cm (GRISSER, 1988). Un contrôle des hauteurs d'eau va permettre à la Bécassine non seulement de s'alimenter aux abords des flaques mais sur l'ensemble de la zone imergée. La saturation du sol en eau va également assurer sa bonne pénétrabilité et faciliter le sondage à la recherche des vers de terre et des autres proies.



V - CONCLUSION

La méthode d'analyse des contenus stomacaux par l'analyse sétale est facile à pratiquer et révèle la présence des lombriciens dans 89 % des estomacs de Bécassine des marais. Représentative de la dynamique de prédation des lombriciens dans l'espace et le temps, elle doit cependant nécessairement être conjuguée à l'approche macroscopique classique. Cette dernière permet, en effet, de préciser les espèces et donc la part de la biomasse lombricienne disponible, chose impossible à réaliser à partir de l'observation unique des soies.

L'approche quantitative des vers de terre dans le régime des oiseaux, bien que complétée par cette analyse microscopique, n'est pourtant pas évidente en raison des multiples biais de la digestion. Il est probable que le séjour des soies dans le gésier est beaucoup plus court que celui des autres éléments en raison de leur petite taille. Il serait intéressant par exemple, de comparer, à partir d'oiseaux élevés en captivité, la durée effective de transit alimentaire d'aliments de nature variée avec celui des soies. L'analyse des soies dans les fèces permettrait de connaître à la fois la durée réelle du transit alimentaire, la fraction des soies éliminée par les fèces et la part des soies qui résistent réellement à la digestion.

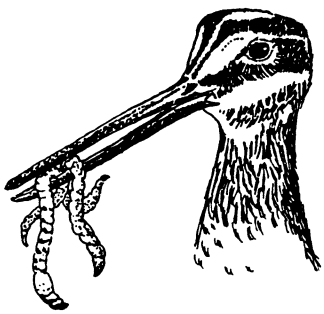
Les acquis sur la biologie de l'alimentation de la Bécassine des marais en hivernage peuvent se résumer par les points suivants :

- l'oiseau continue de s'alimenter durant la journée,
- l'habitat particulier de l'oiseau caractérise la nature des espèces de vers de terre consommées. Deux espèces hydrophiles sont majoritairement consommées. Il s'agit de *Eiseniella tetraedra* et *Allolobophora chlorotica.*
- la consommation des vers de terre est maximum en automne lorsque le développement des lombriciens est favorisé par un potentiel hydrique et des températures optimals,
- au cours de l'hivernage la consommation diminue progressivement en fonction de la température,

- bien qu'essentiels, les vers de terre sont pourtant substitués par d'autres proies lorsque ces derniers sont absents du milieu ou viennent à manquer. Ce présent travail tout comme l'étude de VEIGA (1984) montre une plus grande plasticité alimentaire de la Bécassine des marais comparativement à la Bécasse des bois (GRANVAL, 1988).

En plus de l'identification du rôle des paramètres écologiques dans l'alimentation, l'AFC a permis de hiérarchiser les facteurs suivant leur importance décroissante. Ainsi le lieu arrive en première position suivi de la durée de la digestion post-mortem (biais méthodologique), de l'heure de prélèvement et enfin de la saison. L'âge et le sexe sont sans effet.

En se référant aux points ci-dessus il serait intéressant d'étendre les observations à des oiseaux prélevés la nuit. Cela permettrait de se faire une idée objective de l'activité alimentaire des bécassines la nuit. En effet, il est possible que les bécassines, à la manière d'autres limicoles (EVANS, 1987), compensent la faible disponibilité des lombriciens ainsi que la courte durée du jour en hiver en augmentant leur champ d'activité alimentaire la nuit. L'équipement d'oiseaux avec des colliers émetteurs permettrait également de préciser la distribution et l'utilisation spatio-temporelle des habitats par les oiseaux en fonction des ressources disponibles. Enfin le problème du saturnisme amène à considérer l'ensemble des problèmes d'écotoxicologie auxquels les Bécassines sont exposées. En accumulant les résidus toxiques (pesticides, métaux lourds) les vers de terre, peuvent à cause de leur rôle alimentaire primordial représenter une source de contamination dangereuse pour leurs prédateurs (COOKE & al., 1992). Les mesures de gestion et de protection des Bécassines des marais, comme de tous les géodrilophages d'ailleurs, doivent donc, dès à présent, être formulées en tenant compte de l'environnement écotoxicologique de ces vertébrés.



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERTRAND H. 1954 - Les insectes aquatiques d'Europe. Vol. **I**, 1-556 ; Vol. **II**, 1-547.

BOUCHE M.B. 1972 - Lombriciens de France. Ecologie et systématique. I.N.R.A. Ann. Zool. Anim., n° sp **72**-2:1-671.

BOUCHE M.B. & GARDNER R.H.1984 - Earthworm functions (Fonctions des lombriciens). VII. Population estimation techniques. Rev. Ecol. Biol. Sol, **21**, 1:37-63.

BOUCHE M.B., FAYOLLE L. & RICHARD PH. 1984 -Mesure de l'importance des lombriciens dans le régime alimentaire de leurs prédateurs et en particulier de la Bécasse (*Scolopax rusticola* L.). Gib. Fau. Sauv., 1:57-71.

BOUCHE M.B., AUPETIT P. & PHILIPPE M.A. 1988 - Etude agroenvironnementale intégrée du Marais Poitevin. Doc. pédozool., **1**, 3:1-126.

BRADBURY K. 1977 - The identification of earthworms in mammalian scats. J. Zool. London, 183:553-555.

CUENDET G. 1979 - Etude du comportement alimentaire de la Mouette rieuse (*Larius ridibunbus* L.) et son influence sur les peuplements lombriciens. Thèse de doctorat, Conservation de la nature, Section protection de la faune et des sites du Canton de Vaud, Suisse, 1-111.

CUENDET G. 1985 - Perte de poids des lombriciens durant leur conservation dans une solution de formaldéhyde et équivalents énergétiques. Rev. Suisse Zool., **92**-4:795-801.

CONSTANT P., BONNET P. & EYBERT M.C. 1988 - Importance des zones humides de la dépression briéronne pour l'avifaune aquatique (Loire Atlantique, France) II - Hivernage et période prénuptiale. Bull. Ecol. **19**-1:13-22.

COOKE A.S., GREIG-SMITH P.W. & JONES S.A. 1992 - Consequences for vertebrate wildlife of toxic residues in earthworm prey. *In*. GREIG-SMITH P.W., BECKER H., EDWARDS P.J. & HEIMBACH F. (eds.) "Ecotoxicology of earthworms", Intercept, United Kingdom, 139-155.

CRAMP S. & SIMMONS K.E.L. 1983 - Handbook of the birds of Europe, the middle East and North Africa. Vol. **III**. Oxford : Oxford University Press, 1-973.

DEVORT M. 1986 - Les bécassines et leur chasse. Edition de l'Orée, Bordeaux, 1-366.

EVANS A. 1987 - Relative avaibility of the prey of wading birds by day and by nigth. Mar. Ecol. Prog. Ser., 37:103-107.

GALBRAITH H. 1989 - The diet of the Lapwing *Vanellus vanellus* chicks on Scottish farmland. Ibis, 131:81-84.

GEROUDET P. 1983 - Limicoles, Gangas et Pigeons d'Europe. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 1-254.

GRANT J.D. 1983 - The activities of earthworms and the fates of seeds. *In* SATCHELL J.E. (ed) "Earthworm ecology : From Darwin to vermiculture". Chapman & Hall, London, 107-122.

GRANVAL P. 1988 - Approche écologique de la gestion de l'espace rural : des besoins de la Bécasse (*Scolopax rusticola* L.) à la qualité des milieux. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, 1-179.

GRANVAL P. 1991 - Pour une optimisation de l'utilisation agro-cynégétique dans les terres agricoles et forestières (vers une prise en compte intégrée des lombriciens dans l'économie rurale). Rapport ONC, 1-70.

GRANVAL P., ALIAGA R. & SOTO P. 1993 - Effet des pratiques agricoles sur les lombriciens (Lumbricidae), les bécassines (Gallinago gallinago) et la valeur pastorale du milieu dans les marais de la Dives (Calvados). Gib. Fau. Sauv., 10:59-73.

GREEN R.E. & TYLER G.A. 1989 - Determination of the diet of the stone curlew (*Burhinus oedicnemus*) by faecal analysis. J. Zool. Lond., 217:311-320.

GRISSER P. 1988 - Utilisation du milieu par la Bécassine des marais en période internuptiale. *In.* HAVET P. & HIRONS G." Troisième symposium européen sur la Bécasse et la Bécassine", Paris, 20-22.

GRISSER P. & TROLLIET B. 1986 - Le prélèvement cynégétique de bécassines en France, Saison 1983-84. Bull. Mens. ONC, 108:71-74.

GLUTZ VON BLOTZHEIM U.N., BAUER K.M. & BEZZEL E. 1977 - Handbuch der Vôgel Mitteleuropas. Band 7. Akademische Verlagsgesellschaft Wiesbaden, 1-1270.

HEIDET J.C. & BOUCHE M.B. 1991 - 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). *In* VEERRESH G.K., RAJAGOPAL D. & VIRAKTAMATH C.A. (Eds) "Advances in management and conservation of soil fauna". Oxford & IBH publ., New Delhi, 643-655.

HEMERY G. & NICOLAU-GUILLAUMET P. 1979 - Voies de pénétration et répartition géographiques des Bécassines des marais (*Gallinago gallinago*) migratrices et hivernantes en France. Bull. mens. Off. Nation. Chasse, n° Sp. Scien. Tech. 43-69

HENRY C. 1983 - Intérêt de la notion de structure dans l'étude des régimes alimentaires. Bull. Soc. Franç. Zool., **108** 3:365-369.

HENRY C. & LAMBERT A. 1988 - Prédation exercée par le Blaireau eurasien dans différents milieux de plaine. Université d'Orléans, Ministère de l'Environnement, Convention de recherche n°86 124.

HYSLOP E.J. 1980 - Stomach contents analysis - a review of methodes and their application. J. Fisch. Biol. 17:411-429.

KRUUK H. & PARISH T. 1981 - Feeding specializiation of the european Badger *Meles meles* in Scotland. J. Amin. Ecol., 50:773-788.

LEE K.E. 1985 - Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. Academic press London, 1-411.

LEFEUVRE J.C. 1990 - La troisième conférence internationale sur les zones humides d'intecol Renne, 1988. Bull. Ecol. **21**, 3:3-4.

MACAN T.T. 1959 - A guide to freshwater invertebrate animals. Longmans, London, 1-118.

OLIVIER G.N. 1992 - Rapport technique sur l'eau, l'importance de la conservation des zones humides marécageuses d'Europe occidentale, Les aménagements techniques favorisant les étapes migratoire entre les lieux de nidification et d'hivernage pour la Bécassine des marais et la Bécassine sourde. C.I.C.B.,1-47.

PAIN D. 1990 - Lead shot ingestion by waterbirds in the Camargue, France : an investigation of levels and interspecific differences. Env. Poll., 66:273-285.

PAIN D. 1991 - L'intoxication saturnine de l'avifaune : une synthèse des travaux français. Gib. Fau. Sauv., 8:79-92.

PETERSON A. 1960 - Larvae of insects. An introduction to Neartic species. Edwards Brothers, Michigan, 1-416.

RICHARD D.G. 1987 - Comparative winter feeding ecology of Lapwings *Vanellus vanellus* and Golden Plovres *Pluvialis apricaria* on cereals and grasslands in the Lower Derwent Vallay, North Yorkshire. Bird Study, 34:244-250.

REDDIG E. 1981 - Die Bekassine. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg, Lutherstadt.

SELA LLORENTE 1993 - Les cartouches sans plomb au banc d'essai. Connaissance Chasse, Sept.:32-38.

SENNER S.E. & MICKELSON P. 1979 - Fall foods of Common Snipe on the Copper River Alaska. Canad. Fiedl. Nat., **93**, 2:171-172.

SWIFT J.A. 1979 - The wintering ecology of Common Snipe *Capella gallinago* at Sevenoaks. Verh. Orn. Ges. Bayern, 23:203-216.

TUCK L.M. 1972 - The Snipes : a study of the genus *Capella*. Canadian Wildlife Service Monograph Series no 5, Ottawa, 1-429.

VEIGA J. 1984 - Régime alimentaire de la Bécassine des marais (*Gallinago gallinago*) dans le bassin d'Arcachon (Gironde). Gib. Fau. Sauv., 2:5-43.

VEIGA J. 1986 - Estimation dess besoins alimentaires de la Bécassine de marais (Gallinago gallinago) par l'étude des bilans énergétiques. Gib. Fau. Sauv., 3:423-239.

ANNEXES

Annexe 1. Données utilisées pour calculer l'importance énergétique des catégories de proies d'après VEIGA (1986) et GRANVAL (1988).

	Poids frais (mg)	% MS*	Kilo joules/g MS
Oligochètes	62		
Sangsues	105	15	20
Diptères	36		
Crustacés	25		15,9
Mollusques	23	25	13
Coléoptères et autres proies	27,5		17,5

* matière sèche

Annexe 2. Variation du poids frais des lombriciens retrouvés dans les contenus.

Espèce	n	%	Poids moyen obtenu (mg)	Poids moyen (mg) (BOUCHE, 1972)	Ecart de poids (mg)
E. tetraedra	37	40,2	60,8	85-150	56
A. chlorotica	32	34,7	93	500-700	507

Annexe 3. Espèces lombriciennes identifiées

Catégorie écologique	Espèce	Pas de Calais n=180	Calvados n=53	Seine Maritime n=36
Epi-endogé hydrophile	*Allolobophora chlorotica chlorotica typica*	28	3	1
Hydrophile	*Eiseniella tetraedra*	29		
	Eiseniella tetraedra tetraedra	4		
	Eiseniella tetraedra tetraedra typica	2	1	1
Anécique	*Nicodrilus sp.*	2		
Endogé	*Lumbricus sp.*	1		
	Lumbricus rubellus	1		
	Dendrodrilus subrubicunda subrubicunda typica	2		
	Indéterminé	21		2

Le chiffre dans les colonnes correspond au nombre de vers identifiés

Annexe 4. Classes des descripteurs et des taxons retenus pour les différentes AFC.

Classes des taxons	Abréviation	Effectifs Totaux n=275	Effectifs Pas de Calais	Variables retenus Pas de Calais AFC 3	Variables retenus Pas de Calais AFC 4	Variables retenus Total AFC 1	Variables retenus Total AFC 2
Grit = 0	Gt0	20	7	x	x	x	
0<Grit<5	Gt5	70	46	x	x	x	
Grit>5	Gt>5	185	127	x	x	x	
Plomb = 0	Pb0	242	151	x		x	
Plomb<5	Pb5	30	17	x		x	
Plomb>5	Pb>5	3	12	x		x	
Graines = 0	Gr0	44	24	x		x	x
0<graines<5	Gr5	122	74	x		x	x
Graines>5	Gr>5	109	82	x		x	x
Vers soies = 1	Vs1	53	14	x	x	x	x
1<Vers soies<5	Vs5	49	23	x	x	x	x
Vers soies >5	Vs>5	156	157	x		x	x
5<Vers soies<25	Vs25	104	87		x		
25<Vers soies<50	Vs50	52	42				
Vers soies>25	Vs>25	69	56		x		
Vers soies>50	Vs>50	17	14	x			
Vers entiers = 0	Ve0	223	135	x	x	x	x
Vers entiers = 1	Ve1	26	20	x	x	x	x
Vers entiers>1	Ve>1	52	45				x
1<Vers entiers<5	Ve5	24	23	x	x	x	
Vers entiers>5	Ve>5	2	2	x	x	x	
Diptères = 0	Dip0	224	138	x	x	x	x
Diptères>0	Dip>0	51	42		x		
Diptères <5	Dip5	24	38	x		x	
Diptères>5	Dip>5	27	4	x		x	x
Sangsues = 0	Sg0	268	173	x		x	
Sangsues>0	Sg>0	7	7	x		x	
Crustacés = 0	Cuo	271	177	x		x	
Crustacés>0	Cu>0	4	3	x		x	
Mollusques = 0	Mo0	271	178	x		x	
Mollusques>0	Mo>0	4	2	x		x	
Arachnides = 0	Ar0	271	176	x		x	
Arachnides>0	Ar>0	4	4	x		x	
Syrphidés = 0	Sy0	274	179	x		x	
Syrphidés>0	Sy>0	1	1	x		x	
Coléoptères = 0	Co0	267	176	x		x	
Coléoptères>0	Co>0	8	4	x		x	
Autres proies = 0	Ap0	249	162		x		x
Autres proies>0	Ap>0	26	18		x		x

Classes des descripteurs	Abréviation	Effectifs Totaux n=275	Effectifs Pas de Calais	Variables retenus Pas de Calais AFC3	Variables retenus Pas de Calais AFC 4	Variables retenus Total AFC 1	Variables retenus Total AFC 2
Pas de Calais	Pc	180	180			x	x
Seine et Marne	Sm	36				x	x
Calvados	Cv	53				x	x
Maine et Loire	Ml	6				x	x
Août	Août	30	25	x	x	x	x
Septembre	Sept.	51	40	x	x	x	x
Octobre	Oct.	65	47	x	x	x	x
Novembre	Nov.	84	45	x	x	x	x
Décembre	Déc.	20	8	x	x	x	x
Janvier et Février	Ja-Fe	25	15	x	x	x	x
Mâle	Mâ	129	90	x		x	
Femelle	Fe	125	79	x		x	
Sexe indéterminé	Si	21	11	x		x	
Jeune	Je	217	160	x		x	
Adulte	Ad	29	20	x		x	
Age indéterminé	Ai	29	0	x		x	
Digestion post-mortem < 5mn.	Dpm<5	120	106	x	x	x	
5< Digestion post-mortem <20	Dpm<20	64	57	x	x	x	
Digestion post-mortem >20mn.	Dpm>20	91	17	x	x	x	
8 heure	8h	15	7	x	x	x	
10 heure	10h	37	33	x	x	x	
12 heure	12h	104	69	x	x	x	
14 heure	14h	53	40	x	x	x	
16 heure	16h	43	28	x	x	x	
18 heure	18h	23	3	x	x	x	

Annexe 5. Comparaison du régime alimentaire suivant la saison et le lieu.

	Vers soies = 1	1 < Vers soies < 5	Vers soies > 5	Vers entiers = 0	Vers entiers = 1	1 < Vers entiers < 5	Autres proies = 0	Autres proies > 0
Automne (08/09/10)	1	9	102	74	18	19	102	10
Hiver (11/12/01/02)	13	14	41	61	2	4	60	8
X^2	$X^2 = 28.33$; ddl = 2 p<0.001 ★★★			$X^2 = 13.80$; ddl = 2 p<0.01 ★★			$X^2 = 0.38$; ddl = 1 NS ; p = 0.53	

	Diptères = 0	Diptères = 1	Diptères > 1
Automne (08/09/10)	87	14	11
Hiver (11/12/01/02)	51	8	9
X^2	$X^2 = 0.50$; ddl = 2 NS ; p = 0.778		

	Graines = 0	0 < Graines < 5	Graines > 5
Août	4	14	7
Octobre	4	14	29
Novembre	2	4	2
X^2	$X^2 = 9.72$; ddl = 4 p<0.05 ★		

	Vers soies = 1	Vers soies > 5	Vers entiers = 0	Vers entiers > 0	Diptères = 0	Diptères > 0	Autres proies = 0	Autres proies > 0
Pas de calais	14	166	135	45	138	42	162	18
Seine Maritime	25	11	35	1	29	7	31	5
X^2	$X^2 = 77.11$; ddl = 1 p<0.01 ★★		$X^2 = 8.84$; ddl = 1 p<0.01 ★★		$X^2 = 0.26$; ddl = 1 NS ; p = 0.61		$X^2 = 0.48$; ddl = 1 NS ; p = 0.48	

	Graines = 0	Graines < 5	Graines > 5
Pas de calais	24	74	82
Seine Maritime	10	20	6
X^2	$X^2 = 11.56$; ddl = 2 p<0.01★★		

	Vers soies = 1	Vers soies > 5	Vers entiers = 0	Vers entiers > 0	Diptères = 0	Diptères > 0	Autres proies = 0	Autres proies > 0
Pas de calais	14	166	135	45	138	42	162	18
Calvados	13	40	47	6	51	2	50	3
X^2	$X^2 = 11.20$; ddl = 1 p<0.01★★		$X^2 = 4.48$; ddl = 1 p<0.01★★		$X^2 = 10.14$; ddl = 1 p<0.01★★		$X^2 = 0.94$; ddl = 1 NS ; p = 0.33	

	Graines = 0	Graines < 5	Graines > 5
Pas de calais	24	74	82
Calvados	8	25	20
X^2	$X^2 = 11.56$; ddl = 2 p<0.01 ★★		

	Graines = 0	Graines < 5	Graines > 5
Seine Maritime	10	20	6
Calvados	8	25	20
X^2	$X^2 = 5.26$; ddl = 2 NS ; p = 0.072		

	Vers soies = 1	Vers soies > 5	Vers entiers = 0	Vers entiers > 0	Diptères = 0	Diptères > 0	Autres proies = 0	Autres proies > 0
Seine et Marne	25	11	35	1	29	7	31	5
Calvados	13	40	47	6	51	2	50	3
X^2	$X^2 = 17.68$; ddl = 1 P<0.001★★★		$X^2 = 2.17$; ddl = 1 NS ; P = 0.14		$X^2 = 5.79$; ddl = 1 P<0.05★		$X^2 = 1.77$; ddl = 1 NS ; P = 0.18	

NS : non significatif
★ : significatif au seuil de 5 %
★★ : significatif au seuil de1 %
★★★ : significatif au seuil de 0.1%

Annexe 6. Fréquence d'occurrence (%) des catégories d'aliment retrouvées dans les contenus de Bécassine des marais, toutes études réunies.

Auteur	Présent travail			VEIGA, 1984	TUCK, 1972*			REDDIG,1981	GLUTZ FON BLOTZHEIM, 1977	CRAMPS & SIMMONS, 1983	SWIFT, 1979	SENNER & MICKELSON, 1979*		
Origine	Pas-de-Calais	Seine-Maritime	Calvados	Arcachon	Amérique de Nord			Russie			Grande bretagne Sevenoaks	Alaska		
					Newfoudland		Ontario							
Milieux	Marécage	Variable	Prairies	Marais maritime	Marécage			?						
	n=180	n=36	n=53	n=148	n=62	n=78	n=82	n=60	Général	Général	n=183	n=8	n=4	n=7
<u>Eléments minéraux</u>														
- grit	96.1	86.8	84.9	80	100	100	100					100	75	71.4
- plomb	16.1	2.6	1.8	12										
<u>Elément végétaux</u>														
- graines	87.2	68.4	84.9	78	100	92.3	82.9		X	X		87.5	75	85.7
- fragments	11.1	10.5	15.1	58	100	100	100	X	régulier	X		87.5	75	100
<u>Proies animales</u>														
- coléoptères	2.2	7.8	1.8	16	33.9	35.9	43.9	X	15 à 80	X	21	50	75	14.3
- diptéres	23.5	15.7	3.7	14	77.4	74.4	52.2	X	8 à 75	X	37	75	100	85.7
- planipennes		2.6												
- syrphidés		2.6	1.8											
- myriapodes				0.7										
- odonates					17.9	17.1								
- hémyptères					10.3	9.8		X						
- lépidotères						4.9		X						
- éphéméroptères						7.3								
- autres insectes					24.2	26.9	14.6	33	59 à 80		35			14.3
- arachnides	1.6												25	
- mollusques	1.1	5.2	1.8		29	23.1	52.4	X	X	X		12.5		
- annélides														
achétes	3.8									X				
oligochétes	45	5.2	9.4			33.9	11.5	X	X	X**	54	12.5		
soies	100	44.7	94.3								X			
polychètes				52				X	X	X				
- vertébrés				2.1 (alevins)						X (Rana sp.)				

* Bécassine américaine

***Lumbricus*
Eiseniella
Allolobophora