



HAL
open science

Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit: modélisation spatio-temporelle

J. Y. Pirot, D. Chessel, A. Tamisier

► To cite this version:

J. Y. Pirot, D. Chessel, A. Tamisier. Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit: modélisation spatio-temporelle. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1984, 39 (2), pp.167-192. <hal-03529401>

HAL Id: hal-03529401

<https://hal.science/hal-03529401v1>

Submitted on 17 Jan 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

EXPLOITATION ALIMENTAIRE
DES ZONES HUMIDES DE CAMARGUE
PAR CINQ ESPECES DE CANARDS DE SURFACE
EN HIVERNAGE ET EN TRANSIT :
MODELISATION SPATIO-TEMPORELLE

J.Y. PIROT *, D. CHESSEL ** et A. TAMISIER *

Pour avoir fait l'objet d'études ponctuelles nombreuses, les régimes alimentaires de canards de surface (*Anatinae*) sont généralement bien connus (Cramp et Simmons, 1977 ; Palmer, 1976) ; les études intégrant une communauté plurispécifique sont toutefois assez rares (Molodovski, 1971 ; Rollo et Bollen, 1969 ; Sterbetz, 1968 ; Sugden, 1973 ; Thomas, 1982) et enfin très peu d'auteurs (Burgess, 1970 ; Olney, 1963) se sont attachés à relier les régimes alimentaires hivernaux à la nature des terrains où s'effectue la recherche de nourriture.

Ce manque surprenant d'informations spatiales tient au fait que l'activité alimentaire des canards est difficile à observer : en partie diurne durant la reproduction (Afton, 1979 ; Miller, 1976 ; Titman, 1981) ainsi qu'aux périodes de transits migratoires (Dubois, 1980), c'est-à-dire lorsque des besoins énergétiques élevés coïncident avec un éclaircissement diurne important, l'alimentation devient presque essentiellement nocturne sur les zones d'hivernage (Campredon, 1981 et 1982 ; Tamisier, 1979 ; Titman, 1982). En surplus, cette alimentation nocturne prend place sur des localités (gagnages) toujours différentes de celles utilisées le jour (remises), vers lesquelles les oiseaux se dispersent aux heures crépusculaires (Campredon, *op. cit.* ; Miller, *in prep* ; Tamisier, 1966) ; ils y capturent des proies (graines, invertébrés) qui sont largement ubiquistes et qui, par conséquent, fournissent des résultats difficiles à interpréter.

Ces difficultés expliquent en partie nos lacunes concernant l'appréciation de l'habitat alimentaire des canards hivernants alors qu'une connaissance solide dans ce domaine est au contraire indispensable à la gestion équilibrée des populations et des milieux. Deux méthodes ont été développées pour aboutir à cet objectif : tout d'abord une méthode (directe) qui consiste en comptages nocturnes d'oiseaux sur quadrats représentatifs des divers milieux disponibles, l'évaluation des densités étant rendue possible par l'emploi d'un intensificateur de lumière (Pirot, 1982) ; la seconde, envisagée ici, est plus théorique et juxta-

* Centre d'Ecologie de Camargue, Le Sambuc, 13200 Arles.

** Laboratoire de Biométrie, LA 243, Université de Lyon I, 69622 Villeurbanne Cedex.

pose, en laboratoire, le régime alimentaire de l'oiseau et les proies offertes sur les milieux.

Nous détaillons donc ici une méthode simple et originale permettant de connaître la nature des habitats exploités de nuit par 3 espèces de canards granivores, le Colvert (*Anas platyrhynchos*), le Pilet (*A. acuta*), la Sarcelle d'hiver (*A. c. crecca*) et 2 espèces zoophages, la Sarcelle d'été (*A. querquedula*) et le Souchet (*A. clypeata*) qui exploitent de manière traditionnelle une grande zone humide méditerranéenne, la Camargue (Atkinson-Willes, 1974 ; Hemery *et al.*, 1978).

L'analyse des biomasses de nourriture fournira tout d'abord une typologie de l'espace alimentaire utilisable par les canards d'août à mars, ainsi qu'une classification des proies selon leurs aptitudes à décrire les milieux dans lesquels les oiseaux peuvent les prélever. Jointes à ces informations, les proies identifiées au niveau des tubes digestifs indiqueront la nature des gagnages sur lesquels se répartit le peuplement, puis le fonctionnement nocturne de la communauté.

Notre méthode néglige néanmoins la préférence des individus pour une proie donnée, car elle suppose implicitement que les canards visitant un marais s'y alimentent des proies les plus abondantes ; signalons également que seules les proies végétales servent d'indices à la détermination des gagnages, les proies animales étant jugées beaucoup trop ubiquistes. On reviendra dans la discussion sur cet aspect important du problème.

MATERIEL

A. — Inventaire des proies ingérées

Les contenus stomacaux (n = 926) proviennent d'oiseaux capturés par les chasseurs locaux d'août à février/mars sur un nombre élevé (n = 21) de localités couvrant une surface échantillonnée supérieure à 15 000 ha de marais qui tient compte de la plupart des milieux caractéristiques du delta. La collecte est répartie sur deux périodes (hivers 1964-1966 et 1979-1981, avec respectivement 680 et 246 individus) et l'analyse est faite globalement, c'est-à-dire en intégrant des situations climatiques différentes au plan des températures et de la pluviométrie ; cette dernière intervenant à la fois sur la diversité, la taille des surfaces exploitables et la durée de leur disponibilité, les phénomènes décrits devront être tenus pour des phénomènes moyens. Le cas particulier d'oiseaux capturés durant une vague de froid sera toutefois envisagé.

Le dépouillement du matériel (Campredon *et al.*, 1982) est fait en distinguant le contenu du jabot de celui du gésier. Le matériel relatif à la Sarcelle d'hiver, analysé précédemment (Tamisier, 1971 a), ne fait ici l'objet que d'un retraitement.

B — Inventaire des proies disponibles.

Deux campagnes de carottages (Ponce, 1981 ; Tamisier, 1971 b) fournissent des indications équivalentes sur les quantités de proies offertes aux canards de surface non-herbivores. Elles permettent d'établir une typologie générale des terrains d'alimentation qui favorise d'abord une description naturaliste som-

naire (Blondel, 1975 ; Britton et Podlejski, 1981 ; Heurteaux, 1970, seront consultés pour plus de détails), puis une analyse quantitative.

Les informations requises ici sont résumées dans le Tableau I ; les valeurs relatives aux biomasses et aux densités de proies animales représentent des quantités moyennes observables sur le terrain de septembre à mars qui tiennent compte partiellement de la forte variabilité temporelle des ressources (Neely, 1956 ; Prevost *et al.*, 1978 ; Schearer *et al.*, 1969). La longueur des submersions (disponibilité) et la salinité hivernale sont issues de Pirot (*op. cit.*). On définit 7 types de milieux qui illustrent la diversité des possibilités alimentaires offertes aux canards ; ils peuvent investir des milieux doux, saumâtres, ou salés (Marais à Herbiers, Salicorniaies saumâtres, Salins), à submersion temporaire (Zones à Cypéracées, Salicorniaies) ou permanente (Salins), et définis comme naturels, industriels ou agricoles. La salinité jouant un rôle prépondérant sur la productivité végétale (Palmisano, 1971), elle influe également sur la masse des ressources (Ponce, *op. cit.*) : une salinité inférieure à 5,0 g/l induit une diversité et des biomasses élevées, qui décroissent à mesure que la salinité augmente. Cette remarque est aussi valable pour l'abondance des Insectes, précisément en ce qui concerne leur forme larvaire. A l'opposé, les peuplements de Mollusques satisfont à une nette relation inverse, due aux fortes densités d'*Hydrobia* sp. relevées lorsque la salinité dépasse 15,0 g/l. On gardera présent à l'esprit cette dualité liant la salinité à l'abondance variable de ces deux catégories de proies. Pour sa part, la durée d'inondation agit sur la nature qualitative des ressources en favorisant les plantes aquatiques immergées.

Les carottages permettent aussi une analyse quantitative de la répartition des espèces végétales ; elle sera faite en utilisant les résultats provenant de Tamisier (1971 b) qui rassemblent, pour des raisons de matériel (tube de petit diamètre, 5 cm) et de méthode (grand nombre de prélèvements) une diversité végétale très importante ; ils donnent une typologie plus précise et on dispose, pour les 7 milieux retenus, de 10 listes de proies (référence Tab. I, colonne 2) qui autorisent la création de sous-milieux dans le cas des habitats à fortes ressources. Le traitement mathématique qui va suivre porte donc sur un nombre accru de valeurs, tant sur les proies que sur les milieux.

METHODES

L'examen objectif des données relatives aux ressources est un préalable indispensable ; il s'agit d'attribuer à chaque espèce végétale-proie une valeur indicatrice renseignant sur le milieu dans lequel les canards peuvent la rencontrer. On décrira ensuite la procédure automatique qui permet de connaître le lieu d'alimentation d'un oiseau dont on examine le tube digestif.

A. — *Analyse quantitative des ressources végétales*

L'analyse est faite par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) en utilisant les remarques de Chessel et Debouzie (1983) et de Chessel *et al.* (1982). Les espèces végétales ne figurant pas dans les prélèvements, mais connues pour être ingérées par les canards, sont introduites sans biomasse dans les calculs en les associant (cf. bas de la page 171) à des espèces présentant des similitudes simples (Molinier et Tallon, 1970).

TABLEAU I

Typologie descriptive des terrains d'alimentation camarguais exploitables
par les canards de surface.

N°	MILIEUX TYPES	CORRESPONDANCE TAMISIER (1971b).	DISPONIBILITE	SALINITE (g/l)	BIOMASSES DE GRAINES (g/m ²)	MOLLUSQUES (n/m ²)		INSECTES (n/m ²)	
						CAT. 1	CAT. 2	LARVES	ADULTES
I	Milieux cultivés (échantillon 1)	Rizières 67-68, 34 p.-8 loc. (Tab. 2, p. 374)	octobre à janvier	-	13,0 à 22,0	3100	-	900 (a) 150 (b)	-
II	Milieux cultivés (échantillon 2)	Rizières 68-69, 53 p.-11 loc. (Tab. 2, p. 374)							
III	Marais Saumâtres	Marais saumâtres, 21 p.-7 loc. (Tab. 3, p. 375)	octobre à mai	15,0 (±5,0) min. 4,5 max. 20,0	1,3 à 5,3	-	25000	30 (a) 40 (b)	160
IV	Zones à Cypéracées (échantillon 1)	Marais à Scirpes et <i>Eleocharis</i> sp. piétinés, 37 p.-10 loc. (Tab. 3, p. 375)	octobre à mai	3,0 (±1,2) min. 1,8 max. 5,0	4,5 à 14,3	-	270	780 (a) 360 (b)	430
V	Zones à Cypéracées (échantillon 2)	Marais à Scirpes et <i>Eleocharis</i> sp. non piétinés, 11 p.-4 loc. (Tab. 3, p. 375)			13,4 à 28,1	-	320	1650(a) 370 (b)	300
VI	Marais à Herbiers (échantillon 1)	Herbiers à Potamots, 84 p.-23 loc. (Tab. 4, p. 376)	juillet à mai	1,8 (±0,4) min. 1,0 max. 2,2	8,1 à 46,8	570	-	2260(a) 730 (b)	570
VII	Marais à Herbiers (échantillon 2)	Herbiers à Characées, 16 p.-4 loc. (Tab. 4, p. 376)							
VIII	Salicorniales faible- ment saumâtres	Sansouïre, 53 p.-15 loc. (Tab. 5, p. 377)	octobre à janvier	2,2 (±0,2) min. 1,0 max. 3,0	4,4 à 9,1	-	-	940 (a) 700 (b)	-
IX	Salicorniales sau- mâtres	Suaedo-Kochietum hirsutae, sans les Fourneaux, 121 p.-36 loc. (Tab. 5, p. 377)	octobre à février	7,0 (±2,0) min. 5,0 max. 17,0	1,9 à 4,1	-	1310	170 (a) 40 (b)	100
X	Salines	Salines, 32 p.-9 loc. (Tab. 5, p. 377)	octobre à mars	23,0 (±4,0) min. 18,0 max. 30,0	4,0 à 5,0	-	25000	1700 (a)	-

Mollusques : catégorie 1, *Planorbis* sp., *Physa* sp., *Limnea* sp.
catégorie 2, *Hydrobia* sp. uniquement.

Insectes : larves a- Chironomides uniquement ; larves b- Diptères, Odonates, Coléoptères.
adultes : Diptères, Odonates, Coléoptères, Hémiptères.

L'AFC porte sur 40 espèces (Tab. II) et sur leurs valeurs de biomasse dans 10 milieux. La variation caractéristique des corrélations canoniques ($q_1 = 0,79$, $q_2 = 0,63$, $q_3 = 0,38$, $q_4 = 0,33, \dots$) indique que l'essentiel de l'information est concentré sur le Plan F1 \times F2. Les contributions absolues (analyse d'inertie) isolent les milieux et les espèces construisant chaque axe ; F1 identifie les milieux cultivés (I et II) et 4 espèces

TABLEAU II

Liste des espèces végétales soumises (après changement d'échelle, conversion log) à l'analyse quantitative, avec coordonnées axiales de position dans le plan factoriel (cf. Fig. 1) et amplitude de répartition (cf. texte).

CODE	ESPECES VEGETALES	POSITION		AMPLITUDE	
		F1	F2	F1	F2
1	: Petites Chara sp.	-0.26	: -0.26	.71	: .27
2	: Grandes Chara sp.	+0.34	: -0.67	.11	: .23
3	: Ranunculus sp.	+0.44	: -0.30	.04	: .31
4	: Myriophyllum spicatum	+0.24	: -0.76	.02	: .04
5	: Obione portulacoides	-0.71	: +0.82	1.19	: .01
6	: Atriplex hastata	+0.35	: +0.01	.09	: .39
7	: Kochia hirsuta	+0.81	: +1.22	0	: 0
8	: Salicornia fruticosa	+0.79	: +1.14	.01	: .21
9	: Salicornia herbacea	+0.78	: +1.02	.02	: .04
10	: Trifolium sp.	+0.74	: +0.43	0	: 0
11	: Arthrocnemum glaucum	+0.62	: +0.46	.06	: .56
12	: Petites Suaeda sp.	+0.77	: +1.12	.02	: .29
13	: Grandes Suaeda sp.	+0.72	: +1.09	0	: 0
14	: Suaeda fruticosa	+0.50	: -0.35	.02	: .22
15	: Suaeda maritima	+0.50	: -0.35	-	: -
16	: Potamogeton pectinatus	+0.45	: -0.40	.02	: .36
17	: Potamogeton pusillus	-0.99	: -0.14	.76	: .20
18	: Potamogeton sp. (débris)	+0.28	: -0.94	0	: 0
19	: Ruppia maritima	+0.79	: +1.36	.04	: .48
20	: Ruppia cirrhosa	+0.85	: +1.33	.01	: .21
21	: Zannichelia sp.	+0.19	: -0.68	.22	: .11
22	: Petites Naïas sp.	-1.95	: +0.44	.01	: .02
23	: Grandes Naïas sp.	-1.95	: +0.44	.01	: .02
24	: Eleocharis palustris	+0.29	: -0.34	.19	: .25
25	: Scirpus maritimus	-0.20	: +0.23	.80	: .37
26	: Scirpus lacustris	+0.26	: -0.97	.01	: .02
27	: Scirpus littoralis	+0.27	: -0.56	.19	: .25
28	: Scirpus mucronatus	-1.76	: +0.32	.24	: .07
29	: Scirpus sp.	-0.20	: +0.23	-	: -
30	: Cladium mariscus	+0.29	: -0.34	-	: -
31	: Oriza sativa	-2.09	: +0.63	0	: 0
32	: Echinochloa sp.	-1.95	: +0.44	.01	: .02
33	: Paspalum distichum	-0.69	: -0.39	.51	: .10
34	: Carex sp.	-1.95	: +0.44	-	: -
35	: Triticum sp.	-1.95	: +0.44	-	: -
36	: Zea sp.	-1.95	: +0.44	-	: -
37	: Rubus fruticosus	+0.29	: -0.34	-	: -
38	: Juncus compressus	+0.29	: -0.34	-	: -
39	: Oriza sativa (embases)	-1.95	: +0.44	-	: -
40	: Potamogeton sp. (bulbes)	+0.45	: -0.40	-	: -

(1) Associations : *Cladium mariscus*, *Juncus compressus*, *Rubus fruticosus* sont associées à *Eleocharis palustris* ; *Suaeda maritima* à *Suaeda fruticosa* ; *Scirpus* sp. à *S. maritimus* ; *Triticum* sp., *Zea* sp., *Carex* sp. et les embases de graines de riz à *Echinochloa* sp. (ainsi les milieux I et II, rizières, deviennent représentatifs des milieux cultivés dans leur ensemble) ; enfin, les bulbes de *Potamogeton* sp. sont affiliés à *P. pectinatus*.

représentatives (Grandes et Petites *Naias* sp., *S. mucronatus* et *Oryza sativa*) ; à l'opposé, F2 identifie tous les milieux (VIII excepté) et 7 espèces (*Ruppia maritima*, *R. cirrhosa*, *Salicornia fruticosa*, *S. lacustris*, *Zannichelia* sp., Petites *Suaeda* sp. et Grandes *Chara* sp.). Les phénomènes notés sur les deux axes sont donc radicalement différents.

Dans le plan factoriel F1 F2, les contributions relatives sont fortes, sauf pour *Obione portulacoides*, *Atriplex hastata*, *Kochia hirsuta*, *Suaeda fruticosa*, *E. palustris*, *Paspalum distichum*, *Trifolium* sp., et les milieux V et VIII.

En terme d'analyse canonique, l'AFC fait apparaître 4 groupes de milieux : les cultures (I et II), les Zones à Cypéracées et les Marais à Herbiers (IV, V, VI, VII), les Salicorniaies faiblement saumâtres (VIII), les Marais saumâtres, Salicorniaies saumâtres et les Salins (II, IX, X), avec une opposition nette entre les milieux cultivés et les milieux naturels (III à X) auxquels s'ajoute l'expression d'un gradient de salinité croissant du groupe 2 au groupe 4.

Ces observations sont résumées par projection (Fig. 1) des 10 milieux et des 40 espèces en position fixe dans le plan factoriel F1F2 ; les coordonnées ainsi que l'amplitude de répartition des espèces (variance conditionnelle de chaque espèce sur chaque axe) apparaissent dans le Tableau II. En surplus, l'analyse fournit une classification synthétique espèces-milieux (Fig. 2), en référence à la valeur indicatrice propre des espèces, qui renseigne sur leur niveau

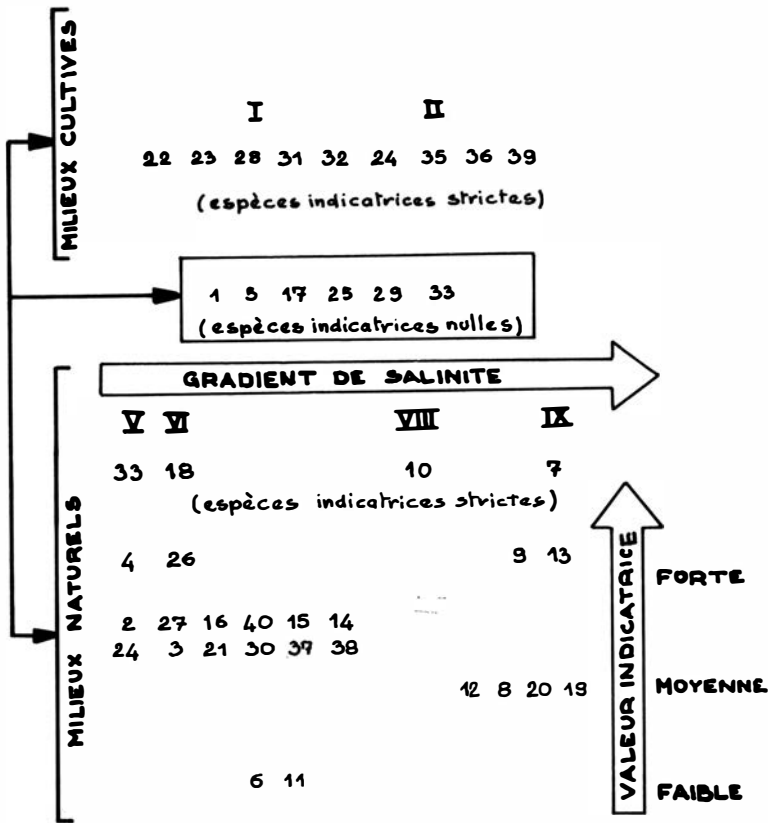


Figure 2. — Résumé des informations obtenues sur la distribution des espèces végétales dans les grands types de milieux ; classification selon leur valeur indicatrice (code espèces, Tab. II).

d'ubiquité : les espèces à forte amplitude d'habitat sont classées non-indicatrices et elles occupent l'inter-espace au voisinage du centre de gravité du plan factoriel. En milieux naturels, l'abondance d'espèces à valeur indicatrice moyenne, et le petit nombre d'espèces indicatrices strictes, résultent de l'expression diffuse du gradient de salinité qui permet l'imbrication étroite de micro-milieux à salinité variable. Ainsi *P. pectinatus* et *R. maritima* sont également ubiquistes dans le delta du Rhône alors qu'elles sont souvent opposées pour leurs exigences inverses en matière de salinité (Verhoeven, 1979 ; Yeo, 1965) ; il est donc bien clair que la détermination des gagnages sera d'autant plus difficile que les canards choisiront des proies euryhalines.

En conclusion, les biomasses de graines possèdent une capacité descriptive importante bien que la caractérisation des 10 milieux soumis à l'analyse ne soit pas possible ; au niveau numérique, et dans un plan à deux facteurs, on distinguera seulement les milieux doux, saumâtres, salés et cultivés.

B. — Positionnement d'un ensemble de canards

Après changement d'échelle (conversion logarithmique), les espèces végétales comptées dans le tube digestif d'un oiseau donné définissent une distribution de fréquence portant sur l'importance relative de chaque proie ; cette distribution de fréquence, associée aux coordonnées factorielles de chaque espèce végétale, permet le calcul de la moyenne conditionnelle de l'individu Canard. La valeur de cette moyenne, respectivement sur F1 et F2, donne la position de l'oiseau dans le plan factoriel symbolisant l'espace camarguais et indique, aussi fidèlement que possible, le milieu dans lequel il s'est nourri avant d'être capturé. Cette technique, d'usage courant en statistique multivariée, est appelée Projection des Individus Supplémentaires (PIS). Chaque Canard projeté est aussi porteur de renseignements individuels codifiés sous forme de variables qualitatives à modalités multiples, à savoir :

Variables qualitatives	Modalités
Sexe	2 modalités : mâle, femelle
Mois de capture	8 modalités : août à mars
Age	3 modalités : adulte, jeune, indéterminé
Heure de capture	2 modalités : matin, soir
Saturnisme	6 modalités : nombre de plombs (échelle log)

Chaque modalité constitue un groupe d'individus. La relation pouvant exister entre le facteur 1 (ou 2) et une répartition donnée entre modalités d'une variable est recherchée en calculant le pourcentage de la variance du facteur expliqué par la partition examinée (équation de l'analyse de la variance : cf. Pialot *et al.*, 1983). Ce pourcentage, appelé rapport de corrélation variable/facteur décrira les modifications du contenu stomacal engendrées par les diverses modalités de la variable.

L'impact de cette technique est amélioré par la prise en compte de deux phénomènes importants ; le premier porte sur la répartition différentielle des graines entre jabots d'une part, et gésiers d'autre part, le second sur la pré-

sence des espèces ubiquistes au centre du plan factoriel. Notons sur la Fig. 3A, un essai de projection (espèce Pilet, $n = 92$ individus) qui met en évidence une prédominance (50 %) de points moyens dans l'inter-espace proche du centre de gravité et suggère qu'une majorité d'oiseaux prélève des graines d'origines diverses. Pour ce faire, ils visiteraient plusieurs milieux au cours d'une même nuit, mais cette hypothèse est jugée peu crédible en référence à l'attachement journalier des canards à un gagnage localement défini (Tamisier et Tamisier, 1981).

Le premier facteur responsable de ce biais est la digestibilité variable des aliments, les proies dures subissant une désintégration lente dans le gésier (Coleman, 1974) où elles séjournent longtemps ; le stockage de proies représentatives de plusieurs milieux peut intervenir aisément à ce niveau. A l'opposé, les aliments qui transitent dans le jabot ne présentent pas de rémanence ; de plus, la nature et la proportion des proies y sont proches de celles prélevées par l'oiseau dans le milieu. Ainsi, le contenu du gésier fournit une fausse image de l'alimentation (Gartshore *et al.*, 1979 ; Swanson et Bartonek, 1970) et renseigne mal sur la nature des gagnages exploités ; en conséquence, seuls les jabots ($n = 546$ individus) font l'objet des analyses ultérieures.

Le second facteur responsable concerne les espèces végétales non indicatrices (*O. portulacoides*, *P. pusillus*, *Scirpus* sp., *S. maritimus*, *P. distichum* et petites *Chara* sp.) qui augmentent le nombre de points moyens en « attirant » les canards qui les contiennent vers le centre de la figure ; elles sont donc éliminées des calculs qui portent dorénavant sur 34 espèces végétales-proies.

La figure 3B (espèce Pilet, $n = 82$ individus) illustre le gain d'information attaché à ces deux choix expérimentaux, car près de 90 % des individus sont clairement projetés sur les 4 milieux types. A ce stade, les procédures et l'édition des résultats font appel à des sorties graphiques automatiques et normalisées.

RESULTATS

A. — Variabilité intraspécifique

L'examen des variables qualitatives renseigne sur les paramètres individuels qui influencent la distribution des canards. Les rapports de corrélation (Tab. III) sont tous faibles, à l'exception de ceux associés à la variable *mois de capture*. Les autres variables, n'induisant aucune modification qualitative du contenu végétal de chaque Canard, n'affectent pas la projection des individus dans le plan factoriel : ceci signifie, par exemple, que les mâles et les femelles d'une même espèce satisfont au même type de distribution nocturne. Le raisonnement s'applique aussi aux contenus des individus capturés *le soir* lors des déplacements vers les gagnages comme à ceux capturés *le matin* lors du retour vers la remise ; cela signifie qu'aux époques où l'activité alimentaire peut intervenir sur les remises diurnes (automne, printemps, vague de froid), les canards utilisent le plus souvent des milieux appartenant à la même catégorie que ceux qui seront exploités la nuit.

Il n'existe donc qu'une seule variable capable de modifier sérieusement la dispersion des individus d'une espèce dans l'espace trophique ; cette variable est le *temps*, mesuré arbitrairement à l'échelle du mois. En outre, on note que

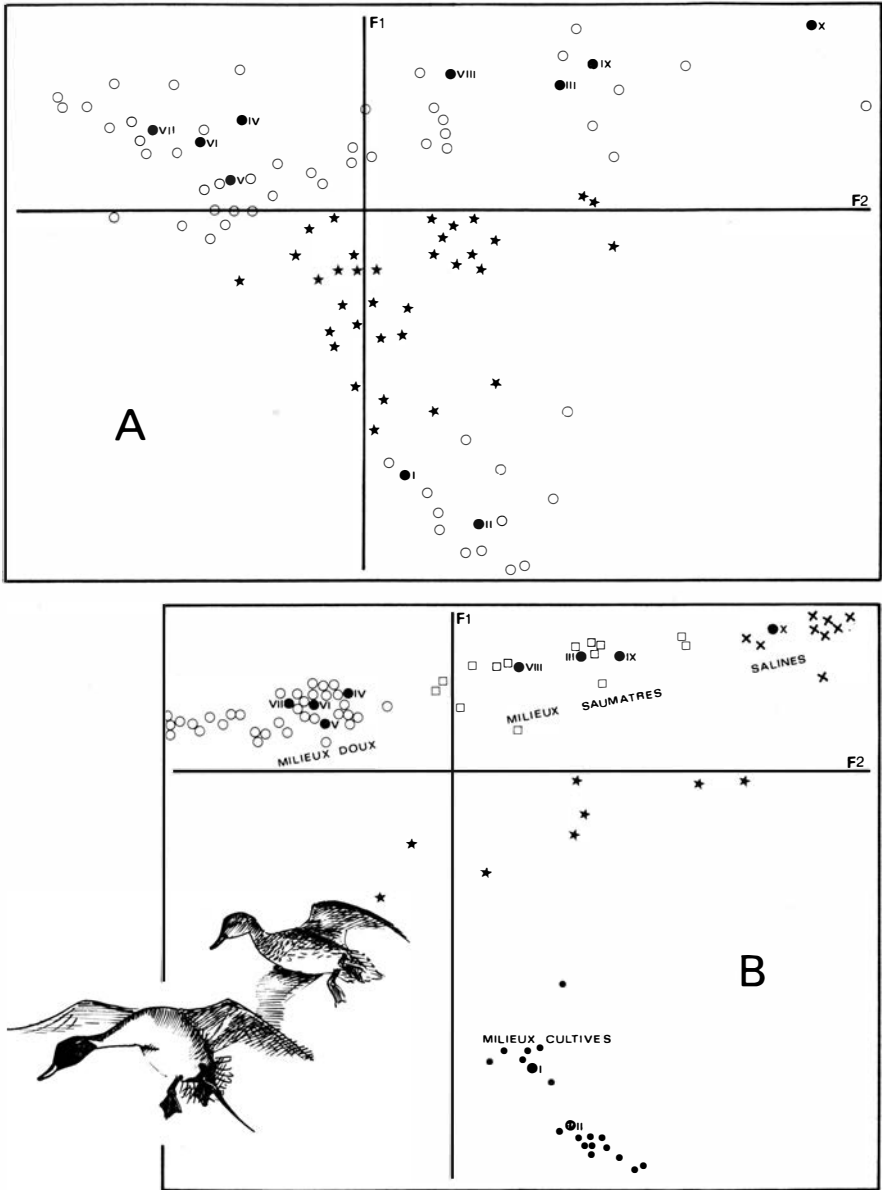


Figure 3. — Projection des Individus Supplémentaires ; A : répartition des canards sur les grands types de milieux (O) avec apparition d'effets parasites (★) dus aux graines contenues dans les gésiers et aux espèces végétales non-indicatrices ; B : répartition obtenue à partir du seul contenu des jabots sur un plan factoriel ne contenant plus que 34 espèces végétales ; (O) canards occupant les milieux doux, (□) les milieux saumâtres, (×) les Salines, (●) les milieux cultivés.

TABLEAU III

Rapports de corrélation isolant les valeurs relatives à la variable temps. On peut lire, par exemple, que 28 % de la variabilité des coordonnées des canards pilet sur l'axe factoriel 1 est expliqué par la variable mois de capture.

	SEXE		AGE		MOIS		HEURE		SAT.	
	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2	F1	F2
COLVERT	0	0	5	12	8	24	1	1	5	2
PILET	0	4	10	6	28	2	2	1	6	4
SARCELLE D'HIVER	1	0	0	4	37	31	0	0	1	0
SARCELLE D'ETE	1	0	2	3	2	3	6	0	0	2
SOUCHET	1	4	2	4	15	13	3	0	0	0

des déplacements apparaissent sur F1 (mouvements le long du gradient de salinité), sur F2 (mouvements vers les milieux cultivés), ou sur les deux axes conjointement, et que les 5 espèces offrent à chaque fois une image unique de la nature et de l'intensité des variations spatio-temporelles de leur fréquentation des milieux.

- Colvert : la variable, s'exprimant uniquement sur F2, influence seulement la dispersion des colverts sur les divers types de milieux naturels. En d'autres termes, cette espèce n'effectue des déplacements qu'au sein de ces milieux alors que la fréquentation des milieux agricoles est relativement constante.
- Pilet : cette espèce se distingue de la précédente par un mode d'occupation des milieux cultivés qui subit certaines fluctuations saisonnières alors que la fréquentation des milieux naturels est constante à toutes saisons.
- Sarcelle d'hiver : les fortes valeurs portées sur les deux axes indiquent que la fréquentation de tous les milieux est particulièrement irrégulière.
- Sarcelle d'été : intégralement migratrice en Camargue (Roux *et al.*, 1976-1977), la Sarcelle d'été est la seule espèce pour laquelle la variable *temps* reste sans effet, indiquant la fréquentation exclusive et constante d'un type de milieu unique.
- Souchet : la variable s'exprime faiblement sur les deux axes ; ils effectuent donc des déplacements d'intensité sensiblement moins importants que la Sarcelle d'hiver.

Remarque : Un rapport de corrélation faible indique qu'il y a une faible variabilité, mais ne préjuge pas de la valeur autour de laquelle elle s'exprime.

L'analyse des rapports de corrélation favorise bien la saisie rapide des paramètres significatifs à envisager, en même temps qu'une compréhension interspécifique de l'exploitation des gagnages. Face à des contraintes de milieu identiques, les 5 espèces obéissent à cinq types distincts de fonctionnement qui définissent, en qualité et en intensité, leur stratégie d'utilisation des ressources.

L'analyse statistique suivante est alors destinée à voir (et à exprimer) ces déplacements, et deux techniques vont être utilisées ; le traitement étant iden-

tique pour toutes les espèces, il sera illustré par l'étude du cas de la Sarcelle d'hiver. La Projection en Individus Supplémentaires des canards, qui peut être considérée ici comme une image de l'atterrissage des oiseaux sur les lieux de gagnages d'où ils proviennent, fournit une carte factorielle (Fig. 4) visualisant

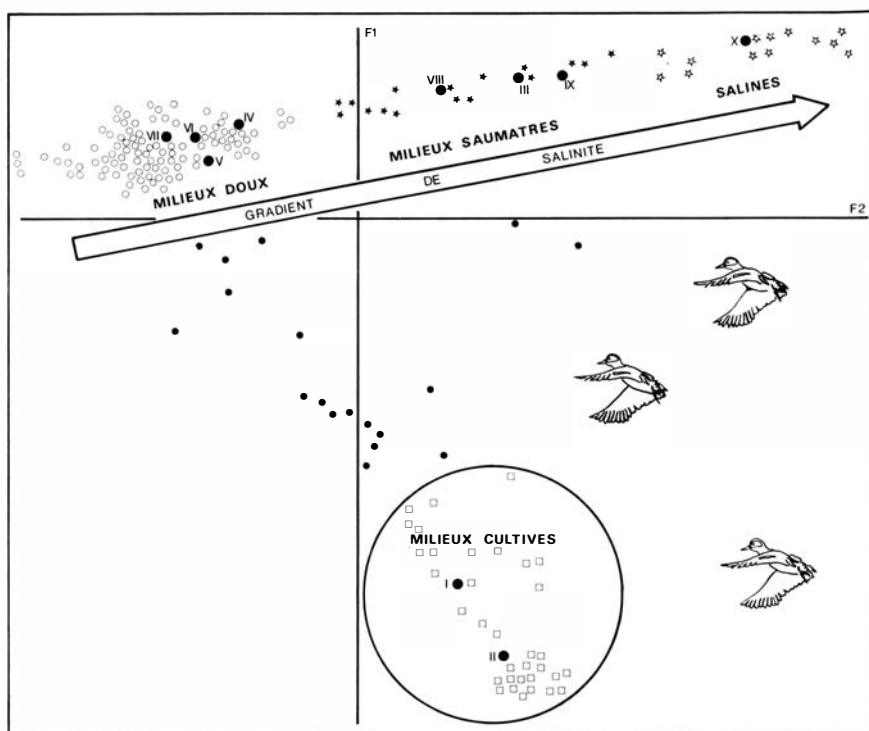


Figure 4. — Exemple de détermination automatique des lieux de gagnages nocturnes occupés d'août à mars par les sarcelles d'hiver (n = 180).

la répartition globale des individus en recherche de nourriture dans l'espace alimentaire camarguais : cette représentation rend parfaitement accessible un phénomène nocturne peu saisissable. On observe qu'on peut classer les individus en cinq catégories suivant que le contenu de leur jabot est conforme aux stocks de graines offertes dans les milieux cultivés, doux, saumâtres, salés, ou enfin qu'il est un mélange de graines de plusieurs origines (les espèces végétales ubiquistes ne sont ici plus en cause) et, dans ce cas, on dira que l'individu est *mixte*. Effectuée chaque mois, cette opération fournit une synthèse où la dispersion des canards apparaît sous forme de distribution d'effectifs (Tab. IV) ; les sarcelles occupent tous les milieux, avec une préférence pour les milieux naturels (70 % des individus) et, parmi ceux-ci, les milieux doux (54 %) alors que les individus *mixtes* (11 %), probablement affectés d'erratisme nocturne, sont répartis entre les milieux agricoles et les milieux doux.

Pour faciliter la discussion du fonctionnement nocturne, on peut également faire une carte factorielle mensuelle (Fig. 5), puis un résumé de la dispersion des canards par une ellipse d'inertie, comme on peut le faire pour décrire la

TABLEAU IV

Résumé de la distribution observée par la Sarcelle d'hiver.

	Milieux					Total
	cultivés	mixtes	doux	saumâtres	salins	
A	-	-	17	-	1	18
S	-	-	25	2	-	27
O	-	2	3	-	-	5
N	14	3	4	-	1	22
D	13	4	2	4	1	24
J	4	4	6	4	2	20
F	2	4	19	2	1	28
M	1	3	21	4	7	36
Total	34	20	97	16	13	180
%	19	11	54	9	7	

dispersion des canards pendant la migration (Auda *et al.*, 1983). La position de l'ellipse, et sa surface, traduisent respectivement la nature et l'amplitude de l'habitat possible pour le groupe considéré, et on obtient une lecture précise des variations temporelles de la répartition nocturne des canards dans leur espace alimentaire. En août et septembre (période A), la quasi-totalité des individus capturés provient des milieux doux. En octobre (période B), il y a fréquentation progressive des milieux cultivés (période de transition). Cette fréquentation s'amplifie en novembre, est encore importante en décembre, puis tend à décroître en janvier ; durant cette période C, la fréquence des individus exploitant les milieux saumâtres s'accroît. Enfin, au mois de février, le retour aux milieux naturels est presque achevé, alors qu'en mars la dispersion pré-nuptiale s'accompagne de l'utilisation de pratiquement tous les milieux disponibles (période D). Le lieu d'alimentation des sarcelles varie donc au cours d'un processus continu, et la distinction en périodes (regroupement des ellipses similaires) vient encore simplifier l'exposé dynamique qui s'appuie sur un ensemble de schémas (Fig. 6) modélisant, dans l'espace et le temps, le choix des canards pour un habitat donné.

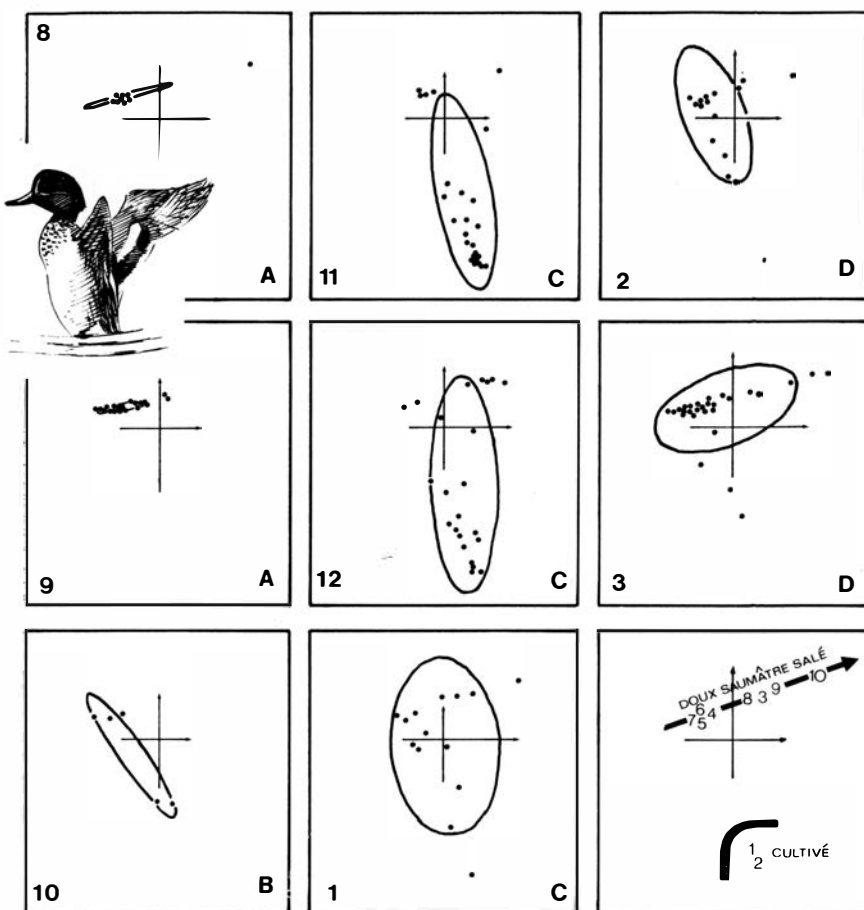


Figure 5. — Projection des lots mensuels de sarcelles d'hiver. En chiffre, le mois (8-août..., 3-mars); en bas, à droite, la légende du plan factoriel; A-B-C-D, identification des périodes au cours desquelles la dispersion est constante. Chaque nuage est résumé par une ellipse représentant le point moyen et la variabilité des coordonnées. Ce résumé facilite les comparaisons, mais doit être manipulé avec prudence.

B. — Modélisation de l'habitat alimentaire, schéma d'occupation de l'espace

A l'exception de la Sarcelle d'été hivernant en zone tropicale, toutes les autres espèces effectuent deux grands types de mouvements :

1. — Le premier à partir d'octobre lorsque, depuis les milieux doux, les oiseaux investissent les milieux cultivés et l'ensemble des milieux naturels dont les surfaces s'accroissent à cause des pluies d'automne : les Marais à Herbiers et les Marais saumâtres sont dans leurs rives, les Zones à Cypéracées temporaires sont inondées, selon l'abondance des précipitations les Salicorniaies présentent des conditions d'accueil plus ou moins favorables ; enfin, dans les Salins, les eaux saumâtres ont remplacé les eaux salées ou sursalées.

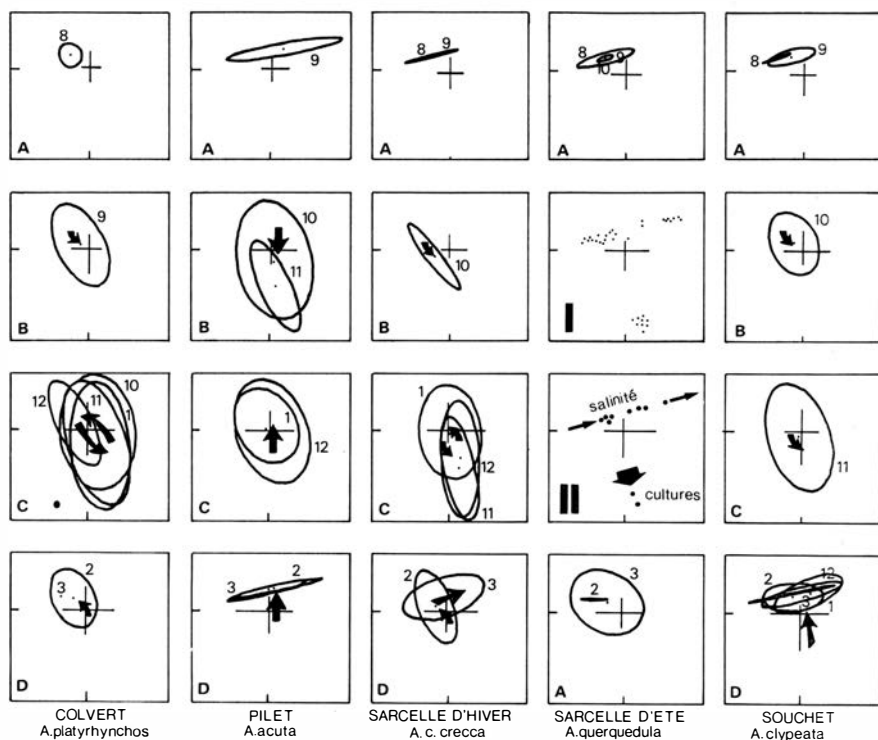


Figure 6. — Schéma de la dispersion des canards des 5 espèces dans l'espace trophique camarguais. I : 34 espèces végétales au pouvoir discriminant suffisant sont positionnées dans un plan par l'AFC. II : 10 milieux sont projetés et étalonnent l'ensemble des figures (référence). Chaque ellipse résume la dispersion d'un nuage mensuel de canards d'une espèce ; les chiffres indiquent le mois de collecte (8-août..., 3-mars), les lettres donnent la période, les flèches signalent les mouvements principaux. Noter que l'ellipse 12 (décembre) appartenant au colvert correspond à des individus capturés durant une vague de froid (cf. texte). L'ensemble est fait automatiquement avec la programmathèque graphique de Auda (1983).

2. — Le second en février, mais éventuellement avant (Souchet), lorsque les canards quittent les milieux cultivés, qui sont asséchés artificiellement, pour réintégrer les milieux naturels au maximum de leur extension.

Par conséquent, l'amplitude d'habitat est sujette à de grandes variations, et on note parallèlement :

1. — Une valeur minimale en août et septembre, car les surfaces sont minimales à cette saison ; les canards, à l'exception partielle des piletts, sont concentrés dans les Marais à Herbiers, seuls à pouvoir être exploités en raison de l'inondation artificielle dont ils font l'objet.

2. — Une augmentation progressive à partir d'octobre et jusqu'en janvier, due à l'accroissement de la diversité des milieux qui semblent tous visités ; l'habitat alimentaire atteint alors son amplitude maximale.

L'exploitation nocturne des gagnages est donc fortement dynamique, tant au niveau de la nature de l'habitat choisi que de son amplitude ; les canards

hivernants, comme ceux en transit, obéissent tous à un même cycle hivernal (*s. l.*) qui relate les variations de la disponibilité des milieux.

Les schémas d'occupation de l'espace (Tab. V, Fig. 7) résument ces informations en renseignant sur l'intensité différentielle de la fréquentation des milieux. La majorité des canards s'alimentent dans les milieux naturels (70 à 95 %), où les milieux doux sont préférentiellement exploités (40 à 50 %). Seuls les colverts, pilets et sarcelles d'hiver utilisent les milieux agricoles (20 à 30 %), alors que les sarcelles d'été et les souchets n'y font que de brèves apparitions. L'analyse périodique précise (Fig. 7A) délimite un plan d'occupation des milieux qui constitue l'étape ultime, ainsi :

TABLEAU V

Distribution périodique des effectifs rencontrés dans les différents milieux ; () , séries non significativement dissemblables.*

Espèces	Périodes	Milieux					Total
		cultivés	mixtes	doux	saumâtres	salins	
Colvert	A	0	1	13	1	0	15
	B	5	5	31	4	2	47
	C	11	6	13	5	7	42
	D	1	0	12	2	0	15
	Tot.	17	12	69	12	9	119
Pilet	A			*(12	5	6)	25
	B	12	5	*(7	2	2)	28
	C	6	3	*(14	7	1)	31
	Tot.	18	8	33	14	9	82
Sarcelle d'hiver	A			42	2	1	45
	B		2	3			5
	C	31	11	12	8	4	66
	D	3	7	40	6	8	64
	Tot.	34	20	97	16	13	180
Sarcelle d'été	A ₁		1	29		1	31
	A ₂	2	0	30	1	2	35
	Tot.	2	1	59	1	3	66
Souchet	A		1	15		1	17
	B	1	3	11	2	1	18
	C	3	0	5	1	1	10
	D	0	3	20	7	7	37
	Tot.	4	7	51	10	10	82

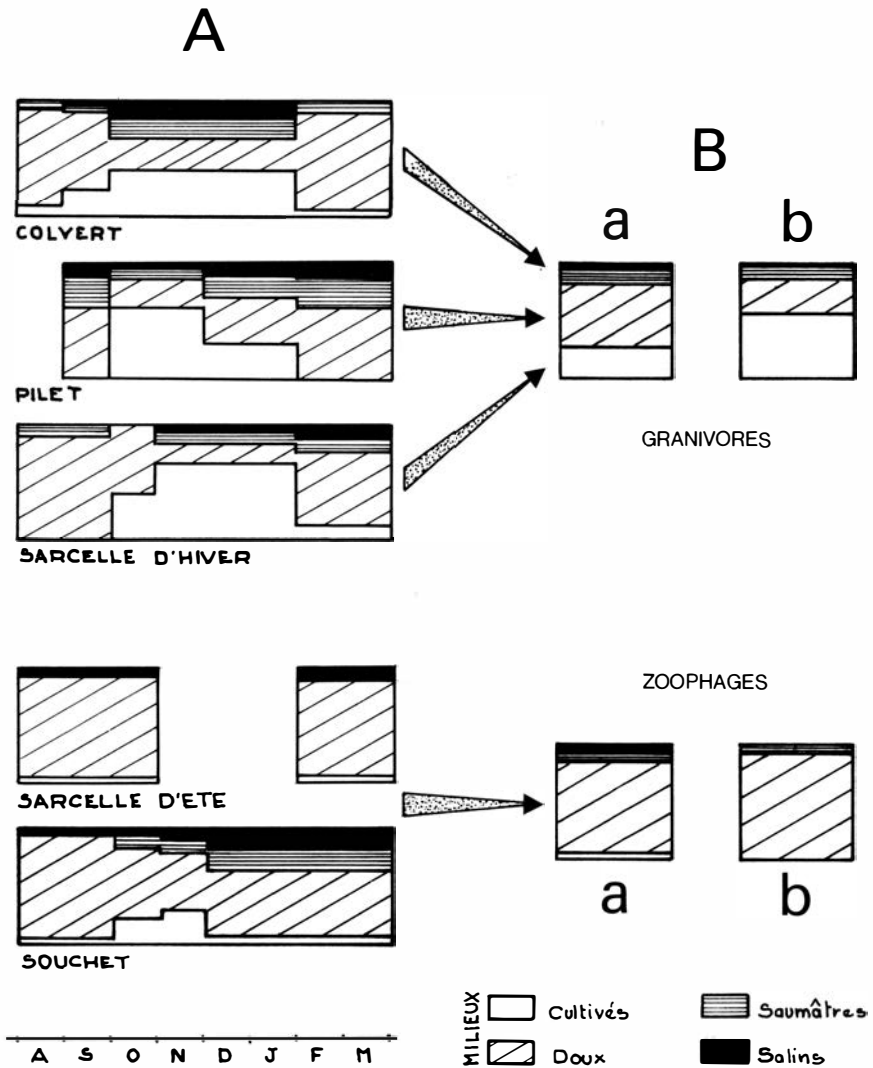


Figure 7. — Schéma d'occupation des milieux (en % du nombre total d'individus par périodes ; les individus en position mixte sont assimilés à ceux présents dans les milieux cultivés) ; A : détail périodique ; B : comparaison des distributions obtenues par a) modélisation, et b) comptages nocturnes à l'intensificateur de lumière.

a) L'usage des milieux doux ne subit aucune interruption ; malgré des variations liées aux transferts vers les milieux agricoles, leur exploitation reste forte à toutes saisons. Les concentrations obligatoires dont ils font l'objet en début de saison se reproduisent de manière identique en février et mars alors qu'aucune contrainte spatiale ne s'exprime plus en fin d'hiver. Ces rassemblements interviennent tous deux pendant les périodes de transits post- et pré-nuptiaux aux cours desquelles les oiseaux sont confrontés à d'importantes

dépenses énergétiques se traduisant par des besoins alimentaires élevés. Cette fréquentation des milieux doux peut donc être logiquement rapprochée de l'abondance et de la diversité des proies qu'ils contiennent, et qui constituent une réponse immédiate à la satisfaction de ces besoins.

b) A un niveau plus ponctuel, les milieux agricoles inondés (rizières) se rapprochent des milieux précédents par leur forte utilisation ; cependant, leur période de disponibilité, artificielle et localisée au début d'hiver, les réserve plus aux canards hivernants. Ces surfaces, également riches en graines, se différencient des milieux naturels par des caractéristiques physiologiques qui leur confèrent un aspect original ; en effet, les rizières sont des milieux de faible superficie unitaire (1 à 2 ha), abrités des vents et peu inondés qui offrent ainsi des conditions générales d'alimentation « confortables » pouvant accroître leur utilisation. Il faut ajouter aussi qu'elles sont les seuls gagnages hivernaux à fournir d'abondantes quantités de larves de Chironomides (Tourenq, 1973) dont l'ingestion, même en faibles quantités (Holm et Scott, 1974), doit contrebalancer un régime granivore forcément pauvre en protéines (Krapu, 1979). Au-delà de l'abondance d'un type particulier de proie, on voit ici que des paramètres divers peuvent agir de manière concomitante sur l'usage nocturne d'une zone, mais on retiendra toutefois que les biomasses de graines restent parfaitement indicatrices des phénomènes.

c) Inversement, les milieux saumâtres et salés sont toujours peu fréquentés, en dépit d'exceptions (Pilet, Souchet), qui révèlent certaines potentialités ; l'occupation irrégulière augmente graduellement à partir d'octobre jusqu'en janvier ce qui indique, d'une part, la nature plus hivernante des individus qui s'y nourrissent de même que le caractère fluctuant de leur capacité d'accueil. Cette pauvreté des effectifs paraît d'autant plus frappante qu'elle s'oppose nettement aux importantes densités de proies animales offertes par ces milieux.

En conclusion, on retiendra que l'exploitation des zones d'alimentation dépend en premier lieu de la disponibilité des milieux qui induit un cycle d'utilisation assez semblable chez toutes les espèces ; leur fréquentation est ensuite fortement déterminée par la qualité et les quantités de ressources disponibles, les canards effectuant un choix évident en faveur des milieux à forte productivité végétale (salinité hivernale moyenne inférieure à 5,0 g/l) qui fournissent des stocks de graines importants et diversifiés, au détriment des marais à salinité élevée où les *Hydrobia sp.* représentent l'essentiel des proies collectables.

DISCUSSION

De nature à augmenter l'efficacité des procédures, les deux *a priori* méthodologiques signalés en introduction méritent toutefois une analyse rapprochée ; on se souvient que les proies animales (larves et adultes d'Insectes, Mollusques et plancton), non codées, ne participent pas à l'identification des gagnages car elles sont difficiles à spécifier, ubiquistes ou eurhalines (Champeau, 1979 ; Macan, 1970) et renseignent peu sur les lieux d'où elles proviennent. Les gagnages sont donc seulement définis grâce à la part végétale du contenu, quelquefois rélictuelle (moins de 1 % du nombre total de proies). En second lieu, la méthode des projections, qui utilise le rapport qualitatif des proies, suppose que les canards ingèrent toujours les espèces végétales les plus abon-

dantes ; on néglige totalement la préférence individuelle pour certaines graines, qui repose sur un compromis englobant disponibilité *et* rentabilité énergétique de capture, avec variations probables selon les milieux, les saisons et les espèces canards.

La comparaison (Fig. 7B) des distributions issues du modèle (valeurs théoriques) avec celles obtenues par comptages des densités nocturnes (méthode directe ; b, valeurs constatées) sur quadrats échantillons (hivers 1979-1981 ; Piro, *op. cit.*) répond à ces questions. Regroupées par types alimentaires (Piro, 1981), les répartitions théoriques et constatées de la Sarcelle d'été et du Souchet, espèces zoophages, montrent très peu de différences et l'utilisation quasi-exclusive des milieux doux est confirmée sans ambiguïté. Ainsi, les quelques graines présentes au niveau du jabot, prélevées *en même temps et aux mêmes endroits* que les proies animales (65 à 98 % du régime alimentaire de ces deux espèces), restent hautement indicatrices des zones fréquentées. En regard des faibles erreurs susceptibles d'être commises, l'examen des proies limité aux graines du jabot ne sera donc pas retenu comme une source de biais important, tout au moins pour les espèces considérées ici ; les avantages pratiques qui en découlent au plan du dépouillement méritent d'être soulignés également.

Les différences notées dans les répartitions des trois autres espèces (granivores) peuvent, par contre, mettre en cause la méthode de projection, mais il est toutefois plus rigoureux d'envisager la pression cynégétique qui ne s'exerce pas de manière homogène sur tous les types de milieu. Les Marais à Herbières sont la plupart du temps des marais de chasse, alors que les milieux cultivés ne sont pas des zones où cette activité revêt un caractère traditionnel. Les contenus stomacaux, surestimant l'usage des milieux doux, relatent simplement l'effort de capture *in situ* ; inversement, l'utilisation des cultures est sous-estimée compte tenu d'une pression de chasse (*i. e.* une pression de collecte) relativement faible. Moyen de capture sélectif (Bellrose, 1978 ; Moisan *et al.*, 1967 ; etc.), l'échantillonnage par la chasse introduit aussi un biais spatial à ne pas négliger ; il est impossible à éliminer, difficile à maîtriser et se superpose sans conteste au biais introduit par l'élimination du paramètre préférence qu'il relativise en grande partie.

En revanche, l'utilisation des contenus stomacaux fournit des renseignements utiles, et très rapides, sur la fréquentation nocturne des zones saumâtres et salées qui sont des milieux vastes assez difficiles à prospecter par la méthode directe.

Au plan des avantages pratiques, la méthode permet l'analyse de mouvements effectués de manière plus ponctuelle : à titre d'exemple, examinons les résultats fournis par un lot d'individus ($n = 17$) capturés durant une vague de froid (Fig. 6 ; Colvert, ellipse 12). La réponse dynamique des oiseaux soumis à ces conditions climatiques inhabituelles et responsable de stress (Bennett et Bolen, 1978) apparaît clairement ; les milieux cultivés, très sensibles au gel, sont désertés au profit des milieux doux exploitables plus longtemps, car plus profonds. L'absence d'un déplacement attendu vers les marais à forte salinité, qui gèlent rarement, indique que des besoins alimentaires accrus leur fait privilégier une courte période d'alimentation sur les milieux à fortes biomasses plutôt qu'une recherche de nourriture prolongée sur les milieux où les proies sont peu abondantes et/ou peu diversifiées. La possibilité de faire subir à un groupe donné plusieurs analyses de ce type ne dépend que du

nombre de paramètres relevés lors de la capture du Canard et, en ce sens, les possibilités sont presque illimitées.

Citons enfin que les regroupements en période d'occupation spatiale identique facilitent l'exploitation ultérieure des régimes alimentaires eux-mêmes,

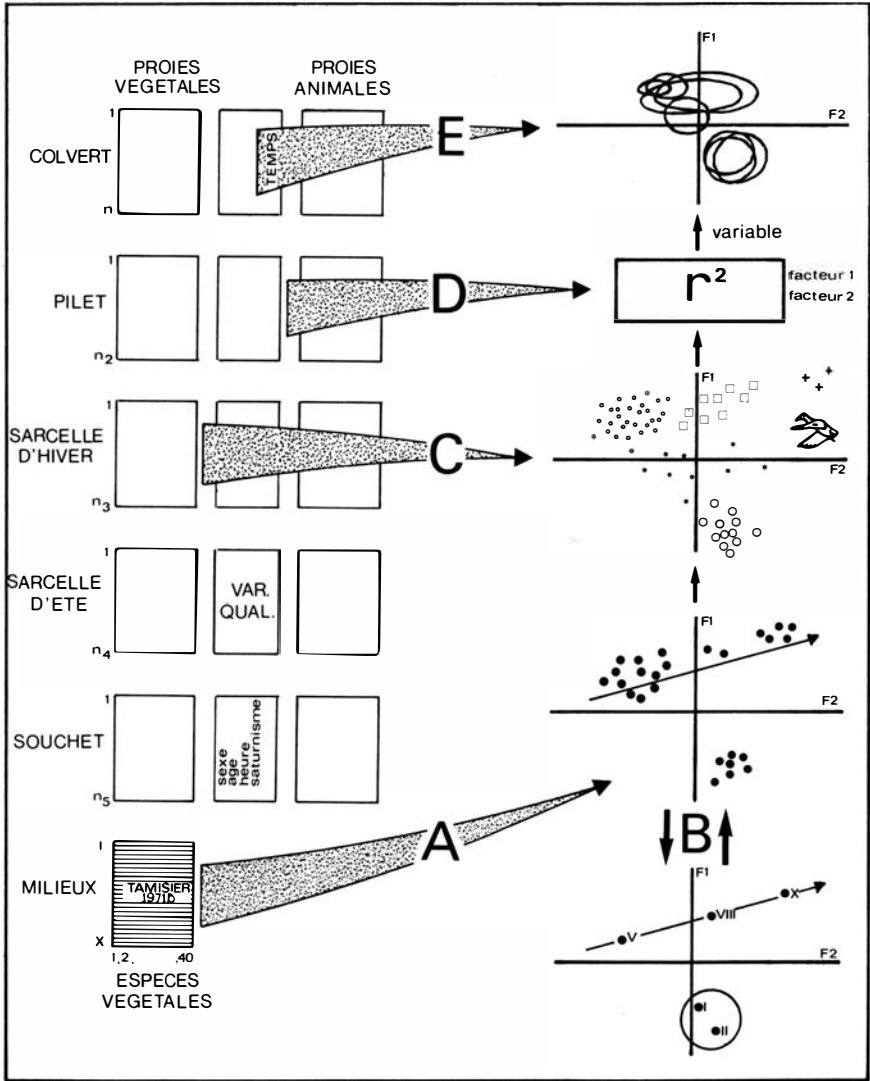


Figure 8. — Résumé du traitement statistique ; on observera que l'analyse (AFC) proprement dite porte sur une infime partie des données disponibles, l'essentiel portant sur la procédure de Projection en Individus Supplémentaires. A : Analyse principale (AFC), carte factorielle des espèces végétales ; B : Etalonnage par projection des types de milieux (reciprocal averaging), C : Projection des Individus Supplémentaires des canards d'une espèce, D : Rôle des variables individuelles (rapport de corrélation), E : Résumé modélisé de l'interaction spatio-temporelle pour une espèce.

qui sont alors synthétisés en deux, trois ou quatre régimes alimentaires-types significativement différents.

L'essentiel des propositions méthodologiques faites ici sont consignées dans la Fig. 8. Cette dernière définit une procédure globale pour discuter de l'occupation d'un habitat complexe par un ensemble d'individus de plusieurs espèces et l'extension à des groupes taxonomiques et à des biotopes différents est naturellement concevable.

Au plan biologique, le cycle hivernal qui est décrit reflète étroitement la disponibilité générale du nombre de sites alimentaires ; dépendant des dates et de l'importance des submersions (milieux naturels, rizières) et des dates de moisson (cultures en général), elle est responsable de l'exploitation tournante des milieux qui est identique dans sa nature à celles d'autres espèces (Hafner, 1977 ; Isenmann, 1979). Ce mouvement de rotation, déterminé par un schéma climatique et agricole bien individualisé, est donc de nature traditionnelle, c'est-à-dire relativement prévisible, ce qui ne signifie pas pour autant que la disponibilité des proies est toujours assurée. L'amplitude minimale des habitats alimentaires du début de saison, due aux faibles surfaces accessibles, illustre un regroupement forcé sur les marais aménagés qui laissent supposer des conditions limitantes, tant spatiales qu'alimentaires ; face à cette situation artificielle qui peut être contraignante, la mise en eau automnale des marais, et le maintien hivernal des surfaces inondées, se révèlent le véritable moteur de la capacité d'accueil des milieux naturels camarguais.

D'autres contraintes sont décelables grâce aux stratégies spatiales spécifiques qui aboutissent à l'isolement interspécifique à l'intérieur du peuplement ; elles isolent les aptitudes comportementales de chaque espèce pour répondre à l'accessibilité fluctuante des ressources en grande partie déterminée par les niveaux d'eau. Cette variable est le premier paramètre intervenant après la mise en eau et c'est lui qui confère à la nourriture une obligation imprévisibilité de capture.

L'importance alimentaire des marais doux au détriment des milieux plus saumâtres individualise la liaison étroite entre les biomasses de graines et l'intensité d'exploitation des gagnages. Les comptages nocturnes précisent cette relation ($r_2 = 0,87$, $p < 0,01$) et fournissent une équivalence entre l'usage prédit et les densités constatées (Fig. 9) ; sur l'ensemble du cycle hivernal, l'abondance des graines disponibles sur un terrain d'alimentation est un bon indicateur de son usage nocturne. Cette dernière vérification prouve donc l'intérêt des choix de matériel, puis de méthode, et vient renforcer la portée des résultats. Précisons toutefois que cette relation ne prouve pas que les canards ingèrent toutes les espèces de graines contribuant à la biomasse ; certaines d'entre elles, riches en fibre, pauvres en protéines et en carbohydrates, ne fournissent qu'une faible quantité d'énergie métabolisable (les Cypéracées, par exemple, Miller, *com. or.*) et ne peuvent être, par conséquent, que des aliments de second ordre. De la même manière, cette relation n'indique pas non plus que l'abondance des proies animales n'a aucun rôle ; au cours du cycle annuel, elles constituent périodiquement une part essentielle du régime alimentaire (Connelly et Chesmore, 1980 ; Swanson et Meyer, (1977) qui leur confère la propriété de modifier favorablement l'utilisation d'un marais (Joyner, 1980 ; Murkin *et al.*, 1982). Les canards sont également sensibles à la surface et au périmètre des plans d'eau (Toft *et al.*, 1982), au rapport végétation émergente/eau libre (Kaminski et Prince, 1981), etc., sans oublier le statut cynégétique.

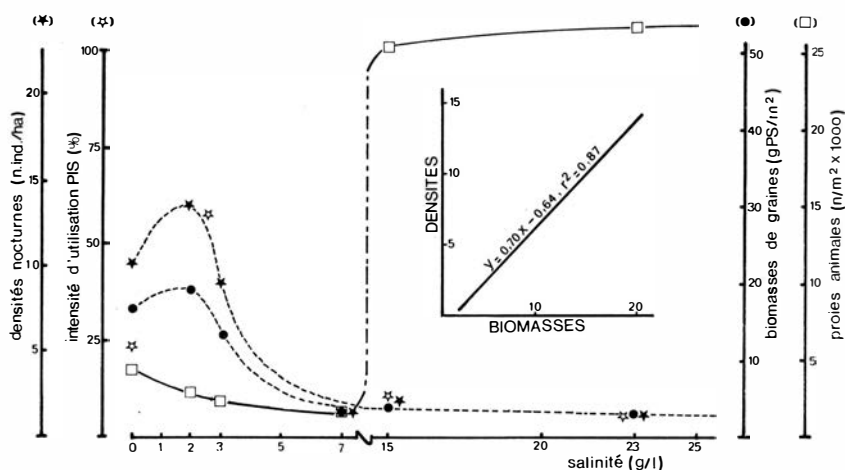


Figure 9. — Comparaison de la répartition des 5 espèces ; (☆) résultats de laboratoire, (★) de terrain, avec référence aux variations d'abondance des ressources générées par le gradient de salinité. Valeurs hivernales moyennes.

Ces variables peuvent être au moins aussi déterminantes dans les caractéristiques de l'habitat que l'abondance des graines, et donc très capables d'influencer les densités de canards.

En conclusion, les biomasses de graines offertes aux canards durant la phase non reproductrice du cycle annuel ne peuvent être considérées comme le paramètre exclusif de la mesure de la fréquentation nocturne d'un marais : toutefois, et parce qu'elles relatent bien la productivité différentielle des plantes, la rémanence variable des graines, les phénomènes d'amoncellement/dérive dus au vent, etc., c'est-à-dire parce qu'elles donnent une image concrète de la disponibilité globale des ressources sur les milieux, nous retiendrons que les biomasses de graines sont un indicateur majeur, et assez fidèle, de la capacité d'accueil potentielle d'un gagnage. De plus, la liaison inverse existant entre ces biomasses et la salinité moyenne hivernale confère à cette dernière un rôle nouveau que l'on appréciera lors d'une évaluation rapide de la valeur biologique des zones humides.

Enfin, et malgré des imperfections, la méthode décrite ici renforce l'intérêt des analyses juxtaposées de carottages de substrat et de contenus stomacaux, données faciles à collecter au plan technique, pour l'étude de la dynamique d'utilisation alimentaire d'un quartier d'hiver dont l'exploitation est toujours complexe au plan biologique.

SUMMARY

Since feeding activity is mainly nocturnal and waterfowl diets are usually composed of prey supporting a broad range of salinity, determining the preferred feeding habitats of ducks wintering in a mediterranean delta is often difficult. A method of assessing these habitats is described which is based on computing the resources available on the main types of feeding grounds (from

mud-samples), and the prey found in the œsophagus of five species of ducks (Mallard, Pintail, Teal, Garganey and Shoveler) mainly killed in the morning (form hunters'bags). The data processing (Correspondance analysis) of the seed biomasses gives to the commonly ingested seeds an indicative value of the type of habitat in which they might be found by the ducks ; plant species also have coordinated measures on a factorial F1F2 chart (Fig. 1) which are further used in the automatic determination of each bird's feeding place (Fig. 4) according to the quality of its diet. From August to March, seasonal changes in nocturnal utilization of habitats (Fig. 6) can be related firstly to the general availability of the feeding grounds due to marsh management, rainfall flooding and rice harvesting. The intensity of use (Fig. 7) indicates that the choice for a feeding place itself is then more closely related to its high seed content than to the number of invertebrates, isolating the freshwater marshes and the rice-fields as the best feeding grounds. Night counts on quadrats using a light intensifier allow a comparison between lab and field data to detect possible biases (Fig. 9). The use of seeds only in assessing habitat choice gives satisfactory results for granivorous species (Mallard, Pintail, Teal) although they eat some animal prey (chironomids and molluscs) and even for mainly zoophagous species (Garganey and Shoveler). Taking into account many other habitat features, the seed biomasses and the average range of winter salinity provide an easy way of predicting accurately the night carrying capacity of the delta marshes.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements s'adressent à tous ceux qui nous ont apporté une aide précieuse, et notamment B. Magniny, R. Pringalle, P. Havet et M. Berthos, de l'Office National de la Chasse, qui ont contribué au financement de cette étude (contrat « Alimentation des canards granivores » effectué par l'un d'entre nous — JYP) et M. Gallois, de la Société Nationale de Protection de la Nature, qui en a assuré la gestion administrative (01-01-1979 - 31-03-1981) ; P. Heurteaux, Directeur du Centre d'Ecologie de Camargue, qui nous a fait bénéficier du soutien logistique de son laboratoire ; E. Coulet, Directeur de la Réserve Nationale de Camargue et L. Hoffmann, Président de la Fondation Tour du Valat, qui ont permis la réalisation du travail nocturne sur les terrains dont ils assurent la protection ; MM. Barnabé et Blanchard, de la S.E.F.T., qui ont autorisé le prêt du matériel de vision nocturne ; tous les propriétaires et chasseurs qui ont facilité ou permis les collectes de matériel ; J.-P. Paris, D. Pont, A. Dervieux aux divers stades du dépouillement, de l'identification du plancton et du codage des proies ; S. Nicolle pour la réalisation des dessins d'oiseaux ; J. Blondel, F. Bourlière, P. Dreux, P. Duncan, M. Lamotte et J.-D. Lebreton pour leurs critiques apportées à la version initiale du texte ; enfin, P. Campredon pour le soin tout particulier avec lequel il a corrigé ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- AFTON, A.D. (1979). — Time budget of breeding Northern Shovelers. *Wilson Bulletin*, 91 : 42-49.
- ATKINSON-WILLES, G. (1974). — The numerical distribution of ducks, swans and coots as a guide in assessing the importance of wetlands, in *Proc. Int. Conf. Conserv. Wetlands and Waterfowl*. Heiligenhafen 1974, M. Smart Ed. : 199-254.
- AUDA, Y. (1983). — *Rôle des méthodes graphiques en analyse des données : application au dépouillement des enquêtes écologiques*. Thèse 3^e Cycle, Univ. Lyon I, 130 pp.
- AUDA, Y., CHESSEL, D. et TAMISIER, A. (1983). — La dispersion spatiale des oiseaux au cours du cycle annuel : deux méthodes de description graphique. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, 297 : 387-392.
- BELLROSE, F.C. (1978). — *Ducks, geese and swans of North America*. Stackpole Books, Hamburg, Pa. : 540 pp.

- BENNETT, J.W. et BOLEN, E.G. (1978). — Stress response in wintering Green-winged Teal. *J. Wildl. Manage.*, 42 : 81-86.
- BLONDEL, J. (1975). — Les écosystèmes de Camargue. *Le Courrier de la Nature*, 35 : 43-56.
- BRITTON, B. et PODLEJSKI, V. (1981). — Inventory and classification of the wetlands of the Camargue (France). *Aquatic Botany*, 10 : 195-228.
- BURGESS, T.E. (1970). — *Foods and habitats of four Anatidids wintering on the Fraser Delta tidal marshes*. M. Sc. Thesis, Univ. Brit. Col., Vancouver : 124 pp.
- CAMPREDON, P. (1981). — Hivernage du Canard siffleur *Anas penelope* en Camargue (France). *Alauda*, 49 : 161-193 et 272-294.
- CAMPREDON, P. (1982). — *Démographie et écologie du Canard siffleur Anas penelope L. pendant son hivernage en France*. Thèse Univ., Univ. Montpellier, 162 pp.
- CAMPREDON, S., CAMPREDON, P., PIROT, J.Y. et TAMISIER, A. (1982). — *Manuel d'analyse des contenus stomacaux de canards et de foulques*. O.N.C. Ed., Paris : 88 pp.
- CHAMPEAU, A. (1979). — Les Invertébrés des étangs et des zones à submersion temporaire, in Structure des Communautés végétales et animales (Invertébrés) en Basse Camargue. *Terre et Vie*, Suppl. 2 : 147-157.
- CHEssel, D. et DEBOUZIE, D. (1983). — Analyse des Correspondances et écologie : causes et conséquences du succès. *Actes XII Coll. Méth. Math. appl. à la Géographie*. Besançon, octobre 1983, sous presse.
- CHEssel, D., LEBRETON, J.D. et PRODON, R. (1982). — Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, 295 : 83-88.
- COLEMAN, J.D. (1974). — Breakdownrates of foods ingested by starlings. *J. Wildl. Manage.*, 38 : 910-912.
- CONNELLY, D.P. et CHESEMORE, D.L. (1980). — Food habits of pintails, *Anas acuta*, wintering on seasonally flooded wetlands in the Northern San Joaquin valley, California. *Calif. Fish and Game*, 66 : 233-237.
- CRAMP, S. et SIMMONS, K.E.L. Ed. (1977). — *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 1, Oxford Univ. Press. : (vii) et 722 pp.
- DUBOIS, P. (1980). — Le complexe lagunaire de Razelm-Sinoe (Roumanie) : importante étape pour la Sarcelle d'été (*Anas querquedula*) en migration post-nuptiale. *Gerfaut*, 70 : 211-223.
- GARTSHORE, R.G., BROODS, R.J., SOMERS, J.D. et GILBERT, F.F. (1979). — Temporal change in gullet food passage in pened Red-winged Blackbirds (*Aegielus phoeniceus*) : significance for research in feeding ecology. *Can. Jour. Zool.*, 57 : 1592-1596.
- HAFNER, H. (1977). — *Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de Hérons (Egretta garzetta, Ardeola ralloides, Ardeola ibis, Nycticorax nycticorax) pendant leur nidification en Camargue*. Thèse Univ., Toulouse, 183 et XLIX pp.
- HEMERY, G., HOUSTA, F., NICOLAU-GUILLAUMET, P. et ROUX, F. (1979). — Distribution géographique, importance et évolution numérique des effectifs d'Anatidés et de Foulques hivernant en France (janvier 1967-1976). *Bull. Off. Nat. Chasse*, mai 1979 : 5-92.
- HEURTEAUX, P. (1970). — Rapports des eaux souterraines avec les sols halomorphes et la végétation en Camargue. *Terre et Vie*, 30 : 619-629.
- HOLM, E.R. et SCOTT, M.L. (1974). — Dietary needs, in *Raising wild ducks in captivity*. D.O. Hyde Ed. Intl. Wild Waterfowl Assoc. : 155-167.
- ISENMANN, P. (1979). — Le partage des biotopes de Camargue par les Laridés nicheurs. *L'Oiseau R.F.O.*, 49 : 91-103.
- JOYNER, D.E. (1980). — Influence of invertebrates on pond selection by ducks in Ontario. *J. Wildl. Manage.*, 44 : 700-705.
- KAMINSKI, R.M. et PRINCE, H.H. (1981). — Dabbling duck and aquatic macroinvertebrate responses to manipulated wetland habitat. *J. Wildl. Manage.*, 45 : 1-15.
- KRAPU, G.L. (1979). — Nutrition of female dabbling ducks during reproduction, In : *Waterfowl and Wetlands — an integrated review*. T.A. Bookhout Ed. Madison, Wi., 1977 : 59-70.

- MACAN, T.T. (1970). — *A guide to freshwater invertebrate animals*. Longman Ed., London.
- MILLER, K.J. (1976). — Activity patterns, vocalizations and site selection in nesting Blue-winged Teal. *Wildfowl*, 27 : 33-43.
- MOISAN, G., SMITH, R.I. et MARTINSON, R.K. (1967). — The Green-winged Teal : its distribution, migration and population dynamics. *U.S. Fish and Wildl. Serv., Sc. Rep.*, 100 : 247 pp.
- MOLINIER, R. et TALLON, G. (1970). — Prodrôme des unités phytosociologiques observées en Camargue. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Marseille, 30 : 5-110.
- MOLODOVSKI, A.V. (1971). — (Alimentation de la Sarcelle d'hiver et de la Sarcelle d'été sur la retenue de Gorki.) *Ornitologija*, 11 : 20-25.
- MURKIN, H.R., KAMINSKI, R.M. et TITMAN, R.D. (1982). — Responses by dabbling ducks and aquatic invertebrates to an experimentally manipulated cattail marsh. *Can. Jour. Zool.*, 60 : 2324-2332.
- NEELY, W.W. (1956). — How long do duck foods last underwater? *Trans. N. Am. Wildl. Conf.*, 21 : 191-198.
- OLNEY, P.J.S. (1963). — The autumn and winter feeding biology of certain sympatric ducks. *Trans. VI Congr. Union Game Bird* : 309-322.
- PALMER, R.S. Ed. (1976). — *Handbook of North American Birds* : Vol. 2 *Waterfowl* Part 1. Yale Univ. Press. New Haven, xi et 521 pp.
- PALMISANO, A.W. (1971). — The effect of salinity on the germination and growth of plants important to wildlife in the Gulf Coast marshes. *Proc. Southeast. Assoc. Game and Fish Commissioners*, 25 : 215-223.
- PIALOT, D., CHESSEL, D. et AUDA, Y. (1983). — Description de milieux et analyse factorielle des correspondances multiples. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, sous presse.
- PIROT, J.Y. (1981). — *Partage alimentaire et spatial des zones humides camarguaises par 5 espèces de canards de surface en hivernage et en transit*. Thèse 3^e Cycle, Univ. Paris, 130 pp.
- PIROT, J.Y. (1982). — Exploitation alimentaire nocturne des grands types de milieu camarguais par 5 espèces de canards de surface en hivernage et en transit. *Rapp. ann. act. O.N.C./C.N.R.S.* : 137 pp.
- PONCE, F. (1981). — Biomasses de nourriture disponible pour quatre espèces de canards granivores en Camargue. *Rapp. ENITA*, Dijon : 79 pp.
- PREVOST, M.B., JOHNSON, A.S. et LANDERS, J.L. (1978). — Production and utilization of waterfowl foods in brackish impoundments in South Carolina. *Proc. Southeast. Assoc. Game and Fish Commissioners*, 32 : 60-70.
- ROLLO, J.D. et BOLEN, E.G. (1969). — Ecological relationship of Blue-winged Teal and Green-winged Teal in the high plains of Texas in early fall. *The South. Nat.*, 14 : 171-188.
- ROUX, F., JARRY, G., MAHÉO, R. et TAMISIER, A. (1976-1977). — Importance, structure et origine des populations d'Anatidés hivernant dans le delta du Sénégal. *L'Oiseau R.F.O.*, 46 : 299-336 et 47 : 1-24.
- SHEARER, L.A., JAHN, B.J. et LENZ, L. (1969). — Deterioration of duck food when flooded. *J. Wildl. Manage.*, 33 : 1012-1015.
- STERBETZ, I. (1968). — Comparative feeding examination of Garganey and Teal in Hungary. *Allat. Közlemenyek*, 55 : 119-122.
- SUGDEN, L.G. (1973). — Feeding ecology of Pintail, Gadwall, American Wigeon and Lesser Scaup ducklings. *Can Wildl. Serv. Rep. ser.*, 24 : 45 pp.
- SWANSON G.A. et BARTONEK, J.C. (1970). — Bias associated with food analysis in gizzards of Blue-winged Teal. *J. Wildl. Manage.*, 34 : 739-746.
- SWANSON, G.A. et MEYER, M.I. (1977). — Impact of fluctuating water levels on feeding ecology of breeding Blue-winged Teal. *J. Wildl. Manage.*, 41 : 426-433.
- TAMISIER, A. (1966). — Dispersion crépusculaire des sarcelles d'hiver *Anas c. crecca* L. en recherche de nourriture. *Terre et Vie*, 20 : 316-337.
- TAMISIER, A. (1971 a). — Régime alimentaire de la Sarcelle d'hiver, *Anas c. crecca* en Camargue. *Alauda*, 39 : 261-311.
- TAMISIER, A. (1971 b). — Les biomasses de nourriture disponible pour les sarcelles d'hiver *Anas c. crecca* en Camargue. *Terre et Vie*, 25 : 344-377.

- TAMISIER, A. (1979). — The functional units of wintering ducks : a spatial integration of their comfort and feeding requirements. *Verh. orn. Ges. Bayern*, 23, (1978-1979) : 229-238.
- TAMISIER, A. et TAMISIER, M.C. (1981). — L'existence d'Unités Fonctionnelles démontrée chez les sarcelles d'hiver en Camargue par la bio-téléométrie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35 : 563-579.
- THOMAS, G. (1982). — Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouses Washes, England. *J. Zool. Lond.*, 197 : 131-172.
- TITMAN, R.D. (1981). — A time-activity budget for breeding mallards (*Anas platyrhynchos*) in Manitoba. *Can Field-Nat.*, 95 : 266-271.
- TITMAN, R.D. (1982). — Behavior and body condition of wintering mallards, shovelers and green-winged teals in Northern California. Mc Gill Univ., *Unpublished report*, 17 pp.
- TOFT, C.A., TRAUGER, D.L. et MURDY, H.W. (1982). — Tests for species interactions : breeding phenology and habitat use in subarctic ducks. *Am. Nat.*, 120 : 586-613.
- TOURENQ, J.N. (1973). — *Recherches écologiques sur les Chironomides (Diptera) de Camargue*. Thèse Etat, Toulouse : 424 pp.
- VERHOEVEN, J.T.A. (1980). — The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. *Aquatic Botany*, 6 : 197-268.
- YEO, R.R. (1965). — Life history of Sago Pondweed. *Weeds*, 13 : 314-321.