



HAL
open science

Le canard Souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne

Jean-Yves Pirot, Didier Pont

► **To cite this version:**

Jean-Yves Pirot, Didier Pont. Le canard Souchet (*Anas clypeata* L.) hivernant en Camargue : alimentation, comportement et dispersion nocturne. *Revue d'Écologie*, 1987, 42 (1), pp.59-79. hal-03529530

HAL Id: hal-03529530

<https://hal.science/hal-03529530>

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.

LE CANARD SOUCHET (*ANAS CLYPEATA* L.)
HIVERNANT EN CAMARGUE :
ALIMENTATION, COMPORTEMENT ET DISPERSION NOCTURNE

Jean-Yves PIROT* et Didier PONT**

Le Souchet (*Anas clypeata*) est un canard de surface (*Anatinae*) très répandu en zone holarctique (Cramp et Simmons, 1977). Les études qui traitent de la biologie de la reproduction de cette espèce (MacKinney, 1970 ; Poston, 1974 ; Seymour, 1974) et de la place qu'elle occupe en été dans la communauté des oiseaux d'eau (Bellrose, 1976 ; Poysa, 1983) sont nombreuses. A l'opposé, les travaux concernant les exigences du Souchet au cours de la phase hivernale du cycle annuel sont plus rares (White et James, 1978 ; Thomas, 1982), mais permettent toutefois d'apprécier l'isolement trophique de l'espèce dû à son régime zoophage et à l'exploitation préférentielle des milieux doux à faiblement saumâtres. Nos connaissances apparaissent d'autant plus insuffisantes que les populations d'oiseaux hivernant en zone tempérée sont confrontées à des ressources réduites susceptibles d'agir comme facteurs limitants à l'égard de la taille des populations (Fretwell, 1972). En effet, on sait que la capacité de reproduction de la plupart des espèces d'Anatidés dépend en large part des réserves de graisse acquises en fin d'hiver (Ankney et MacInnes, 1978 ; Krapu, 1981, par exemple).

L'étude de la stratégie alimentaire hivernale de cette espèce est malaisée car le Souchet s'alimente de proies planctoniques (Swanson *et al.*, 1979) dont l'identification est délicate dès lors que leur diversité est élevée. De plus, et comme pour d'autres espèces de canards de surface, l'activité alimentaire du Souchet intervient principalement la nuit sur les quartiers d'hiver, alors qu'elle occupe une part non négligeable de la journée durant la reproduction (Afton, 1979) ; les localités qui sont alors exploitées de nuit sont bien souvent différentes de celles utilisées le jour comme remises.

Le but de ce travail est de fournir les éléments étho-écologiques nécessaires à la compréhension des exigences alimentaires hivernales d'une population de souchets qui exploite de manière traditionnelle une zone humide d'importance internationale. Nous établissons tout d'abord une typologie des habitats basée sur la disponibilité des ressources dans un delta où salinité et submersion variables autorisent la présence d'une faune planctonique diversifiée. Le régime alimentaire fait ensuite l'objet d'un examen détaillé qui permet une première défi-

* Bureau International de Recherches sur les Oiseaux d'Eau, BIROE, Slimbridge, Glos. GL2 7BX, Royaume Uni.

** Laboratoire d'Hydrobiologie et d'Ecologie, Université de Provence Saint Charles, Place Victor-Hugo, F-13331 Marseille Cedex.

nition des préférences spatiales de l'espèce. Par la suite, la distribution nocturne des souchets en recherche de nourriture est précisée par dénombrements successifs d'une série de quadrats préétablis. Le suivi de la masse corporelle et la quantification des dépenses énergétiques journalières permettent aussi de considérer l'influence périodique d'un certain nombre de facteurs limitants sur l'accumulation des réserves. L'intégration de cet ensemble favorise enfin une première évaluation de l'impact possible du Souchet sur les biocénoses aquatiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — Ressources disponibles : les populations de microcrustacés (Entomostracés) et la macrofaune aquatique (Malacostracés, Insectes) sont échantillonnées de nuit lors de l'estimation des densités de souchets en recherche de nourriture (cf. D) à l'aide d'un filet à plancton de vide de maille 80 microns et de diamètre 16 cm (Chodorowski, 1971). La longueur du trait est fixée à 20 m, soit un volume filtré d'environ 300 litres. Les échantillons sont préservés dans de l'alcool à 50 %. Si nécessaires, les prélèvements sont fractionnés avant comptage grâce à la technique de Motoda (1959). Les organismes dominant sont identifiés au niveau spécifique, les autres sont dénombrés au niveau des taxons regroupant les espèces d'écologie voisine. L'erreur d'échantillonnage est estimée sur trois séries de 6 prélèvements simultanés : l'index d'Elliot (1977) fournit une erreur comprise entre 26 % et 47 %, soit une précision suffisante pour le type de résultats envisagés ici. A chaque prélèvement sont également notées : la profondeur (cm), la salinité totale (g/l), l'abondance de la végétation émergente et riveraine comme la présence de macrophytes submergés (3 classes d'abondance). Les données relatives à la fraction alimentaire benthique (graines, Mollusques, larves de Chironomides) sont obtenues par carottages ($n = 87$; Ponce, 1981).

La classification des milieux à partir des proies qu'ils contiennent nécessite une revue bibliographique préalable : dans le cas des milieux non perturbés par l'homme, la topographie du site, sa situation géographique (distance par rapport à la mer) et la géologie du substrat (origine marine ou fluviatile) sont les paramètres qui déterminent la salinité (0 à 60 g/l) et la durée de la submersion (temporaire à permanent) (Heurteaux, 1970). En cas d'aménagements, la situation est modifiée en fonction de l'importance des apports d'eau douce d'origine rhodanienne (rizières, marais de chasse), d'eau de mer (salines) ou d'eau saumâtre (étangs permanents saumâtres) (Britton et Podlejski, 1981). Le pâturage des chevaux et des taureaux joue un rôle local en limitant le développement de la végétation palustre (principalement *Phragmites australis* et *Scirpus maritimus*). Les milieux permanents sont colonisés par une végétation aquatique de type *Potamogeton* sp., *Ruppia* sp. et *Zostera* sp. Dans les milieux temporaires, le développement des herbiers est favorisé par une mise en eau précoce à la période estivale.

Les Mollusques permettent la distinction de deux catégories de milieux : les milieux doux faiblement saumâtres (0 à 5 g/l) avec *Physa acuta*, *Planorbis planorbis* et *Limnea* sp. et les milieux très saumâtres où les Hydrobiidés sont les seuls Mollusques présents en abondance (Marazanof, 1969). Parmi les Copépodes, *Arctodiaptomus wierzejskii* est caractéristique des marais temporaires faiblement saumâtres (2 à 16 g/l), où la dessiccation du sédiment pendant l'assec estival est élevée. Dans ces milieux, la déshydratation osmotique s'ajoute à la perte en eau par évaporation durant l'assec et permet l'éclosion d'œufs de résistance à la remise en eau automnale (Champeau, 1970). Il est fréquemment associé au Cladocère *Daphnia magna* (Aguesse et Marazanof, 1966). *Eurythemora velox* colonise les stations temporaires et semi-temporaires à salinité élevée (20 à 40 g/l) situées en bordure de mer (Champeau, 1979). Autrefois dominante dans les étangs centraux (Petit et Schachter, 1954), elle en a été éliminée par le dessalement des eaux consécutif au développement de la riziculture. *Calanipeda aquaedulcis*, espèce eurytherme d'origine marine (2 à 50 g/l), est aujourd'hui caractéristique de ces étangs permanents (Corre *et al.*, 1982), mais on la rencontre également dans tous les biotopes en communication avec ces milieux (salicorniales saumâtres). *Acanthocyclops robustus* est une espèce tolérante et cosmopolite (Dussart, 1967) qui a profité du dessalement pour coloniser un grand nombre de nouveaux biotopes (Hertzog, 1935) ; c'est l'espèce dominante des eaux douces d'irrigation (Pont, 1983) et elle abonde dans les rizières (Pont, 1977), ainsi que dans les marais aménagés pour la chasse (Marazanof, 1963). Les Cladocères tels *Simocephalus vetulus*, les *Chydoridae* et les *Macrothricidae* sont des espèces phytophiles (Flössner, 1964 ; Whiteside *et al.*, 1978 ; Bevan *et al.*, 1980). Ostracodes et Harpacticides sont le plus souvent des éléments de la faune benthique (Tétard, 1974). A l'opposé, *D. magna* est une espèce filtreuse se rencontrant dans le plancton (Flössner, 1972).

L'analyse objective des relations proies-milieux est réalisée par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), en suivant les conseils d'utilisation de Auda (1983) et Chessel et Debouzie (1983), et en considérant l'abondance de 17 taxons dans 27 relevés.

B. — Régime alimentaire : les canards ($n = 59$ sur 8 stations) ont été capturés en 1979 et 1980 par des chasseurs locaux au cours de la période légale de chasse aux oiseaux d'eau (août à février). La plupart (90 %) des individus ont été collectés le matin et contiennent donc des proies représentatives des milieux occupés la nuit précédant la capture. Le poids des oiseaux est enregistré à 5,0 g près. Pour éviter les biais relatifs à la destruction différentielle des proies entre le jabot et le gésier (Swanson et Bartonek, 1970) et la digestion post-mortem des aliments, les contenus stomacaux sont rapidement préservés après prélèvement dans une solution d'alcool (50 %), et seules les proies de l'œsophage et du proventricule sont examinées par la suite (pour les procédures, voir Campredon *et al.*, 1982). Les résultats sont regroupés en trois périodes en fonction du nombre d'habitats disponibles : l'hiver *s.s.* (décembre à février) et deux périodes de pré-hivernage (août-septembre et octobre-novembre). Les proies ingérées font l'objet de regroupements lorsque leur écologie (proies animales) ou leur valeur indicatrice (graines) sont similaires.

C. — Comportements : les comportements manifestés au cours du cycle de 24 heures sont enregistrés en utilisant la méthode décrite dans Tamisier (1972), au cours de deux périodes (22-30 novembre 1979 et 20-28 février 1980). Les observations diurnes totalisent 39 heures sur des marais à herbiers (en novembre, groupes de 900-1 500 individus dont 38 % de femelles ; en février, groupes de 200-250 individus dont 38 % de femelles appariées à 86 %). Les observations nocturnes (26 heures, par pleine lune) sont effectuées sur des marais à herbiers et des marais naturels temporaires à l'aide d'un tube intensificateur de lumière (grossissement 4) sur des groupes de 6 à 26 individus. Seuls cinq comportements sont observés (alimentation, nage, sommeil, toilette et vol sur dérangement) sans distinction des sexes et de l'âge. Les parades nuptiales et les mouvements d'agressivité sont comptabilisés au titre de la nage. La durée des vols entre remise et gagnage n'est pas intégrée dans les résultats car elle ne dépasse pas 5 minutes par 24 heures. Les comportements alimentaires sont obtenus par balayage toutes les 15 minutes des groupes en recherche de nourriture à l'aide d'un télescope (grossissement 15-40). Les codes utilisés sont les suivants : B, bec ; BT, bec et tête ; TC, tête et cou ; BASC, bascule. Les dépenses énergétiques journalières relatives aux activités (DEJa) sont estimées en considérant le coût respectif des activités comme une fonction du Métabolisme Basal avec $MB = 75 \times W^{0,72}$ (Owen et Reinecke 1979) et $W =$ poids moyens sexes confondus : novembre, $W = 0,663$ kg, $n = 43$ et février, $W = 0,600$ kg, $n = 42$. L'effet des températures est calculé selon Prince (1979) : $(2,06 - 0,03 T) \times MB$, avec $T =$ °C.

D. — Occupation de l'espace : l'utilisation de l'espace alimentaire est d'abord appréhendée en juxtaposant les proies animales ingérées aux ressources disponibles par l'intermédiaire d'une Projection en Individus Supplémentaires (PIS ; pour les procédures et un exemple détaillé, cf. Pirot *et al.*, 1984). Cette méthode suppose implicitement que la fréquence des proies rencontrées dans les jabots est fonction de leur abondance relative dans les milieux visités, c'est-à-dire que les canards n'exercent aucune sélection parmi les ressources définies comme accessibles (présence dans la colonne d'eau, taille suffisante, etc.). Ce premier aperçu est ensuite confronté à des comptages nocturnes de canards effectués sur 15 zones représentatives de la diversité des conditions d'alimentation régnant dans le delta. Cet échantillonnage hebdomadaire (1979-80 : 175 heures) ou décadaire (1980-81 : 125 heures) nécessite l'utilisation d'une lunette binoculaire intensificatrice de lumière (sans grossissement) et d'une lampe torche, qui permettent de traverser les stations en distinguant l'envol des canards. En général, les dénombrements sont faits de 22.00 heures à 02.00 heures et les canards sont identifiés à l'envol grâce à la taille et au bruit émis par les battements d'ailes. Les comptages sont restreints aux individus les plus proches de l'observateur ; en conséquence, les dénombrements tendent à être exhaustifs sur les stations de faible superficie (inférieure à 5 ha) et bien délimitées, alors qu'une sous-estimation est probable lorsque les stations sont plus étendues et appartiennent à des milieux qui couvrent plusieurs milliers d'hectares (Salines, par exemple). Pour les souchets, qui ne fréquentent pas les milieux très ouverts et dont l'envol se produit le plus souvent à faible distance avec des battements d'ailes émettant un son spécifique, l'efficacité de détection est totale jusqu'à une distance d'environ 90 m.

RÉSULTATS

Habitat et ressources disponibles

Une première classification permet de distinguer 8 types de milieux (Tableau I) : A - les rizières, inondées après la récolte (octobre), sont colonisées par *A. robustus* et *P. planorbis*. Les Harpacticides sont présents dans la

TABLEAU I

Caractéristiques des principaux habitats camarguais susceptibles de servir de terrains d'alimentation au Souchet.

HABITATS	Rizières	Marais Permanents	Marais à Herbiers	Salicorniales Hautes (Na ⁺)	Marais Naturels Temporaires	Salicorniales Basses (Na ⁺)	Marais Saumâtres	Salines
Prélèvements (n)	2	1	2 3 2	2	2 4 4	2	1	1
Code	A	B	C1 C2 C3	D	E1 E2 E3	F	G	H
Profondeur hivernale (cm)	10	50	10 - 50	10	10 - 50	10	10 - 50	10 - 50
Salinité hivernale (g/l)	0	0	0,9 1,6 1,8	2,2	2,3 3,1 3,7	11,0	15,0	23,0
Recouvrement végétal	0	+++	+ + +	++	+ +++ +	+	+	+
Végétation submergée	0	+++	+++ ++ +++	0	0 + 0	0	+	++
Submersion (durée; 1=janvier)	10 à 1	1 à 12	7 à 5	10 à 1	10à5 10à6 10à5	10 à 2	10 à 5	1 à 12
Chasse (pres./abs.)	1	1	1 1 1	0	0 0 0	0	1	1
Pâturage (pres./abs.)	0	0	1 0 1	0	1 0 1	0	0	0
Biomasses graines (g/m ²)	18,0	4,0	28,0	6,5	15,0	3,0	3,0	4,5

ENTOMOSTRACES (%)

CALANIDES

<u>Calanipeda aquaedulcis</u> (1,3-1,5) ^a			50		1	29		+
<u>Diaptomus cyaneus</u>								
intermedius (2,5)					21			
<u>Arctodiaptomus wierzejskii</u> (1,8-2,8)					53	46	42	
<u>Eurytemora velox</u> (1,3-2,2)								44
<u>Hemidiaptomus ingens</u>								+
provinciae (5,0-5,5)					+			

CYCLOPIDES

<u>Halicyclops neglectus</u> (0,6)				+				
<u>Macrocyclops albidus</u> (1,7-2,5)		+						
<u>Acanthocyclops robustus</u> (1,3-1,5)	71	38	49 32 13	55		2		
<u>Diacyclops bicuspidatus</u>								
odessanus (1,0-1,6)			16		10		16	
<u>Megacyclops viridis</u> (1,5-3,0)		14	+	+				

<u>HARPACTICIDES</u> (1,0)	25				+			6	55	56	100			
<u>CLADOCERES</u>														
<u>Daphnia magna</u> (3,0-6,0)								80	34	3	1	50		
Autres Cladocères (1,0)	2	8	+	5						+	+			
<u>Chidoridae</u> + <u>Macrothricidae</u> (1,0)	1	35	37	2						3	43	3		
<u>OSTRACODES</u>														
	1	5	14	2				11	10	1	5	+		
TOTAL (n ind./l)	11	1	24	40	31			45	80	39	217	2	58	93
<u>MALACOSTRACES</u>														
<u>Gammarus</u> sp.												+	++	+
<u>MOLLUSQUES</u>														
<u>Physa</u> sp., <u>Limnea</u> sp.														
<u>Planorbis</u> sp.	3100	4700		570										
<u>Hydrobia</u> sp.									300	1300	2500	0	2500	0
<u>INSECTES</u>														
<u>Diptères</u> (n ind./m ²)	900	700		2300				940		1200	170	30	1700	
Autres larves d'Insectes	+	+	+	+	+++			++	++	0	+			

u - taille moyenne des femelles adultes, d'après Dussart (1967) et Flössner (1972), en mm.

colonne d'eau en raison de leur faible profondeur. B - les marais permanents à forte végétation palustre (*Phragmites* sp., *Typha* sp.) sont colonisés par *A. robustus* et les espèces dulçaquicoles et phytophiles (*Macrocyclops albidus*, *Mygalecyclops viridis*, *S. vetulus*, *Chydoridae*) sont abondantes. C - les marais à herbiers, aménagés à des fins cynégétiques par apports d'eau douce de la fin juillet au printemps, bénéficient de la présence constante d'*A. robustus* et des espèces phytophiles, mais d'autres organismes s'ajoutent à ce premier groupe en fonction des modes de gestion : 1) les marais doux où l'assec estival n'est pas respecté ne sont colonisés que par les espèces de ce premier groupe (C1) ; 2) lorsque les marais reçoivent de l'eau provenant des étangs permanents saumâtres *C. aquaedulcis*, *Diacyclops bicuspidatus odessanus* et *Gammarus* sp. sont abondants (C2) ; 3) lorsqu'une phase d'assec strict est maintenue, des espèces inféodées aux milieux temporaires (*D. magna*) apparaissent en automne (C3). D - les salicorniales temporaires faiblement saumâtres sont colonisées par *D. magna*, comme les milieux de type E, mais les apports hydrauliques en provenance des marais à herbiers (C) favorisent la présence d'*A. robustus* et éliminent les Calanides. E - les marais temporaires faiblement saumâtres sont les milieux les plus riches. La présence d'espèces capables de se maintenir sous formes de résistance pendant la phase d'assec (*A. wierzejskii*, *D. magna*) permet l'apparition de densités élevées dépassant plusieurs centaines d'individus par litre dès la remise en eau (E3). *Diaptomus cyaneus intermedius* et *Hemidiaptomus ingens provinciae* apparaissent lorsque la salinité est inférieure à 3 g/l (E1). Les arrivées d'eau de surface, douce ou saumâtre, n'éliminent pas cette faune autochtone lorsque les apports sont limités, et de nouveaux éléments s'ajoutent au peuplement (E2). L'abondance de la végétation émergente (Scirpes notamment) favorise la présence de Cladocères phytophiles. F - les salicorniales saumâtres, formées de grandes étendues de *Salicornia* sp. et *Arthrocnemum* sp., sont mises en eau à l'automne par débordement des étangs permanents centraux ; *C. aquaedulcis* est l'espèce dominante, à laquelle il faut ajouter *D. b. odessanus* et *Diacyclops bisetosus* lorsque la salinité est inférieure à 10 g/l. G - les marais temporaires saumâtres où *E. velox* est l'espèce caractéristique, accompagnée des Harpacticides (dont *Harpacticus littoralis*) et des Gammarides (*Gammarus* sp.). H - les salines, sursalées, ne sont colonisées que par les Harpacticides (*H. littoralis*, *Nannopus palustris*, etc.).

L'examen du plan factoriel F1 × F2 permet un regroupement des taxons selon leurs affinités écologiques (Fig. 1A). *Hydrobia* sp., *E. velox* et les Malacostracés sont caractéristiques des milieux saumâtres. *A. wierzejskii* identifie les stations strictement temporaires ; à l'opposé, *P. planorbis* et *P. acuta* distinguent les milieux permanents les plus doux. *C. aquaedulcis* fait la transition entre les milieux saumâtres et les autres stations. On obtient 6 types de milieux (Fig. 1B) : les milieux saumâtres et sursalés (1), doux permanents (2), aménagés faiblement saumâtres (3 et 4) et naturels strictement temporaires (5). Le groupe 6 correspond aux marais aménagés et stations temporaires qui reçoivent des apports saumâtres lorsque le niveau des étangs centraux atteint sa cote maximale.

L'utilisation des microcrustacés comme facteur de classification permet la distinction de sous-milieux pour les biotopes qu'une salinité inférieure à 5 g/l rend très attractif aux canards de surface. On établit donc une typologie des terrains d'alimentation plus précise que celle obtenue à partir des stocks de graines (Pirrot *et al.*, 1984), qui ne permettent pas de distinction entre les

milieux doux et les milieux faiblement saumâtres. L'abondance des espèces planctoniques témoigne avec fidélité des événements les plus récents intervenus sur le site, en particulier la qualité et la durée de l'assec estival, la provenance des eaux de submersion comme les variations possibles de salinité.

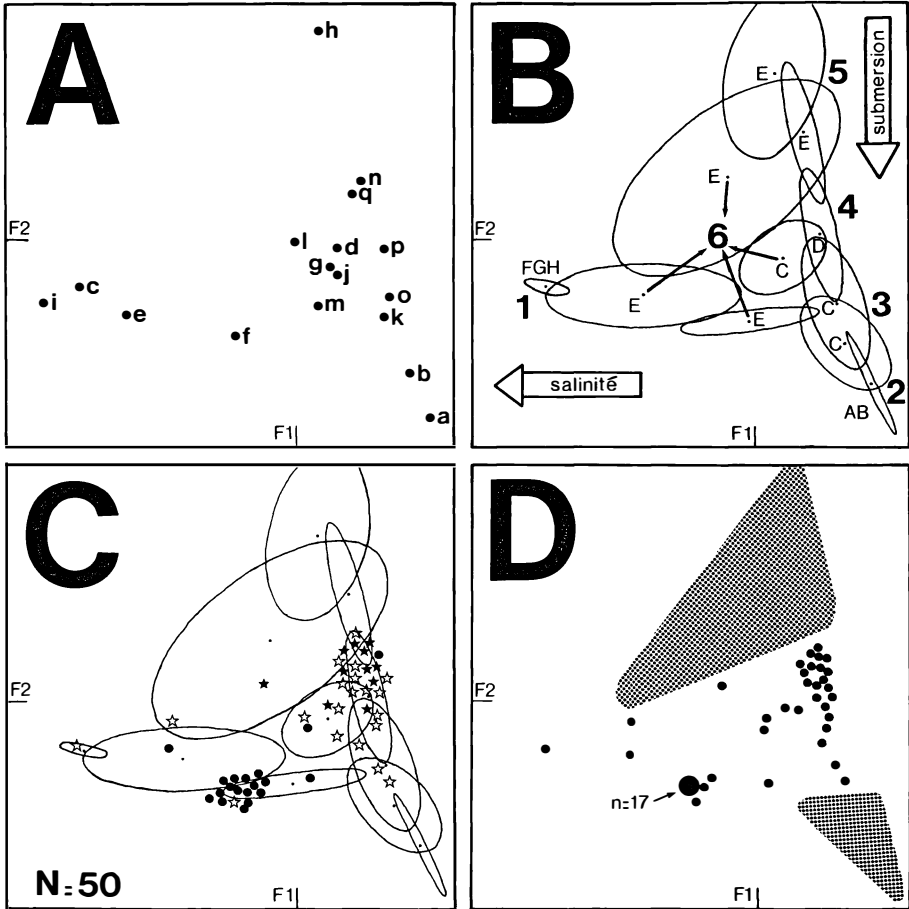


Figure 1. — Typologie (AFC) des milieux d'alimentation du Souchet et dispersion nocturne (PIS) d'un lot d'individus collectés à la chasse (N = 50).

A, Carte factorielle des espèces-taxons : a - *Physa* sp. et *Limnea* sp. ; b - *Planorbis* sp. ; c - *Hydrobia* sp. ; d - larves d'Insectes ; e - *Gammarus* sp. ; f - *Calanipeda aquaedulcis* ; g - *Diaptomus cyaneus intermedius* ; h - *Arctodiaptomus wierzejskii* ; i - *Eurytemora velox* ; j - *Hemidiaptomus ingens provinciae* ; k - *Acanthocyclops robustus* ; l - *Megacyclops viridis* ; m - *Diacyclops bicuspidatus oedessanus* ; n - *Daphnia magna* ; o - *Simocephalus vetulus* ; p - autres *Daphnidae* ; q - Ostracodes. B, Résumé de la typologie des milieux ; chaque ellipse représente la moyenne et la matrice de covariance de la distribution groupée sur le plan des taxons ; cet ensemble sert d'étalonnage : AB - Rizières et Marais Permanents ; C - Marais à Herbiers ; D - Salicorniaies faiblement saumâtres ; E - Marais Naturels Temporaires ; F - Salicorniaies saumâtres ; G - Marais saumâtres ; H - Salines. C, Détermination automatique des lieux de gagnages nocturnes par projection du contenu du jabot de souchets capturés à la chasse : (☆) sous-nuage août/septembre, (★) sous-nuage octobre/novembre, (●) sous-nuage décembre à février. D, Résumé de la dispersion nocturne d'août à février ; les zones hachurées indiquent les milieux non fréquentés.

TABLEAU II

Nombre moyen (N), fréquence (F %), et poids sec (W, en mg) des proies trouvées dans 59 jabots (et proventricules) de Souchet.

Proies	août septembre (14)			octobre novembre (24)			décembre janvier février (21)		
	N	F%	W	N	F%	W	N	F%	W
ANIMALES									
<u>Physa</u> sp.	0.4	(21)		52.3	(29)		1.2	(9)	
<u>Lymnaea</u> sp.	-			0.7	(8)		-		
<u>Planorbis</u> sp.	-			2.4	(4)		-		
<u>Hydrobia</u> sp.	0.5	(7)		3.7	(25)		-		
Total Mollusques	0.9	(29)	0.6	59.1	(46)	36.1	1.2	(9)	0.7
Chironomidae (l + p)	0.5	(14)		0.7	(25)		0.1	(5)	
Autres Insectes (ad + l)	14.5	(57)		9.1	(46)		0.5	(14)	
Total Insectes	15.0	(57)	35.4	9.8	(47)	23.7	0.6	(14)	1.6
Malascostracés	-			1.3	(25)		2.1	(14)	
Ostracodes	5.9	(71)		250.3	(67)		0.4	(14)	
Copépodes	8.1	(43)		66.8	(58)		66.0	(82)	
Cladocères	221.2	(43)		10.7	(33)		1.2	(14)	
Total Crustacés	235.2	(79)	9.2	329.1	(75)	14.9	69.7	(86)	10.6
Total Proies Animales	251.1	(79)	45.2	398.0	(83)	74.7	71.5	(86)	12.9
FRUITS/GRAINES									
Eaux douces*									
<u>Scirpus lacustris</u>	0.6	(21)		0.1	(8)		-		
<u>Myriophyllum spicatum</u>	-			0.2	(17)		0.3	(9)	
<u>Zannichelia palustris</u>	0.1	(7)		0.2	(13)		-		
Algae (<u>Chara</u> , oospores)	0.1	(7)		0.9	(25)		-		
<u>Scirpus littoralis</u>	0.4	(21)		1.2	(25)		0.3	(24)	
<u>Potamogeton pectinatus</u>	2.3	(50)		0.9	(33)		0.9	(29)	

Proies	août septembre			octobre novembre			décembre janvier février		
	(14)			(24)			(21)		
	N	F%	W	N	F%	W	N	F%	W
<u>Ranunculus</u> sp.	0.1	(7)		-			-		
<u>Juncus compressus</u>	0.1	(7)		1.8	(13)		-		
Total	3.7	(74)	10.4	3.5	(67)	5.4	1.5	(48)	4.0
Eaux Saumâtres									
<u>Arthrocnemum glaucum</u>	-			0.1	(4)		-		
<u>Salicornia europea</u>	-			0.2	(4)		0.3	(10)	
<u>Suaeda</u> sp.	-			0.1	(8)		-	(14)	
<u>Arthrocnemum fruticosum</u>	-			0.2	(13)		2.6		
<u>Ruppia maritima</u>	2.4	(7)		0.3	(13)		-		
Total	2.4	(7)	4.8	0.9	(25)	0.7	2.9	(19)	0.7
Plantes sans valeur indicatrice*									
<u>Scirpus maritimus</u>	0.1	(7)		0.3	(25)		1.2	(14)	
<u>Scirpus</u> sp.	0.1	(7)		-			-		
<u>Potamogeton pusillus</u>	0.1	(7)		0.2	(13)		-		
<u>Paspalum oaginatum</u>	0.4	(14)		0.5	(4)		-		
<u>Eleocharis palustris</u>	-			0.8	(8)		-		
Total	0.7	(22)	0.7	1.8	(33)	1.4	1.2	(14)	2.5
Total Proies Végétales	6.8	(86)	15.9	6.1	(92)	7.5	5.6	(52)	7.2
Total Proies			61.1			82.2			20.1
Taxon (S)	17			25			13		
H̄ (Shannon)	1.78			2.81			1.33		

Le poids des Mollusques et Ostracodes est donné coquille/carapace exclue.

* Valeur indicatrice selon Pirot et al. 1984

Régime alimentaire

Les proies animales représentent 81 % du poids moyen de nourriture rencontrée dans les jabots et 98 % du nombre moyen (Nm) de proies, la part résiduelle étant constituée de graines (Tableau II). Mâles et femelles consomment les mêmes proies en quantités comparables (Spearman ; $r = 0.806$, $P < 0.01$). Le zooplancton domine (Nm = 211 ; F% = 81), suivi des Mollusques (Nm = 20 ; F% = 37). En terme pondéral, la dominance du plancton n'apparaît pas (21 % du poids total seulement) en raison de son faible poids spécifique et de la vitesse de sa dégradation au cours des processus de pré-digestion ; en effet, les jabots contiennent fréquemment une fraction de Crustacés broyés non dénombrables, phénomène déjà noté par Thomas (1982). La faible abondance des proies dont le mode de vie est benthique (larves de Chironomides : Nm = 1 ; F% = 15), voire leur absence (Harpacticides), indique une prédation sélective à l'égard des organismes peuplant la colonne d'eau. Toutefois, l'accessibilité à certains éléments de la faune benthique (Mollusques, Ostracodes) est facilitée par la présence d'herbiers aquatiques. La taille des proies joue un rôle important : *Chydoridae* et *Macrothricidae*, de taille souvent inférieure au mm, n'ont été notés qu'une fois malgré leur forte disponibilité ; cette constatation s'applique aussi aux Harpacticides et aux graines de taille inférieure à 1,3 mm (Pirrot, 1981).

L'abondance relative des différentes proies varie d'une période à l'autre. En août et septembre, les Cladocères (*D. magna*) dominent (Tableau III), accompagnés d'Insectes (surtout *Sigara* sp.). On note la rareté des Mollusques et l'absence des Malacostracés. Les Ostracodes et *A. robustus* sont prélevés souvent, mais en faibles quantités. En octobre et novembre, les Ostracodes et les Mollusques (principalement *P. acuta*) sont abondants. On constate l'apparition des Malacostracés (principalement *Gammarus* sp.), l'augmentation des Copépodes (*A. robustus*, *M. viridis*) et la diminution sensible des Cladocères.

TABLEAU III

Nombre moyen (N) et fréquence (F %) des Entomostracés présents dans les jabots (et proventricules) de 59 souchets capturés à la chasse.

Entomostracés	août septembre		octobre novembre		décembre janvier février		Tolérance
	(14)		(24)		(21)		
	N	F%	N	F%	N	F%	
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	0.1	7	6.7	17	58.9	76	2 - 50 ^a
<i>Acanthocyclops robustus</i>	8.0	43	47.4	33	7.0	10	0 - 10 ^a
<i>Megacyclops viridis</i>	-		12.7	17	0.1	5	0 - 8 ^a
<i>Daphnia magna</i>	220.4	29	5.5	21	1.2	14	0.5 - 24 ^b
<i>Simocephalus vetulus</i>	0.8	14	3.1	17	-		0 - 2 ^b
Autres <i>Daphnidae</i>	-		2.1	8	-		

Salinités (‰) selon a- Chamceau 1970 et b- Flössner 1972

De décembre à février, le régime alimentaire est marqué par la raréfaction de la plupart des proies à l'exception des Copépodes (*C. aquaedulcis*) et des Gammares.

L'alimentation du Souchet se caractérise donc par l'ingestion de macrofaune d'août à septembre, mais le zooplancton constitue l'essentiel des proies ingérées au cours de l'hiver ; cette évolution est dépendante de la disponibilité des ressources car *D. magna* et *Sigara* sp. sont des espèces pionnières qui indiquent une recherche de nourriture au sein de milieux nouvellement mis en eau (première période). Au cours de l'automne, le développement progressif des herbiers favorise l'ingestion de Mollusques et d'Ostracodes (deuxième période), mais l'élévation des niveaux d'eau limite par la suite l'accessibilité de ces proies (troisième période). D'octobre à février, l'apparition progressive d'*Hydrobia* sp. et de *C. aquaedulcis* reflète l'exploitation de milieux plus saumâtres dont les surfaces s'accroissent.

Cette diversification du régime alimentaire d'août à novembre est mise en évidence par l'augmentation du nombre d'espèces ou de groupes ingérés (S), et par l'accroissement de l'indice de diversité (H de Shannon). A cette période d'extension des surfaces disponibles, et de forte productivité biologique, succède l'hiver où le régime alimentaire est peu diversifié. Les poids de nourriture trouvée dans les jabots évoluent de manière similaire : à partir de décembre, le poids moyen du contenu des jabots est 3,6 fois plus faible qu'auparavant, ceci en raison de la diminution de la fraction alimentaire animale.

L'hypothèse d'une réduction des quantités totales ingérées est confirmée par l'analyse des variations pondérales des individus (Tableau IV). D'août à janvier, les mâles sont plus lourds que les femelles (80 g ; $P < 0,01$), mais en

TABLEAU IV
Variations pondérales d'un lot de souchets capturés à la chasse.
Les variances des 8 groupes sont identiques (test F, $p > 0.05$),
à l'exception des femelles du premier groupe ($p < 0.05$).

	août septembre	\bar{x}	octobre novembre	\bar{x}	décembre janvier	\bar{x}	février mars
Mâles	639.7 ^a (47.0) ^b n = 19	4.461 ***	712.0 (57.5) n = 25	0.944 ns	696.4 (58.8) n = 21	4.856 ***	612.5 (63.9) n = 28
Femelles	557.2 (82.9) n = 9	2.732 *	620.0 (42.1) n = 20	0.706 ns	630.0 (49.0) n = 22	2.519 *	587.9 (48.8) n = 14

a - poids moyen en g, b - écart-type
ns, différence non significative
*, $p < 0.05$; ***, $p < 0.001$

février-mars les deux sexes ont des poids comparables ($P > 0,05$). Dans la mesure où les quantités labiles de protéines et de calcium sont faibles chez les canards (Baldassare *et al.*, 1980 ; Chappell et Titman, 1983), les variations pondérales sont liées à l'évolution des stocks de lipides et rendent compte assez fidèlement de la condition physiologique des individus. Les fortes quantités de nourriture ingérée pendant les quatre premiers mois favorisent donc l'amélioration de la condition corporelle s.s., avec un gain pondéral de 65 g et 68 g pour les mâles et les femelles respectivement (soit 10 % et 12 % du poids initial). En décembre et janvier, la stabilisation des poids montre que la réduction des quantités ingérées est d'abord insuffisante pour provoquer l'amointrissement des réserves. En février et mars, la chute des poids traduit une baisse de la condition corporelle due au mélange de la population autochtone avec des migrants pré-nuptiaux en provenance de la péninsule ibérique ou d'Afrique du Nord.

Comportements

En moyenne, les souchets passent 53 % du temps total en recherche de nourriture (Tableau V), principalement la nuit, alors que le sommeil, la nage,

TABLEAU V
Répartition diurne et nocturne des principales activités manifestées par le Souchet, et estimation des Dépenses Énergétiques Journalières (DEJ).

Activités		Alimentation	Sommeil	Nage	Toilette	Vol	Total
MB (x)*		2.2 ^(a,b)	1.3 ^(c)	4.2 ^(d)	1.8 ^(b)	12.5 ^(b)	
Novembre 22 - 30, 1979. Température moyenne 7.8°C							
Jour	h	00.33	06.46	01.56	00.45	00.45	10.45
	%	(5)	(63)	(18)	(7)	(7)	
Nuit	h	12.27	00.24	-	00.24	-	13.15
	%	(94)	(3)		(3)		
Sur 24 heures	h	13.00	07.10	01.56	01.09	00.45	24.00
	%	(54)	(30)	(8)	(5)	(3)	
Energie dépensée à t (°C) locale (kcal/oiseau/jour)		121.40	39.50	34.40	08.80	39.80	243.90 (DEJ)
Février 20 - 28, 1980. Température moyenne 9.1°C							
Jour	h	01.30	09.03	00.41	00.53	00.08	12.15
	%	(12)	(74)	(6)	(7)	(1)	
Nuit	h	11.10	00.07	00.14	00.14	-	11.45
	%	(95)	(1)	(2)	(2)		
Sur 24 heures	h	12.40	09.10	00.55	01.07	tr**	24.00
	%	(53)	(38)	(4)	(5)		
Energie dépensée à t (°C) locale (kcal/oiseau/jour)		107.60	46.00	14.90	07.80	06.40	182.70 (DEJ)

MB (x)* : coefficients multiplicateurs du MB selon a.- Owen et Reinecke (1979), b.- Wooley et Owen (1978), c.- Prince (1979), d.- Prange et Schmidt-Nielsen (1970).

tr** <1.0%

le vol, et dans une moindre mesure la toilette, sont des activités pratiquées sur les milieux occupés le jour ($P < 0,05$). Le comportement alimentaire dominant (57 %) est TC en nage active (BT = 15 %, BASC = 15 %, B = 13 %), ce qui permet une capture des proies à 15-25 cm sous la surface de l'eau (Poysa, 1983). Pour la majorité des canards, les vols crépusculaires en direction des gagnages interviennent 12 min (e.t. = 9 min, $n = 7$) avant la nuit noire et le lever du jour. En conséquence, il y a ségrégation entre activités diurnes d'une part, lieu de remise et gagnages d'autre part.

Les dérangements causés par les prédateurs aviens Goéland leucophée (*Larus cachinnans*) et Busard des roseaux (*Circus aeruginosus*) sont responsables de 94 % des vols et ne sont jamais observés la nuit. Fin novembre, les dérangements par ces deux espèces sont également fréquents ($n = 1,5$ dér./heure), mais trois fois plus d'individus s'envolent lorsqu'un Goéland est l'initiateur du dérangement (62 % *versus* 20 % pour le Busard). Le temps passé en vol est aussi plus important dans le cas d'un dérangement causé par un Goéland (17 sec *versus* 10 sec si c'est un Busard), ce qui conduit à 36 min et 6 min de vol dus aux Laridés et aux Rapaces respectivement. Fin février, leurs tentatives de prédation sont 3 fois (Goéland) à 7 fois (Busard) moins nombreuses ($P < 0,01$), et les canards réagissent également en moindre nombre (30 %) quelque soit le prédateur ; ainsi, le temps de vol est réduit en raison de la dispersion des prédateurs, de l'accoutumance des canards et/ou de la répartition plus lâche des individus sur le plan d'eau. Les souchets sont donc 5 à 10 fois plus sensibles aux dérangements aviens que les sarcelles d'hiver (*A. crecca*) et les siffleurs (Tamisier, 1972 ; Campredon, 1981), notamment à l'égard des Laridés, et ceci pourrait expliquer l'alimentation toujours nocturne. Quoiqu'il en soit, seuls 10 % des dérangements ont conduit à des évasions limitées en moyenne à 7 % des oiseaux présents ; de plus, la diminution des dérangements en fin d'hiver ne réduit pas la prépondérance de l'alimentation nocturne.

Les variations saisonnières reflètent les modifications des activités diurnes ($P < 0,05$), avec une réduction du vol (- 82 %) et de la nage (- 53 %) au profit d'une élévation du temps consacré au sommeil (+ 28 %). En fin février, l'augmentation de l'alimentation diurne compense seulement la réduction de la durée de la nuit et les souchets s'alimentent donc autant qu'à la fin du mois de novembre, sans que l'on note d'hyperphagie pré-migratoire, comme c'est souvent le cas à cette saison chez les canards de surface (Paulus, 1984 ; Miller, 1985).

Utilisation nocturne de l'espace

L'approche théorique par utilisation de la procédure PIS montre que 80 % des individus capturés en août et septembre sont clairement positionnés dans les marais aménagés temporaires, seuls disponibles en fin d'été (Fig. 1C). D'octobre à novembre, l'augmentation de l'amplitude d'habitat traduit l'occupation des milieux aménagés subissant des apports d'eau saumâtre ; ces derniers sont très visités de décembre à février. On notera que les milieux salés sont très peu exploités, et que les milieux doux permanents, les milieux naturels temporaires ne sont jamais visités (Fig. 1D).

Les densités de canards obtenues par comptages nocturnes sur quadrats permettent une approche beaucoup plus directe et réaliste de l'occupation de l'espace (Tableau VI). La représentativité de ces densités nocturnes (ND) est attestée par la corrélation obtenue ($r = 0,90$, $P < 0,01$) avec l'évolution des

TABLEAU VI

Densités nocturnes (n ind./ha) de souchets au sein des différents habitats camarguais, obtenues par comptages avec intensificateur de lumière (hivers 1979-80 et 1980-81 confondus).

Habitats	Code	Août (8)	Septembre (9)	Octobre (10)	Novembre (11)	Décembre (12)	Janvier (1)	Février (2)	Mars (3)	Avril (4)	Capacité d'accueil
Rizières	A			-	-	-	-				
Marais Permanents	B	-	-	-	-	0,75(0,35)	0,50(0,71)	-	-	-	0,14
Marais à Herbiers	C3	0,07(0,10) ^a	0,47(0,30)	2,26(1,21)	2,75(0,06)	2,04(0,66)	2,71(0,71)	3,19(0,23)	2,69(0,27)	1,40(0,86)	1,95
Salicorniaies faiblement Saumâtres	D			-	-	-	-	-			
Marais Naturels Temporaires	(E1 E2 E3)	-	-	0,16(0,36)	1,72(1,05)	1,20(0,80)	1,60(1,26)	1,30(1,58)	0,10(0,20)	-) 0,97
				-	-	-	0,25(0,35)	-	-	-	
				-	4,28(2,11)	3,57(0,35)	5,88(1,01)	1,93(1,25)	0,20(0,16)	-	
Salicorniaies Saumâtres	F			-	-	-	-	-			
Marais Saumâtres	G			-	-	-	0,16(0,22)	0,35(0,41)	-	-	0,07
Salines	H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Milieux disponibles (n)		3,3	3,3	8,0	8,0	8,0	8,0	7,0	5,0	5,0	
Densités moyennes (ND)		0,02	0,14	0,29	0,59	0,55	0,74	0,66	0,56	0,28	
Effectifs hivernants (VN) ^b			3450	4500	10550	13250	13000	11700	7650		

^a - écart type, ^b - d'après dénombrements aériens (1979 - 80 et 1980 - 81), Tamisier com.pers.
(-) milieux disponibles non fréquentés

effectifs totaux (VN) présents en Camargue. L'essentiel (93 %) des stationnements s'effectue sur les marais aménagés (C3) et les marais naturels temporaires (E1, E3). L'absence de canards, ou la faible utilisation de certains milieux, s'expliquent par des niveaux d'eau toujours inférieurs à 10 cm (A, D, F) et une végétation émergente très recouvrante (B, E2). Ces deux paramètres conditionnent en premier lieu l'accès aux ressources, mais ces dernières limitent directement les stationnements lorsque les densités zooplanctoniques sont faibles (G, B, F), ou lorsque les proies de taille inférieure à 1 mm sont majoritaires (F, G, H). Les fortes densités de canards sont favorisées par des niveaux d'eau régulièrement compris entre 10 cm et 50 cm, la présence de troupeaux de taureaux et de chevaux qui limitent le recouvrement du plan d'eau par la végétation émergente (E1, E3), la présence d'herbiers aquatiques abritant Mollusques et Ostracodes (C3), et des densités élevées de zooplancton (40 à 200 ind./l).

A partir d'août et jusqu'aux pluies d'automne (octobre-novembre), les souchets s'alimentent exclusivement dans les marais à herbiers aménagés (C3). Selon la date d'intervention des pluies (dans ce cas début octobre) et leur importance, ils effectuent ensuite un transfert vers les marais naturels temporaires (E) qui rassemblent 33 % des effectifs de novembre à janvier. On observe un temps de latence d'environ un mois entre la mise en eau des marais temporaires et l'apparition des canards, qui correspond à la phase de colonisation initiale du plan d'eau par le plancton. A partir de février, l'assèchement progressif de ces milieux qui s'accompagne parfois d'un développement d'algues filamenteuses (*Cladophora* sp. ; E3), provoque un retour des canards vers les marais aménagés ; ces derniers accueillent alors l'essentiel (97 %) des effectifs présents en Camargue en mars et en avril.

DISCUSSION

La confrontation des résultats issus des deux méthodes de détermination de l'amplitude d'habitat confirme la non fréquentation des milieux saumâtres et sursalés, des milieux doux semi-permanents et des rizières. Il apparaît pourtant que la première méthode surestime l'utilisation des milieux aménagés pour la chasse, où la plupart des individus a été prélevée, au détriment de l'utilisation des marais temporaires. En conséquence, la diversité des proies ingérées est dangereusement sous-estimée par omission de la faune caractéristique des marais naturels (Copépodes Calanides), où la pression de chasse est faible ou nulle. L'utilisation de matériel collecté par les chasseurs est une pratique banale en biologie du gibier, mais il est clair qu'elle relève d'un choix méthodologique dont les contraintes ne doivent pas être ignorées.

Le Souchet apparaît hautement spécialisé dans l'exploitation de deux types d'habitats seulement. Les marais aménagés sont toujours utilisés du fait de la précocité de la mise en eau, de la prévisibilité et de l'importance des ressources. En fin d'été, ils facilitent l'accueil des populations migratrices en permettant l'accroissement rapide de leurs réserves de graisse, et jouent un rôle important dans le soutien énergétique des migrateurs après la fermeture de la chasse fin février. A l'opposé, la capacité d'accueil des marais naturels temporaires dépend de la pluviométrie et leurs surfaces sont variables au cours de l'hiver et d'une année sur l'autre. Susceptibles d'offrir des ressources importantes en fin d'automne, ils contribuent à la stabilité pondérale des hivernants et permettent

de soustraire une fraction non négligeable de la population à la pression de chasse. L'extension des surfaces de marais équipés pour recevoir des apports d'eau douce permet de circonvenir les inconvénients d'une réduction de la taille des milieux naturels en cas de sécheresse. Cette modification de l'habitat peut donc expliquer l'augmentation des effectifs de Souchet hivernant en Camargue, notée dès le début des années 1970 par Hemery *et al.* (1979), et leur forte utilisation du delta en période de transit pré-nuptial. Il est cependant dommage de ne pouvoir confronter cette augmentation graduelle des effectifs avec des données précises sur l'accroissement progressif des surfaces aménagées. Parmi les différents modes de gestion hydraulique, nous recommandons celui incluant un assec estival car il est le plus approprié au développement des organismes aquatiques auxquels le Souchet est adapté.

La synthèse des éléments présentés ci-dessus permet une première approche de la stratégie alimentaire hivernale du Souchet. Faisant suite à un engraissement automnal, la phase hivernale de stagnation des poids correspond à une période de réduction des biomasses ingérées et indique une baisse de l'efficacité alimentaire, sans aucun doute liée aux variations saisonnières des quantités de ressources disponibles. Dans les milieux temporaires, les densités de Cladocères (*D. magna*) atteignent classiquement un maximum au cours des deux premiers mois de submersion, et sont minimales aux mois les plus froids. Les populations de Copépodes suivent la même évolution mais une stratégie démographique différente (Champeau, 1970) leur permet un meilleur maintien hivernal des effectifs. L'élévation des températures en mars induit une augmentation générale des densités des deux groupes (Marazanof, 1963, 1964). En conséquence, les ressources apparaissent réduites de décembre à février, sans compensation notable provenant d'une meilleure valeur calorique des proies (Comita et Schindler, 1963 ; Sugden, 1973 ; Driver *et al.*, 1974 ; Vijverberg et Frank, 1976).

En fin février, la réduction (25 %) des dépenses énergétiques journalières (Tableau V) consécutive à une diminution de la nage et du vol illustre la capacité d'adaptation physiologique du Souchet en situation de ressources limitées ; l'économie ainsi réalisée permet d'épargner un poids théorique de 6,4 g de lipides/jour (sur la base d'une valeur calorique des graisses égale à 9,5 kcal/g : Ricklefs, 1974). Cette modification du métabolisme permet de répondre aux variations des quantités de ressources sans puiser outre mesure dans les réserves accumulées en automne. Au Canada où le Souchet en mue s'alimente uniquement de *D. magna*, la période estivale de réduction des populations zooplanktoniques s'accompagne de l'utilisation immédiate des réserves endogènes (Du Bowy, 1985). En Camargue, la disponibilité alimentaire est plus élevée grâce à une succession des espèces dominantes et aux possibilités d'augmentation de l'amplitude d'habitat dès la fin octobre et jusqu'en février. Quoiqu'il en soit, les souchets terminent l'hiver en condition physiologique moyenne et l'acquisition des réserves de graisse nécessaires à la migration pré-nuptiale, et à la reproduction, doit s'effectuer plus tard et/ou sur d'autres zones visitées lors des déplacements vers le nord-est.

L'impact du Souchet sur les consommateurs primaires-proies, en particulier le zooplancton, peut enfin être estimé à partir des besoins énergétiques journaliers et des densités de microcrustacés. En hiver, la stagnation du poids des deux sexes indique que les pertes de réserves lipidiques et les gains tissulaires sont nuls ; dans ce cas, la quantité totale d'énergie ingérée (« gross

energy » : GE) est égale aux dépenses énergétiques journalières (DEJ) auxquelles il faut ajouter les pertes par excrétion fécale et urinaire (Crampton et Harris, 1969) ; ces dernières représentent respectivement 31 % - 36 % et 5 % - 6 % de la quantité totale d'énergie ingérée (Sugden et Harris, 1972 ; Owen et Reinecke, 1979), et on obtient $GE = DEJ \times 1,56$ (en kcal). Les quantités de nourriture ingérée sont calculées en tenant compte de l'abondance respective et de la valeur calorique des proies animales et végétales, soit 76,5 gPS/jour en novembre et 57,9 gPS/jour en février (en moyenne 10,1 % de la masse pondérale). Les habitats utilisés ayant une densité zooplanctonique voisine de 68 ind./l ($n = 7$, de 24 à 217 ind./l), on obtient pour l'hiver un volume moyen filtré de 2,9 m³/24 h/Souchet, avec des valeurs extrêmes de 0,9 m³/24 h/Souchet à 8,1 m³/24 h/Souchet.

Cette activité de filtration (0,4 m³/100 gPF/24 h, avec des valeurs extrêmes de 0,1 à 1,2) est comparable à celles d'autres organismes filtreurs, comme les Cladocères *D. magna* (0,5), *D. pulex* (1,0), *D. galeata* (0,3), *Bosmina coregoni* (0,3), *Ceriodaphnia quadrangula* (0,3), ou le Copépode *Eudiaptomus gracilis* (0,2 à 0,6) ou le Rorqual commun *Balaenoptera physalus* (1,0) (Nauwerck, 1963 ; MacMahon et Rigler, 1965 ; Kryutchkova et Sladeczek, 1969 ; Haney, 1973 ; Perez, 1976). Considérant une densité moyenne de souchets de 3,3 ind./ha (Tableau VI), la consommation mensuelle de microfaune représente environ 14 % des effectifs de proies présents dans les milieux, si l'on accepte l'hypothèse que le taux de renouvellement des populations planctoniques est faible aux mois les plus froids de l'hiver. Les conséquences de cette prédation sur la dynamique des populations de proies sont d'autant moins négligeables que le Souchet choisit les organismes de taille supérieure au mm, dont les individus reproducteurs. Dans la chaîne trophique, le Souchet joue un rôle comparable à celui des poissons planctonophages (Hurlbert et Mulla, 1981), qui sont souvent absents des milieux temporaires isolés, et il doit donc être considéré comme un élément actif du fonctionnement de ces biocénoses aquatiques. D'autre part, on peut maintenant envisager une compétition effective entre souchets et poissons planctonophages, de même nature que celle qui oppose par ailleurs le Garrot à œil d'or *Bucephala clangula* et la Perche *Perca fluviatilis* (Eadie et Keast, 1982). Depuis 1969, les populations de souchets hivernant dans l'Ouest-Paléarctique montrent une augmentation régulière de leurs effectifs (15 % par an ; Rüger *et al.*, 1986) qui atteignent aujourd'hui près de 450 000 individus ; dans ces conditions, la mesure exacte de l'impact du Souchet sur les communautés hivernales d'invertébrés nous apparaît comme un thème de recherche à ne pas négliger.

SUMMARY

Food habits, behaviour and nocturnal feeding areas of Shoveler wintering in the Camargue (Rhône delta, France) are documented from mid-summer to late winter. The diet is mainly composed of animal prey (81 % by weight), especially zooplankton. Food items are taken providing prey size is greater than 1 mm. The quality of ingested prey varies according to availability following artificial marsh flooding, rainfall, changes in water levels and the occurrence of submerged vegetation. Cladocera (*Daphnia magna*) and insects (*Sigara* sp.) are predominant food items in late summer, Ostracoda and molluscs (*Physa acuta*)

are ingested in autumn, while Copepoda (*Calanipeda aquaedulcis*) are the main food consumed during winter. From August to November, large amounts of food are consumed (circa 76.5 g dw/day : 10.1 % of the total body weight) and this allows the birds to lay down 65-68 g of fat reserves. Reduced diversity and amounts of prey from December onwards limit further improvement in body weight which remains stable throughout the winter. Time-budgets show that 53 % of the 24 hours is spent feeding, mainly at night, while swimming, resting and preening are largely diurnal activities. Despite a decrease in swimming and flying activities, the time spent feeding in late February (12.40 hours) is similar as that recorded in late autumn (13.00 hours). No spring hyperphagia is apparent ; fat stores needed for migration and reproduction must be acquired later in the season (and/or elsewhere) by feeding on higher prey densities at higher temperatures. Nocturnal space use shows that energy requirements are only met in two types of habitats. Freshwater marshes, managed for hunting, allow weight gain early in the season and shelter most of the spring migrants ; Shoveler also uses temporary marshes naturally flooded from October to February where prey densities are high enough to enable overwintering individuals to maintain fat reserves. The early flooding scheme in the Camargue is believed to be responsible for the dramatic increase in the numbers of wintering and staging Shoveler there in the last 15 years. In the fish-free temporary marshes, feeding Shoveler at an average density of 3.3 birds/ha remove approximately 14 % of the plankton available in one month. As a consequence, predation by Shoveler can be considered as an important parameter in the population dynamics of plankton communities.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'Office National de la Chasse (ONC) qui a partiellement contribué au financement de ce travail en accordant un contrat à l'un d'entre nous (JYP), et la Société Nationale de Protection de la Nature (SNPN) qui a géré ce contrat (Alimentation des Canards Granivores) ; le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) qui nous a accordé son soutien logistique ; la Station Biologique de la Tour du Valat et la Réserve Nationale de Camargue qui ont permis la réalisation du travail nocturne sur les terrains dont ils assurent la protection ; la SEFT (Issy-les-Moulineaux) qui a autorisé le prêt du matériel de vision nocturne ; les chasseurs qui ont permis les collectes de contenus stomacaux ; V. Boy, P. Campredon, A. Champeau, D. Chessel, A. Dervieux, P.J. Dugan, P. Duncan, P. Heurteaux, A. Tamisier et J.P. Taris pour leur aide apportée lors de la conception de l'étude, de la collecte du matériel, de l'analyse des données, et de la rédaction de cet article.

RÉFÉRENCES

- AFTON, A.D. (1979). — Time budget of breeding Northern Shovelers. *Wilson Bull.*, 91 : 42-49.
- AGUESSE, P. et MARAZANOF, F. (1966). — L'évolution récente de la faune aquatique des étangs de Camargue. *Terre et Vie*, 20 : 338-345.
- ANKNEY, C.D. et MACINNES, C.D. (1978). — Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *The Auk*, 95 : 459-471.
- AUDA, Y. (1983). — *Rôle des méthodes graphiques en analyses des données : application au dépouillement des enquêtes écologiques*. Thèse 3^e Cycle, Lyon I, 130 pp.
- BALDASSARE, G.A., WHYTE, R.J. et BOLEN, E.G. (1980). — Use of ultrasonic sound to estimate body fat depots in the Mallard. *The Prairie Nat.*, 12 : 79-86.

- BELLROSE, F.C. (1976). — *Ducks, Geese and Swans of North America*. Stackpole Books, Harrisburg, Pa.
- BEVAN, L., WALLEN, D.G. et WINNER, J.M. (1980). — The effect of temperature, irradiance and animal size on incorporation rate of *Simocephalus vetulus*. *Hydrobiologia*, 69 : 73-78.
- BRITTON, R. et PODLEJSKI, V. (1981). — Inventory and classification of the wetlands of the Camargue (France). *Aquatic Botany*, 10 : 195-228.
- CAMPREDON, P. (1981). — Hivernage du Canard siffleur *Anas penelope* en Camargue (France). *Alauda*, 49 : 161-193 et 272-294.
- CAMPREDON, S., CAMPREDON, P., PIROT, J.Y. et TAMISIER, A. (1982). — *Manuel d'analyse des contenus stomacaux de canards et de foulques*. ONC Ed., Paris, 88 pp.
- CHAMPEAU, A. (1970). — *Recherche sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires provençales et corses*. Thèse Etat, Aix-Marseille, 360 pp.
- CHAMPEAU, A. (1979). — Les invertébrés des étangs et des zones à submersion temporaire, pp. 147-157, in *Recherches sur les communautés halophiles de Camargue. Terre et Vie, Suppl.*, 2 : 1-283.
- CHAPPELL, W.A. et TITMAN, R.D. (1983). — Estimating reserve lipids in Greater Scaup (*Aythya marila*) and Lesser Scaup (*A. affinis*). *Can. J. Zool.*, 61 : 35-38.
- CHESSSEL, 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, 224 pp.
- CHODOROWSKI, A. (1971). — L'échantillonnage des peuplements d'invertébrés des eaux continentales stagnantes, pp. 1-51 in Lamotte M. et Bourlière F. (Eds), *L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques*. Masson Ed., Paris.
- COMITA, G.W. et SCHINDLER, D.W. (1963). — Caloric values of microcrustacea. *Science*, 140 : 1394-1396.
- CORRE, J., BIGOT, L., BILLES, N., BOUAB, E., COULET, E., GAUTHIER, G., HEURTEAUX, P., PONT, D. et SKEFFINGTON, S. (1982). — Structure et peuplement des rives d'étangs temporaires en basse Camargue. *Bull. Ecol.*, 13 : 339-356.
- CRAMP, S. et SIMMONS, K.E.L. (Eds) (1977). — *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 1, Oxford Univ. Press.
- CRAMPTON, E.W. et HARRIS, L.E. (1969). — *Applied animal nutrition*. W.H. Freeman and Co Ed., San Francisco.
- DRIVER, E.A., SUGDEN, L.G. et KOVACH, R.J. (1974). — Calorific, chemical and physical values of potential duck foods. *Freshwater Biol.*, 4 : 281-292.
- DUBOWY, P.J. (1985). — Seasonal organ dynamics in post-breeding male Blue-winged Teal and Northern Shovelers. *Comp. Biochem. Physiol.*, 82 : 899-906.
- DUSSART, B. (1967). — *Les Copépodes des Eaux Continentales d'Europe Occidentale*. Boubée Ed. Paris.
- EADIE, J. MCA. et KEAST, A. (1982). — Do Goldeneye and Perch compete for food ? *Oecologia* (Berl.), 55 : 225-230.
- ELLIOT, J.M. (1977). — Some methods for the statistical analysis of sample of benthic invertebrates. *Fresh. Biol. Assoc., Scient. Pub.*, 25, 156 pp.
- FLÖSSNER, R.D. (1964). — Zur Cladoceren Fauna des Stechlinseegebietes. II, Okologische Untersuchungen über die litoralen Arten. *Limnologica*, 2 : 35-103.
- FLÖSSNER, R.D. (1972). — Krebstiere Crustacea, Kiamen und Blattfrüher, Branchiopoda, Fishlaue, Branchiura. *Tierwelt Deutschlands*, 60, 503 pp.
- FRETWELL, S.D. (1972). — *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ. Press.
- HANEY, J.F. (1973). — An in situ examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol.*, 72 : 87-132.
- 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 1967-76). *Bull. ONC*, mai : 5-92.
- HERTZOG, L. (1935). — Notes faunistiques de Camargue. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 60 : 265-282.

- HEURTEAUX, P. (1970). — Rapports des eaux souterraines avec les sols halomorphes et la végétation en Camargue. *Terre et Vie*, 30 : 619-629.
- HURLBERT, S.M. et MULLA, M.S. (1981). — Impact of Mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation on plankton communities. *Hydrobiologia*, 83 : 125-151.
- KRAPU, G.L. (1981). — The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *The Auk*, 98 : 29-38.
- KRYUTCHKOVA, N.M. et SLADECEK, V. (1969). — Quantitative relations of the feeding and growth of *Daphnia pulex obtusa* K. *Hydrobiologia*, 33 : 47-64.
- MACKINNEY, F. (1970). — Displays of four species of blue-winged ducks. *Living bird*, 9 : 29-64.
- MACMAHON, J.W. et RIGLER, F.H. (1965). — Feeding rate of *Daphnia magna*. Straus in different foods labeled with radioactive phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 105-113.
- MARAZANOF, F. (1963). — Cycle annuel des populations de Cladocères et de Copépodes du Saint-Seren, de la Baisse Salée, des Relongues et Cerisères de la Tour du Valat. *Terre et Vie*, 17 : 335-356.
- MARAZANOF, F. (1964). — Cladocères nouveaux pour la Camargue. *Terre et Vie*, 18 : 380-382.
- MARAZANOF, F. (1969). — Contribution à l'étude écologique des Mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue ; I. Milieux-Espèces. *Annls. Limnol.*, 5 : 201-323.
- MILLER, M.R. (1985). — Time budgets of Northern Pintails wintering in the Sacramento Valley, California. *Wildfowl*, 36 : 53-65.
- MOTODA, P. (1959). — Devices of sample plankton apparatus. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 7 : 1-2.
- NAUWERK, A. (1963). — Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symbolae Botanicae Upsaliense*, 17 : 1-163.
- OWEN, R.B. et REINECKE, K.J. (1979). — Bioenergetics of breeding dabbling ducks, pp. 71-95 in T.A. Bookhout (Ed.) *Waterfowl and Wetlands : an integrated review*. Proc. N. Cent. Sect., The Wildl. Soc.
- PAULUS, S.L. (1984). — Activity budgets of nonbreeding Gadwalls in Louisiana. *J. Wildl. Manage.*, 48 : 371-380.
- PEREZ, J.M. (1976). — *Précis d'Océanographie Biologique*. PUF Ed., Paris.
- PETIT, G. et SCHACHTER, D. (1954). — La Camargue ; étude écologique et faunistique. *Ann. Biol.*, 30 : 194-252.
- PIROT, J.Y. (1981). — *Partage alimentaire et spatiale des zones humides camarguaises par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit*. Thèse 3^e Cycle, Paris. 149 pp.
- PIROT, J.Y., CHESSEL, D. et TAMISIER, A. (1984). — Exploitation alimentaire des zones humides de Camargue par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit : modélisation spatio-temporelle. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 39 : 167-192.
- POYSA, H. (1983). — Morphology-mediated niche organization in a guild of dabbling ducks. *Ornis. Scand.*, 14 : 317-326.
- PONCE, F. (1981). — Biomasses de nourriture disponible pour quatre espèces de canards granivores en Camargue. *Rapp. ENITA*, Dijon, 79 pp.
- PONT, D. (1977). — Structures et évolution saisonnière des populations de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. *Annls. Limnol.*, 13 : 15-28.
- PONT, D. (1983). — *Recherches quantitatives sur le peuplement de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue*. Thèse Etat, Marseille, 353 pp.
- POSTON, H.J. (1974). — Home range and breeding biology of the Shoveler. *Can. Wildl. Serv., Rep. Ser.*, 25 : 49 pp.
- PRANGE, H.D. et SCHMIDT-NIELSEN, K. (1970). — The metabolic cost of swimming in ducks. *J. Exp. Biol.*, 53 : 763-777.
- PRINCE, H.H. (1979). — Bioenergetics of post-breeding dabbling ducks, pp. 103-117 in Bookhout T.A. (Ed.) *Waterfowl and wetlands : an integrated review*. Proc. N. Cent. Sect., The Wildl. Soc., 148 pp.
- RICKLEFS, R.E. (1974). — Energetics of reproduction in birds, in Paynter, R.A. (Ed.), *Avian energetics*. Nutt. Ornithol. Club Pap. 15. Cambridge, Mass.

- RÜGER, A., PRENTICE, C.P. et OWEN, M. (1986). — Results of the IWRB International Waterfowl Census 1967-1983. *IWRB Spec. Pub.*, 6 : 145 pp.
- SEYMOUR, N.R. (1974). — Territorial behaviour of wild Shovelers at Delta, Manitoba. *Wildfowl*, 25 : 49-55.
- SUGDEN, L.G. (1973). — Feeding ecology of Pintail, Gadwall, American Wigeon and Lesser Scaup ducklings. *Can. Wildl. Serv., Rep. Ser.*, 24 : 45 pp.
- SUGDEN, L.G. et HARRIS, L.E. (1972). — Energy requirements and growth of captive Lesser Scaup. *Poult. Sci.*, 51 : 625-633.
- 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., KRAPU, G.L. et SERIE, J.R. (1979). — Foods of laying females dabbling ducks on the breeding grounds, in Bookhout T.A. (Ed.). *Waterfowl and wetlands : an integrated review*. Proc. N. Cent. Sect., The Wildl. Soc.
- TAMISIER, A. (1972). — Rythmes nyctéméraux des sarcelles d'hiver pendant leur hivernage en Camargue. *Alauda*, 40 : 1-135 et 235-256.
- TÉTARD, J. (1974). — Les Entomostracés des milieux peu profonds de la vallée du Rhône. Essai d'étude écologique : composition des associations et répartition des espèces. *Trav. Lab. Hydro. Pisc. Grenoble*, 64 : 109-245.
- THOMAS, G.J. (1982). — Autumn and winter feeding ecology of waterfowl at the Ouse Washes, England. *J. Zool., Lond.*, 197 : 131-172.
- VIJVERBERG J. et FRANK T.H. (1976). — The chemical composition and energy contents of Copepods and Cladocerans in relation to their size. *Freshw. Biol.*, 6 : 333-345.
- WHITE D.H. et JAMES D. (1978). — Differential use of fresh water environments by wintering waterfowl of coastal Texas. *Wilson Bull.*, 90 : 99-111.
- WHITESIDE, M.C., WILLIAMS, J.B. et WHITE, C.P. (1978). — Seasonal abundance and patterns of Chydorid *Cladocera* in mud and vegetative habitats. *Ecology*, 59 : 1177-1188.
- WOOLEY, J. B. et OWEN, R.B. (1978). — Energy cost of activity and daily energy expenditure in the Black duck. *J. Wildl. Manage.*, 42 : 739-745.