



**HAL**  
open science

# Population dynamics of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in south-eastern Belgium: modelling of climate influence

Maxime Metzmacher, Dries van Nieuwenhuysse

► **To cite this version:**

Maxime Metzmacher, Dries van Nieuwenhuysse. Population dynamics of Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in south-eastern Belgium: modelling of climate influence. *Revue d'Écologie*, 2012, 67 (4), pp.353-374. hal-03530519

**HAL Id: hal-03530519**

**<https://hal.science/hal-03530519>**

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.

# DYNAMIQUE DE POPULATION DE LA PIE-GRIÈCHE ÉCORCHEUR (*LANIUS COLLURIO*) DANS LE SUD-EST DE LA BELGIQUE : MODÉLISATION DE L'INFLUENCE DU CLIMAT

Maxime METZMACHER<sup>1</sup> & Dries VAN NIEUWENHUYSE<sup>2</sup>

**SUMMARY.**— *Population dynamics of Red-backed Shrike (Lanius collurio) in south-eastern Belgium: modelling of climate influence.*— In some areas of Western Europe, Red-backed Shrike populations, following a strong decline in the third quarter of the 20<sup>th</sup> century, were re-established in recent decades. Variations in climate seem to have played a crucial part in this striking evolution by modulating the species breeding success. In order to test this hypothesis, the annual fluctuations of several of these populations in south-eastern Belgium were compared with the variations in a series of climatic factors. This study derives from a number of censuses, completed during the breeding period between 1979 and 2008, and the data from the weather stations closest to the populations studied. The modelling of climate influence on annual population fluctuations is based on a Partial Least Squares regression (PLS), following the classification of variables using a latent variable approach. From 1980 to 2008, for the April-August period, the mean minimum temperature tended to rise. During these five months, rainfall intensity reached a minimum in the 1990's and increased significantly thereafter. During the three last decades, rainfall intensity for June tended to decrease whereas that for August increased. The annual variations of these monthly averages were very high. As for breeding population fluctuations, our results highlighted the significant role of various parameters related to minimum temperature and pluviometry during the breeding period. Spring and cold wet summer periods seem to have a significant negative impact on the rate of breeder recruitment. These results suggest that the breeding success of Red-backed Shrike can benefit from global climate change due to the higher success rate of broods. This however applies provided that its habitat is preserved - in terms of quality and surface area - and that this warming does not generate overly high rainfall during a critical period of its breeding cycle. The importance of climatic factors in population fluctuations for this shrike provides opportunities for further investigation, particularly in studying the mechanisms that underlie these variations.

**RÉSUMÉ.**— Dans certaines régions d'Europe occidentale, les populations de Pie-grièche écorcheur, après avoir fortement régressé au cours du troisième quart du XX<sup>e</sup> siècle, se sont restaurées dans les dernières décennies. Les variations du climat auraient joué un rôle crucial dans cette remarquable évolution. Pour tester cette hypothèse, les fluctuations annuelles de plusieurs de ses populations du sud-est de Belgique ont été confrontées aux variations d'une série de facteurs climatiques. Cette étude est basée sur une série de recensements, réalisés en période de reproduction entre 1979 et 2008, et les données des stations météorologiques les plus proches des populations étudiées. La modélisation de l'influence du climat sur les fluctuations annuelles de population est fondée sur régression PLS, après une classification des variables autour de composantes latentes. De 1980 à 2008, pour la période avril - août, la température minimale moyenne a eu tendance à s'élever. Durant ces cinq mois, la pluviosité a atteint un minimum dans les années 1990 pour augmenter de manière significative ensuite. Au cours de ces trois dernières décennies, la pluviosité de juin a eu tendance à diminuer, tandis que celle du mois d'août s'est accrue. Les variations annuelles de ces moyennes mensuelles ont été fort importantes. Concernant les fluctuations d'effectifs des populations nicheuses, nos résultats ont mis en relief le rôle de différents paramètres liés à la température minimale, à la pluviométrie en période de reproduction. Les modèles basés sur les variables liées à la température minimale ont fourni les meilleurs ajustements entre le nombre de territoires de Pie-grièche écorcheur et les différentes variables explicatives. Les printemps et les étés froids et humides semblent avoir un effet négatif majeur sur ses fluctuations d'effectifs. Ces résultats suggèrent que le développement des populations de Pie-grièche écorcheur

---

<sup>1</sup> Études & Environnement asbl, rue abbé Péters, B-4960 Malmedy (Belgique). E-mail : max.metzmacher@laposte.net

<sup>2</sup> Speijkstraat 17, B-9550 Herzele (Belgique). E-mail : dries\_van\_nieuwenhuysse@hotmail.com

puisse bénéficier du réchauffement climatique global, grâce à un meilleur succès des nichées, mais à condition que son habitat soit conservé - en qualité et en superficie - et que ce réchauffement ne s'accompagne pas d'une pluviosité trop élevée durant une période critique de son cycle de reproduction.

Les effectifs des populations d'oiseaux et leurs distributions peuvent connaître d'importantes variations d'amplitude (pour une revue, voir par ex. Newton, 1998). Leurs fluctuations seront-elles plus mouvementées demain sous un climat que l'on annonce plus chaud ? Parmi les oiseaux européens migrateurs, certaines espèces - comme la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* - pourraient profiter de conditions météorologiques plus clémentes dans leur aire de reproduction.

Passereau nicheur dans une grande partie de l'Europe, la Pie-grièche écorcheur occupait autrefois, mais en densité très variable, une bonne part du plateau de l'Ardenne belge, de la Lorraine et de la plaine campinoise (Baugniet & Lhoest *in* Devillers *et al.*, 1988). En Belgique (*ibidem*), comme en Rhénanie - où le phénomène est fort bien documenté (Mildenberger, 1982 & 1984) -, aux Pays-Bas (Van Dijk & Hustings, 1999) et dans d'autres régions d'Europe (Fornasari *et al. in* Hagemeyer & Blair, 1997 ; Vansteenwegen, 1998 ; Lefranc, 2004), ses effectifs ont connu une forte régression, en particulier dans le troisième quart du XX<sup>e</sup> siècle. À la fin des années 1980 et plus encore à la fin des années 1990, ils avaient toutefois retrouvé des valeurs élevées en divers sites ardennais et lorrains (van der Elst, 1990 ; Coppée, 1999 ; Dumoulin, 1999 ; Jacob, 1999 ; van der Elst & Vieuxtemps, 2007) et certains de leurs bastions aux Pays-Bas (Van Dijk & Hustings, 1999). À la fin du XX<sup>e</sup> siècle, par contre, l'Écorcheur avait presque disparu de Flandre (Devos & Anselin, 1999 ; Van Nieuwenhuysse, 1999). Beaucoup de ces régressions avaient été attribuées aux printemps frais et humides du troisième quart du XX<sup>e</sup> siècle, et la restauration des effectifs aux meilleures conditions printanières des dernières décennies (Lefranc, 1997 ; Metzmacher, 2004). À notre connaissance, il n'y avait cependant pas d'études qui analysaient et modélisaient, sur plus d'une décennie, les fluctuations d'effectifs de cette pie-grièche en les confrontant aux variations climatiques de leur région.

Dans ce travail, nous testons l'hypothèse selon laquelle l'amélioration des conditions climatiques est responsable des accroissements de population précités de Pie-grièche écorcheur. Ces variations d'une année à l'autre seraient liées aux conditions météo de la saison de reproduction, parce que celles-ci affecteraient d'une manière ou d'une autre le succès reproductif de l'espèce. Nous tenterons par conséquent de préciser le rôle de différents paramètres météorologiques sur la fluctuation des effectifs nicheurs. Comme le climat s'est apparemment modifié durant ces dernières décennies, nous analysons au préalable ses variations locales et certaines de ses variations « globales » liées au comportement de l'oscillation Nord Atlantique (NAO ; Hurrell, 1995 ; Visbeck *et al.*, 2001 ; Hurrell *et al.*, 2003). Pour modéliser les fluctuations d'effectifs de l'Écorcheur, nous nous basons sur les dénombrements réalisés entre 1979 et 2008 dans différentes localités du sud-est de la Belgique (Jacob, 1999 ; van der Elst & Vieuxtemps, 2007 ; Van Nieuwenhuysse, com. pers).

Mais cette approche ne doit pas nous faire oublier qu'à long terme, la dynamique des populations d'Écorcheur est aussi fortement tributaire de l'évolution des pratiques et des paysages agricoles. La disparition des terres marginales et des lisières au profit de terres agricoles a entraîné la disparition de sites de nidification. Le nombre des grands insectes, proies de la Pie-grièche écorcheur, a diminué suite aux destructions de leurs habitats et aux changements des pratiques agricoles (Van Nieuwenhuysse *et al.*, 1999 ; Kuper *et al.*, 2000).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### ESPÈCE ET POPULATIONS ÉTUDIÉES

En Belgique, comme ailleurs (voir par ex. Lefranc, 1979 ; Lefranc & Worfolk, 1997 ; Van Nieuwenhuysse & Vanderkerkhove, 1992 ; Yosef, 1994 ; Fornasari & Massa, 2000 ; Latus *et al.*, 2004 ; Gołowski & Meissner, 2008), la

Pie-grièche écorcheur apprécie les espaces assez ouverts, piquetés de buissons ou de haies morcelées et souvent épineuses, en particulier les mosaïques de terrains secs et humides (Ledant *et al.*, 1983 ; Bocca, 1999 ; Titeux *et al.*, 2007).

Chez cette espèce, la femelle ne pond, en général, qu'une fois par saison et en moyenne 5 ou 6 œufs, mais des pontes de remplacement sont régulières (Harrison, 1975 ; Lefranc, 1979 ; Antezak *et al.*, 2009) et quelquefois des secondes pontes sont notées (Moïs, 1973 ; Van Nieuwenhuysse & Iweins, 1995). Tout cela peut conduire à une période d'envol des jeunes très étalée (*ibidem*). Lorsque la femelle couve ses œufs (14 à 16 jours ; Harrison, 1975), le mâle la nourrit. Il la ravitaille encore lorsqu'elle couve les jeunes, la première semaine suivant l'éclosion. Lorsque les conditions climatiques sont mauvaises, la femelle peut encore s'asseoir sur des jeunes de 12 jours. Le rythme de nourrissage augmente avec l'âge des poussins - les besoins énergétiques des poussins étant maximaux au milieu de la période d'élevage (Diehl & Myrcha, 1973) -, mais des proies de plus grande taille permettent de réduire l'effort parental, grâce à une économie de déplacements.

En matière d'alimentation, l'Écorcheur est une espèce très éclectique (Lefranc, 1979 ; Glutz von Blotzheim, 1988), capable d'adapter ses techniques de chasse au contexte écologique (Moskat, 2001). Par temps froid, ou lorsqu'il pleut, elle peut en principe élargir la gamme de ses proies (*ibidem*, Tryjanowski *et al.*, 2003). Celles qu'elle cache - sauf peut-être les jours pluvieux (Hernandez, 1995) - à proximité du nid, peuvent aussi l'aider à amortir certaines fluctuations alimentaires (Durango, 1956). Mais ces réserves sont vite épuisées : elle les utilise durant les 24 heures (Lefranc, 1979).

Quittant le nid à 14 ou 15 jours, les jeunes ne s'émancipent que vers l'âge de 42 jours. Une météo défavorable allonge souvent la période de nourrissage, parfois jusqu'à 47 jours (Lefranc, 1979 ; Glutz von Blotzheim & Bauer, 1988). Mais l'activité de nourrissage est alors plus limitée.

Dans nos régions, les Pies-grièches écorcheurs se dispersent au moins à partir de la mi-juillet (van der Elst, com. pers.) et l'espèce entame sa migration d'automne dans la seconde moitié d'août et les premiers jours de septembre. Elle se raréfie déjà dans les 15 derniers jours de ce mois et plus encore en octobre (divers auteurs *in* Metzmacher, 2004). Après un hivernage dans la savane boisée de l'Afrique orientale, au sud de l'Équateur (Géroudet, 1998), où elle peut être fidèle à ses sites d'hivernage (Skead, 1973 ; Herremans & Herremans-Tonnoeyr, 1995), l'Écorcheur nous revient fin avril ou, plus souvent, dans la première moitié de mai (divers auteurs *in* Metzmacher, 2004), mais parfois plus tard vers le 15 mai (en 2005, par ex ; van der Elst & Vieuxtemps, 2007).

Notre étude exploite les recensements printaniers de Pies-grièches écorcheurs réalisés dans trois localités de Wallonie (Fig. 1) : Durbuy-Mormont, Marche-en-Famenne et Virton (données publiées dans Jacob, 1999 ; van der Elst & Vieuxtemps, 2007 ; Van Nieuwenhuysse, com. pers.). Certaines zones recensées ont fait l'objet de descriptions détaillées (pour la Lorraine belge, Moïs, 1973 ; Van Nieuwenhuysse & Vandekerckhove, 1992 ; Van Nieuwenhuysse, 2000 ; pour la Famenne, van der Elst & van der Elst, 1990 ; van der Elst, 1999).

Ces recensements furent réalisés entre 1981 et 2003 dans la région de Virton, entre 1984 et 2008 dans le camp militaire de Marche-en-Famenne, et entre 1987 et 1997 dans celle de Durbuy-Mormont.

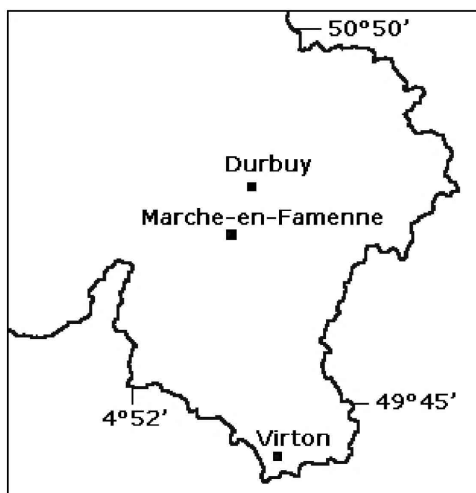


Figure 1.— Localisation des sites d'étude dans le sud-est de la Belgique. *Geographic location of the populations studied in south-eastern Belgium.*

### Virton

En Lorraine belge, la zone d'étude couvrait environ 50 km<sup>2</sup> et concernait principalement cinq sous-populations d'Écorcheur localisées dans la vallée de Sommethonne, dans les vallées entre Villers-la-loue et Couvreur, sur les versants orientaux de Montquintin et Dampicourt et dans la vallée de la Vire. En plus de ces cinq groupes, des territoires occupés se rencontraient encore dans six petites zones isolées comptant de 1 à 3 territoires par zone (Van Nieuwenhuysse,

2000). Avant 1999, la structure paysagère et l'utilisation du sol de cette région n'ont pas présenté de modifications visibles, mais, en 1999, elle a été l'objet d'un remembrement agricole (*ibidem*).

Tous les territoires étaient cartographiés avec précision sur une carte numérisée. Les recensements annuels étaient réalisés par le même observateur durant une semaine fin juin début juillet (*ibidem*).

### *Marche-en-Famenne*

Parmi les trois sites étudiés, le camp de Marche est sans doute celui qui présente l'habitat le plus attractif pour l'espèce. Dans ses milieux ouverts fort étendus (929 ha de prés et 136 ha de coupes à blanc, en 1984), la plupart des causes anthropiques locales de régression de l'avifaune ont été éradiquées. Ce camp a toutefois connu des évolutions diverses : des coupes se sont reboisées, des massifs de prunelliers se sont fortement étendus, au point de fermer certains sites, mais des nouvelles coupes ont été faites sur des parcelles de vieux épicéas. Enfin, depuis 3-4 ans, des ouvertures dans le cadre du projet Natura 2000 ont été réalisées, des haies ont été réduites, morcelées et des talus ont été débarrassés de leurs recrûs. La fauche des prairies est par ailleurs fortement limitée, ce qui favorise l'essaimage des épineux et la disponibilité des insectes jusqu'à la fin de l'été. De plus, certains aménagements, liés à la fonction militaire du site, ont créé des pièges à proies, en l'occurrence de petites surfaces de sol nu facilitant la détection et la capture des micromammifères et des gros coléoptères (van der Elst & van der Elst, 1990). La densité des corvidés dans le camp de Marche est aussi beaucoup plus faible que dans les campagnes avoisinantes (*ibidem*).

À partir de 1984, le dernier week-end de juin, l'avifaune du camp militaire de Marche a fait l'objet d'une recherche approfondie impliquant le parcours de toutes les zones ouvertes (*ibidem*). Les observateurs - entre 8 et 15 selon les années - étaient divisés en 2 ou 3 équipes, chacune sous la conduite d'un ornithologue chevronné. Chaque équipe, qui possédait la carte des cantons relevés l'année précédente, ratissait les milieux ouverts de son secteur et reportait, en coordonnées UTM et sur une carte spécifique, chaque contact de nicheur certain, probable ou possible. Le nombre de cantons (territoires) a été déterminé sur cette base (*ibidem*). Les milieux prospectés présentaient des frontières assez nettes (des bois, principalement, des cours d'eau et une route bétonnée). Si une année, il y avait moins d'observateurs disponibles, la prospection prenait plus de temps, mais couvrait chaque fois pratiquement l'entièreté du camp de Marche au cours du même week-end. Dans ce cas, un des ornithologues chevronnés prospectait, juste avant ou juste après le week-end de comptage, les tout petits sites bien isolés des grandes plaines (van der Elst, com. pers.).

### *Durbuy-Mormont*

À proximité de Marche-en-Famenne, la zone d'étude de Durbuy-Mormont concernait les milieux ouverts repris sur la carte 55/1-2 au 1/20.000 de l'Institut Géographique National. Ces milieux représentaient moins de 80 km<sup>2</sup>. Durant la décennie d'étude, la structure paysagère et l'utilisation du sol de cette région n'ont pas présenté de modifications notables.

Les recensements annuels étaient réalisés par un ornithologue de cette région fin juin début juillet et tous les territoires d'Écorcheur étaient reportés sur la carte IGN précitée (Daulne, com. pers.).

### *Limites méthodologiques*

Les recensements doivent être le reflet fidèle des fluctuations des populations étudiées. Mais, la connaissance du terrain s'améliore, en principe, d'année en année. Cela pourrait favoriser des recensements plus exhaustifs au fil des années. Toutefois, en ce qui concerne le camp de Marche-en-Famenne, un des ornithologues avait déjà une bonne connaissance des lieux et de son avifaune avant le début des premiers recensements (van der Elst & van der Elst, 1990). C'était aussi le cas à Durbuy-Mormont (Daulne, com. pers.). Mais, une bonne connaissance du terrain n'empêche pas toujours une sous-estimation du nombre de cantons relevés. Ce fut le cas, par exemple, à Marche en 1992 (van der Elst & Vieuxtemps, 2007).

La technique de recensement utilisée présente une autre lacune : elle ne nous fournit pas le nombre de cantons désertés avant la fin juin. Le nombre de cantons recensés en juin est, de ce fait, un estimateur imparfait de la population mère.

De plus, les données permettant d'évaluer le succès reproductif, telles que la taille de ponte, le nombre d'œufs éclos, le nombre de pontes de remplacement - très important chez cette espèce (Lefranc, 1979 ; Antczak *et al.*, 2009) - et sa variation interannuelle ne sont pas connues.

Idéalement, les populations d'oiseaux étudiées doivent être isolées les unes des autres. Si certains jeunes de Piègrièche écorcheur reviennent nicher près de leur lieu de naissance, d'autres, par contre, peuvent se cantonner à plusieurs dizaines de kilomètres de ce dernier (Lefranc, 1979). D'après Jakober & Stauber (1987), la fidélité au site de nidification serait répandue chez les adultes mais, chez les jeunes, seuls 6 % y retourneraient l'année suivante ou plus tard, la majorité des individus rescapés s'installant en dehors de cette zone.

## DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES

### *Température et pluviosité*

Les températures minimales et les précipitations ont été enregistrées dans les stations de l'I.R.M (Institut royal météorologique) :

- n° 1405 (température) et 5300 (pluviosité) de Rochefort St Remy, situées à environ 10 km du camp militaire de Marche-en-Famenne ;

– n° 1710 (température) et 6102 (pluviosité) de Sadzot (Erezée), proches de Durbuy ;  
– n° 1805 (température) et 6800 (pluviosité) de Virton. Quelques données manquantes pour cette localité proviennent des stations les plus proches, soit la n° 1808 (température) et 6804 (pluviosité) d’Arlon et 6812 de Meix-devant-Virton.

Dans deux cas (stations de Rochefort et Virton), les séries d’observations disponibles couvraient près de trois décennies (1980 à 2008).

### *Indice NAO*

Les données relatives à l’indice trimestriel de l’oscillation Nord-Atlantique (NAO) ont été fournies par Hurrell (<http://www.cgd.ucar.edu/~jhurrell/nao.html>). Elles étaient disponibles jusqu’en 2002.

## TECHNIQUES D’ANALYSES

La représentation graphique des données et de leurs variations temporelles permet d’apprécier rapidement certaines tendances. Cette analyse préliminaire, jointe aux données de la littérature sur la biologie de l’espèce (voir par ex. Lefranc, 1979) et de notre expérience ornithologique, nous a facilité le choix des variables explicatives à introduire dans les modèles de régression. Concernant la pluviosité, il était nécessaire de tenir compte non seulement du nombre de jours de pluie, mais aussi de l’importance des précipitations journalières durant la période supposée d’élevage des jeunes.

### *Variables météorologiques*

Au cours de la modélisation, les variables suivantes ont été testées :

- la moyenne mensuelle de la température minimale des mois d’avril, mai, juin, juillet et août de l’année précédant celle de recensement (cinq possibilités) ;
- la somme de ces moyennes mensuelles pour les périodes d’avril à août, avril à juillet, avril à juin, avril à mai de l’année précédant celle de recensement (quatre possibilités) ;
- la moyenne mensuelle de la température minimale des mois d’avril, mai et juin, de l’année de recensement (trois possibilités) ;
- la somme de ces moyennes mensuelles pour les périodes d’avril à juin, avril à mai de l’année de recensement (deux possibilités) ;
- les précipitations cumulées des mois d’avril, mai, juin, juillet et août de l’année précédant celle de recensement (cinq possibilités) ;
- les précipitations cumulées des mois d’avril, mai, juin de l’année de recensement (trois possibilités) ;
- les précipitations cumulées pour les périodes d’avril à août, avril à juillet, avril à juin, avril à mai de l’année précédant celle de recensement (quatre possibilités) ;
- les précipitations cumulées pour les périodes d’avril à juin, avril à mai de l’année de recensement (deux possibilités) ;
- les précipitations cumulées de la troisième décennie de mai, celles de la première décennie de juin, et le total des précipitations de ces deux décennies (période potentielle d’élevage des jeunes au nid ; Lefranc, 1979) au cours de l’année précédant celle de recensement (trois possibilités). Ces mêmes paramètres au cours de l’année de recensement (trois possibilités) ;
- le nombre de jours avec des précipitations égales ou supérieures à 2 mm, 5 mm, 10 mm, ce nombre avec des précipitations inférieures à 2 mm, 5 mm ou 10 mm, ainsi que le nombre total de jours de précipitations et le nombre de jours sans précipitations, pour la période du 20 mai au 10 juin de l’année précédant celle de recensement (huit possibilités). Ces mêmes paramètres au cours de l’année de recensement (huit possibilités) ;
- l’indice NAOAMJ (avril-mai-juin) et l’indice MAM (mars-avril-mai) pour l’année précédant celle de recensement (deux possibilités). Ces mêmes paramètres au cours de l’année de recensement (deux possibilités),
- le nombre de cantons de Pies-grièches écorcheurs recensés au mois de juin de l’année précédente.

### *Variable « habitat »*

La région de Virton ayant fait l’objet d’un remembrement agricole en 1999, une variable binaire « absence de remembrement (codée 0) / remembrement (codée 1) » a été testée dans l’analyse des données de cette région.

### *Analyses statistiques des variables climatiques*

Une série de modèles de régression au sens des moindres carrés, linéaires et quadratiques, ont permis d’analyser les tendances des variables climatiques que les graphiques dressés à partir des données météorologiques avaient révélées. La normalité de ces données a été testée à l’aide du test de Shapiro-Wilk (R Development Core Team, 2008). L’homogénéité des variances a été vérifiée à l’aide des tests de Levene et de Bartlett (*ibidem*).

Afin de poursuivre l’exploration de ces données et d’en présenter les principaux résultats de manière globale, la comparaison des variables climatiques des deux principales zones d’étude a fait l’objet d’une analyse des composantes réalisée à l’aide du logiciel R (*ibidem*).

## Modélisation

Les modèles ne constituent qu'un reflet de la réalité, une approche simplifiée d'une dynamique complexe de populations (Lebreton *et al.*, 1992). Le modèle retenu doit être simple et parcimonieux. Mais s'il compte trop peu de variables, il peut être biaisé. S'il en comporte trop, il risque de manquer de précision (Burnham & Anderson, 2004).

Dans un premier temps, il convenait dès lors de repérer les groupes de variables redondantes à l'aide d'une technique de classification, de créer des groupes de variables corrélées et de choisir ensuite, parmi les variables initiales, les plus représentatives de leur groupe. La procédure VARCLUS (une approche divisive de classification hiérarchique des variables) a été choisie comme technique de classification et, comme critère pour mesurer la qualité d'une classe, nous avons retenu celui défini par Chavent *et al.* (2007 & 2011).

Cette classification une fois réalisée, nous avons modélisé l'influence du climat sur la dynamique de population de la Pie-grièche écorcheur à l'aide d'une régression par les moindres carrés partiels (PLS : partial least square regression ; Carrascal, Galvan & Gordo, 2009). Cette technique d'analyse statistique - disponible dans le module plsRglm du logiciel R (Bertrand *et al.*, 2011) - convient particulièrement lorsque le nombre de variables explicatives est comparable ou plus élevé que le nombre d'observations et (ou) lorsque les descripteurs sont fortement corrélés (*ibidem*). La mesure globale de la qualité de l'ajustement de la régression en fonction des composantes retenues se base sur l'indice  $Q^2$  cumulé (Tenenhaus, 1998). Les intervalles de confiance Bca (Bias corrected and accelerated) ont été choisis parce qu'ils sont statistiquement supérieurs aux autres (Bertrand, com. pers.).

## RÉSULTATS

### VARIATIONS DES FACTEURS CLIMATIQUES : RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

#### *Variations des conditions météorologiques locales*

Variations de la température minimale :

Concernant la période de reproduction, à Rochefort comme à Virton, la moyenne de la température min. a eu tendance à augmenter entre 1980 et 2008 (Fig. 2). Cette augmentation s'observe surtout après 1990. Le lien est toutefois beaucoup plus marqué à Rochefort ( $r^2 = 0,65$ ,  $P < 0,000$ ) qu'à Virton ( $r^2 = 0,24$ ,  $P = 0,008$ ). D'après la droite de régression, cette augmentation est de l'ordre de  $2^\circ\text{C}$  à Rochefort, mais de moins d'un degré à Virton.

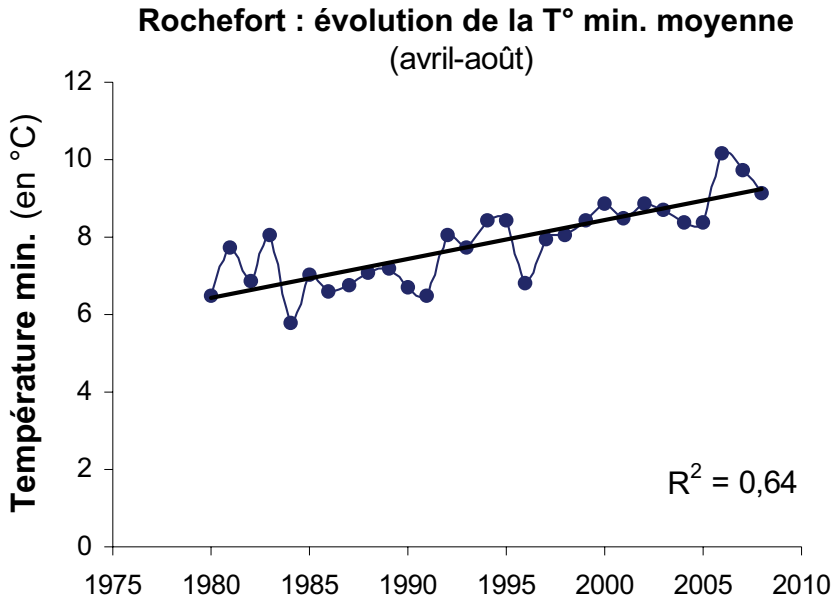


Figure 2.— Variation de la température minimale moyenne en période de reproduction. Données de Rochefort, entre 1980 et 2008. *Variation in mean min. temperature during breeding period. Data from Rochefort, from 1980 to 2008.*

### Variations de la pluviosité :

À Rochefort (Fig. 3) comme à Virton, la pluviosité moyenne de la saison de reproduction a eu tendance à décroître dans les années 1980 pour atteindre un minimum au cours de la décennie suivante. À la fin de celle-ci, sa tendance fut à la hausse. Cette évolution fut fort comparable à Virton ( $r^2 = 0,28$ ,  $P = 0,014$ ) et à Rochefort ( $r^2 = 0,30$ ,  $P = 0,010$ ). Mais, dans ces deux stations, la pluviosité totale variait aussi fortement d'une année à l'autre ( $P < 0,000$ ) et les contrastes interannuels étaient souvent plus marqués à Virton qu'à Rochefort (Fig. 4).

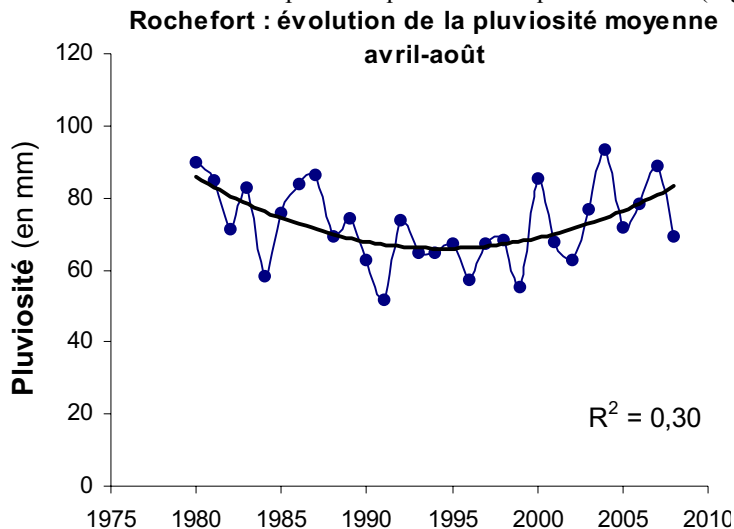


Figure 3.— Variations de la pluviosité moyenne en période de reproduction, entre 1980 et 2008, à Rochefort. *Mean rainfall variations during breeding period, from 1980 to 2008, in Rochefort.*

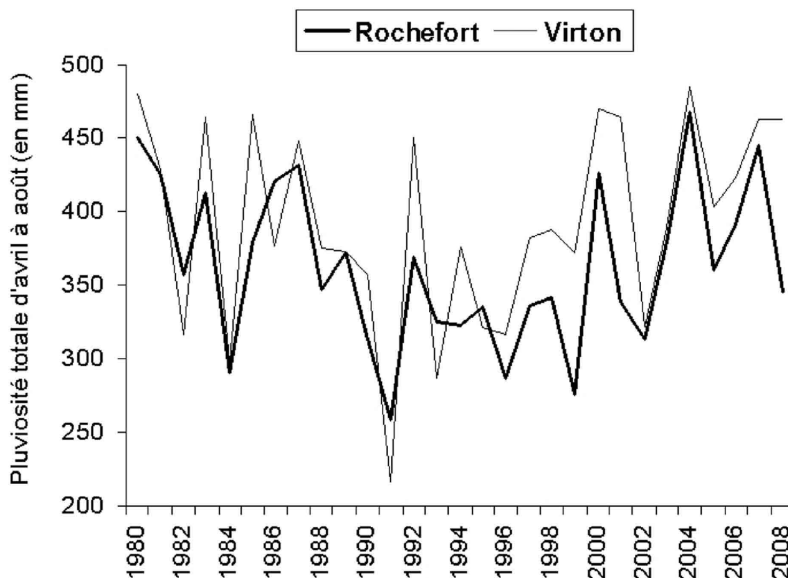


Figure 4.— Variations de la pluviosité totale en période de reproduction, entre 1980 et 2008, à Rochefort et à Virton. *Total rainfall variations during breeding period, from 1980 to 2008, in Rochefort and Virton.*



Au cours de la saison de reproduction, les fluctuations de la pluviosité mensuelle n'évoluent pas toujours dans le même sens, en particulier pour les mois de juin et d'août. Ainsi, pour le mois de juin, la pluviosité a eu tendance à baisser (Fig. 5), mais plus à Rochefort (coef. de régression = -2,04) qu'à Virton (coef. de régression = -1,50). En ce qui concerne le mois d'août, par contre, la tendance fut à la hausse.

### Rochefort : évolution de la pluviosité de juin

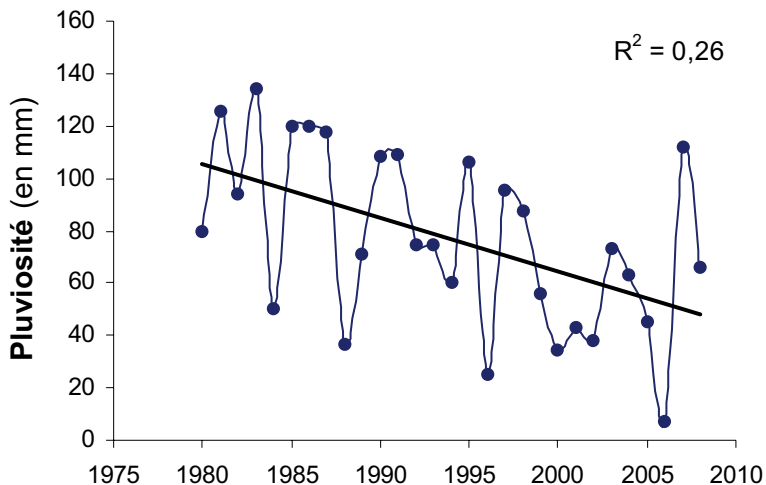


Figure 5.— Variations de la pluviosité du mois de juin, entre 1980 et 2008, à Rochefort. *June rainfall variations, from 1980 to 2008, in Rochefort.*

### Variations de l'indice NAO et pluviosité

En ce qui concerne la période 1980 à 2002, une hausse de l'indice trimestriel (période mars-avril-mai) de la NAO s'accompagnait d'une pluviosité plus élevée dans la première décennie de juin (Tab. I). Ce lien est statistiquement significatif pour les données de Rochefort. Il l'est aussi pour celles de Virton, si l'on exclut deux données « hors normes » qui correspondent sans doute à deux gros orages.

#### TABLEAU I

*Étude de la variation de la pluviosité de la 1<sup>e</sup> décennie de juin et de l'indice NAO entre 1980 et 2002. Modèle de régression linéaire*

Study of the variation in rainfall in June's 1<sup>st</sup> 10-day period and of the NAO index, from 1980 to 2002. Linear regression model.

Source de variation : indice NAO	r	r <sup>2</sup>	r <sup>2</sup> (ajusté)	RSE	dl	F	P
Rochefort (MAM)	0,55	0,30	0,27	16,44	1,21	8,96	0,007
Virton (MAM)	0,34	0,12	0,07	21,85	1,21	2,78	0,110
Virton (MAM)*	0,72	0,52	0,50	11,08	1,19	20,63	0,000

MAM : indice NAO pour la période mars-avril-mai ; \* : modèle de Virton sans données hors norme ; r : coefficient de corrélation ; r<sup>2</sup> : coefficient de détermination ; RSE : variation résiduelle ; df : degrés de liberté ; F : F de Snedecor ; P : probabilité.

*MAM : NAO index for the March-April-May period ; \* : Virton model without non-standard data (see text) ; r : correlation coefficient ; r<sup>2</sup> : determination coefficient ; RSE : residual variation ; df : degrees of freedom ; F : F of Snedecor ; P : probability.*

## VARIATIONS DES FACTEURS CLIMATIQUES : ANALYSE MULTIVARIÉE

De l'analyse en composantes principales, il ressort que les trois premières composantes expliquent 58 % (données de Marche) et 57 % (données de Virton) de la variance contenues dans les matrices des données météorologiques (Tab. II). La première (PC1, 20 % de la variance pour Marche et 23 % pour celle de Virton), est corrélée au nombre de jours de pluie affectant la période supposée d'élevage des jeunes et aussi, pour Virton, à la pluviosité de cette même période. La seconde composante (PC2, 22 % de la variance pour Marche et 23 % pour celle de Virton), qui est liée à différentes facettes de la température minimale de la saison de reproduction et en particulier à la somme de la température de plusieurs mois, suggère un indice de beau temps. La troisième (PC3, 16 % de la variance pour Marche et 11 % pour celle de Virton) concerne aussi la pluviosité durant une partie de la période de reproduction. En résumé, pour ces trois premières composantes, les résultats de l'analyse en composantes principales sont très semblables d'une station à l'autre. Lorsqu'on réalise cette analyse sur les périodes de recensements des différentes populations, les différences s'accroissent, en particulier entre Marche et Virton d'une part et Durbuy d'autre part (cf. Annexe).

### MODÉLISATION DE L'INFLUENCE DU CLIMAT

La modélisation concerne trois populations de Pie-grièche écorcheur suivies pendant au moins 10 années, soit celles de Durbuy, Marche-en-Famenne et Virton. Les informations relatives à la classification des variables sont données en Annexe.

#### *Modèles de Virton*

Dans les équations de régression, les coefficients de la variable « nombre de cantons », reflet de la population-mère, et du nombre de jours secs durant la période supposée d'élevage des jeunes sont positifs (Tab. III). Tous les autres, par contre, liés à la pluviosité et aux diverses variables « nombre de jours de pluie » durant cette même période supposée d'élevage des jeunes sont négatifs. Dans le cas du cluster 1, l'ajustement des nombres estimés de cantons aux nombres recensés n'est pas satisfaisant pour une série d'années ( $r^2 = 0,848$ , Fig. 6). Dans le cas du cluster 2, l'ajustement est médiocre ( $r^2 = 0,513$ ).

Concernant la période 1985 à 2003 (soit en écartant les premières années qui comptent moins de 11 territoires), l'ajustement ne s'améliore pas ( $r^2 = 0,845$ ). Cet ajustement est basé sur quatre variables dont les coefficients de régression sont positifs : la population-mère, la température min. de juin et, pour l'année précédente, la somme des températures min. d'avril à juillet et celle des températures min. de l'ensemble de la période de reproduction.

#### *Modèles de Marche*

Les plus importants coefficients de régression du premier groupe de variables concernent la population-mère et la somme (pour l'année précédente) des températures min. de la période de reproduction et des températures min. d'avril à juin (coefficient négatif dans ce cas, mais faible ; Tab. IV). Dans le deuxième groupe de variables, il s'agit de la population-mère et des températures min. d'avril (coefficient négatif) et de juin (coefficient positif) pour l'année en cours. Il faut noter qu'une augmentation de température en avril s'accompagne d'une pluviosité plus importante ( $r^2 = 0,150$ ), ce qui n'est pas le cas en juin. Le modèle basé sur le deuxième groupe est un peu moins bon que celui basé sur le premier (Fig. 7) :  $r^2 = 0,921$  au lieu de 0,971.

#### *Modèle de Durbuy*

Le critère Q2 est négatif pour tous les modèles testés. Dans ces conditions, aucun de ces modèles n'est acceptable (Tenenhaus, 1998 : 238).

L'évolution de la population d'Écorcheur de Durbuy mérite, par ailleurs, d'être confrontée à celle de Marche, car ces deux zones d'étude ne sont pas très éloignées l'une de l'autre. Entre 1988 et 1992, les effectifs recensés ont atteint un minimum à Durbuy (Fig. 8), alors qu'ils avaient tendance à s'accroître dans le camp de Marche (Fig. 7).

TABLEAU II

*Variables caractérisant les conditions météorologiques de deux stations de la zone d'étude (période d'avril à août, entre 1980 et 2008) et poids de chaque variable dans les trois premiers facteurs extraits de l'analyse en composantes principales des données météorologiques*  
 Variables characterizing the weather conditions at two stations in the study area (April-August period between 1980 and 2008) and weight of each variable in the first three factors extracted from principal component analysis of weather data

Variable	Description	Marche			Virton		
		PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Ta	Température moyenne min. d'avril	-0.01	0.73	0.01	0.10	0.69	0.00
Tm	Température moyenne min. de mai	0.07	0.87	-0.03	-0.04	0.73	0.09
Tj	Température moyenne min. de juin	0.13	0.69	0.02	-0.03	0.56	-0.04
Tjt	Température moyenne min. de juillet	-0.03	0.62	0.04	-0.03	0.26	-0.53
Tat	Température moyenne min. d'août	-0.07	0.40	-0.40	-0.04	-0.18	0.20
STam	Somme des températures moyennes min. avril à mai	0.03	0.98	-0.10	0.03	0.84	0.05
STaj	Somme des températures moyennes min. avril à juin	0.04	0.91	-0.02	0.01	0.90	0.03
STajt	Somme des températures moyennes min. avril à juillet	0.08	0.95	-0.01	-0.01	0.92	-0.22
ST	Somme des températures moyennes min. avril à août	0.05	0.98	0.01	-0.02	0.84	-0.13
P3dm	Précipitations pour la 3ème décade de mai	0.64	0.15	0.29	0.28	0.52	0.08
P1dj	Précipitations pour la 1ère décade de juin	-0.15	-0.19	0.60	0.56	-0.14	-0.34
Pmj	Précipitations pour la 3ème décade de mai et la 1ère de juin	0.41	-0.02	0.72	0.78	0.32	-0.26
Pa	Précipitations d'avril	-0.31	0.15	0.49	0.18	0.28	-0.40
Pm	Précipitations de mai	0.53	0.17	0.21	0.14	0.56	0.24
Pj	Précipitations de juin	-0.07	-0.31	0.55	0.43	-0.14	0.01
Pjt	Précipitations de juillet	0.45	0.07	-0.33	-0.08	0.07	0.76
Pat	Précipitations d'août	-0.09	0.26	-0.34	-0.23	-0.01	0.38
Pt5	Précipitations cumulées d'avril à août	0.34	0.25	0.23	0.25	0.46	0.60
Pt4	Précipitations cumulées d'avril à juillet	0.40	0.04	0.49	0.45	0.53	0.42
Pt3	Précipitations cumulées d'avril à juin	0.08	-0.01	0.83	0.52	0.49	-0.12
Pt2	Précipitations cumulées d'avril à mai	0.19	0.29	0.66	0.25	0.64	-0.14
Ptmt	Précipitations cumulées de mai, juin et juillet	0.59	-0.04	0.22	0.32	0.33	0.69
Njp0	Nbre de jours sans pluie (20 mai - 10 juin)	-0.90	-0.02	-0.27	-0.94	-0.14	-0.14
Njpf	Nbre de jours avec précipitations inférieures à 2 mm (20 mai - 10 juin)	0.76	-0.10	-0.34	0.51	0.09	0.52
Njpf5	Nbre de jours avec précipitations inférieures à 5 mm (20 mai - 10 juin)	0.86	-0.07	-0.09	0.72	-0.03	0.39
Njpf10	Nbre de jours avec précipitations inférieures à 10 mm (20 mai - 10 juin)	0.86	0.06	0.12	0.90	0.03	0.17
Njp2	Nbre de jours avec précipitations égales ou supérieures à 2 mm (20 mai - 10 juin)	0.41	0.12	0.69	0.84	0.11	-0.23
Njp5	Nbre de jours avec précipitations égales ou supérieures à 5 mm (20 mai - 10 juin)	0.19	0.15	0.65	0.66	0.28	-0.29
Njp10	Nbre de jours avec précipitations égales ou supérieures à 10 mm (20 mai - 10 juin)	0.28	-0.10	0.46	0.50	0.42	-0.05
Njpt	Nbre total de jours avec précipitations (20 mai - 10 juin)	0.90	0.02	0.27	0.94	0.14	0.14
	% variance	20%	22%	16%	23%	23%	11%

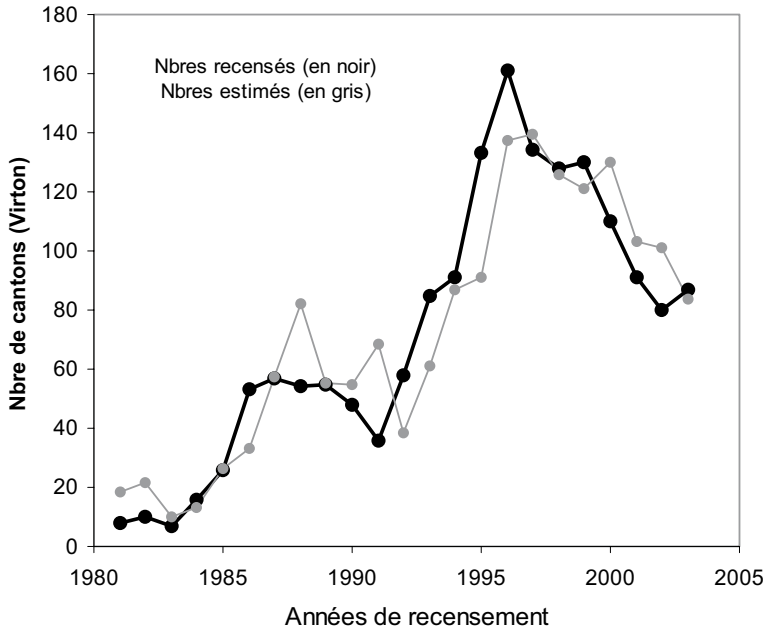


Figure 6.— Nombre de cantons de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* recensés à Virton entre 1981 et 2003 et estimés par le modèle. *Number of territories of Red-backed Shrike Lanius collurio recorded in Virton between 1981 and 2003 and estimated by the model.*

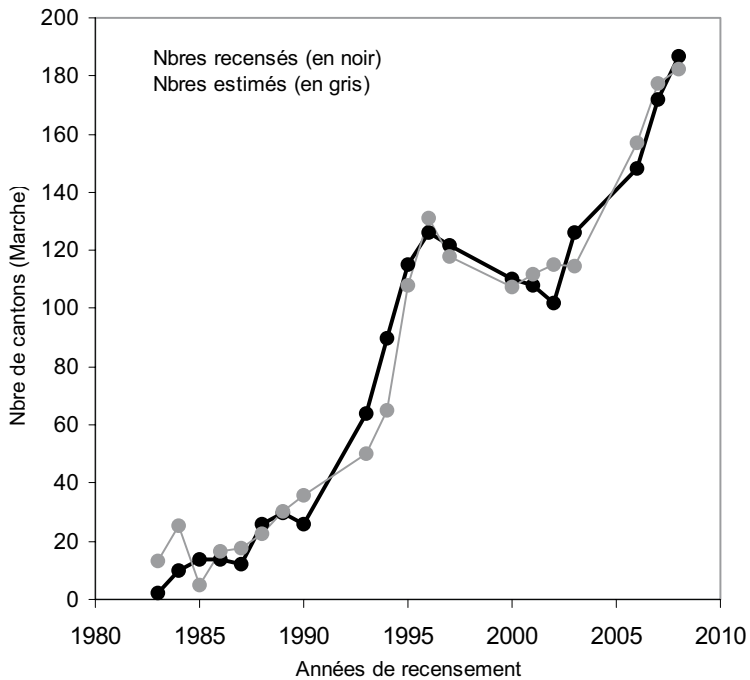


Figure 7.— Nombre de cantons de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* recensés à Marche-en-Famenne entre 1983 et 2008 et estimés par le modèle. *Number of territories of Red-backed Shrike Lanius collurio recorded in Marche-en-Famenne between 1983 and 2008 estimated by the model.*

TABLEAU III

Données de Virton (1981 à 2003). Principaux coefficients de la régression PLS après classification des variables sur base de la procédure VARCLUS. Données relatives au groupe de variables présentant la plus forte corrélation avec le nombre de cantons (= terriroires)

Virton data (1981-2003). Main PLS regression coefficients after classification of variables based on the VARCLUS procedure. Data of variable group showing the highest correlation with the number of territories

Variables	Coefficients de régression	
	Cluster 1	Cluster 2
Nb de cantons (an p)	0,823	0,153
Pluviosité 20 mai au 10 juin		-0,087
Nb de jours secs		0,073
Nb de jours de pluie > 2 mm		-0,069
Nb de jours de pluie > 5 mm		-0,072
Nb de jours de pluie > 10 mm		-0,083
Nb de jours de pluie > 10 mm (an p)	-0,169	
Nb total de jours de pluie		-0,073

Nombre de jours secs ou de pluie = nb de jours entre le 20 mai et le 10 juin. Ce tableau, comme le suivant, ne présente que les variables significativement influentes au seuil de 5 %.

TABLEAU IV

Données de Marche (1983 à 2008). Principaux coefficients de la régression PLS après classification des variables sur base de la procédure VARCLUS. Résultats pour deux groupes de variables les plus corrélées avec le nombre de cantons (= terriroires)

Marche data (1983-2008). Main PLS regression coefficients after classification of variables based on the VARCLUS procedure. Data of variable group showing the highest correlation with the number of territories

Variables	Coefficients de régression	
	Cluster 1	Cluster 2
Nb de cantons (an p)	0,846	0,686
Temp. min. avril		-0,139
Temp. min. juin		0,129
Somme de la temp. min. avril à juin (an p)	-0,026	
Somme de la temp. min. avril à août (an p)	0,143	

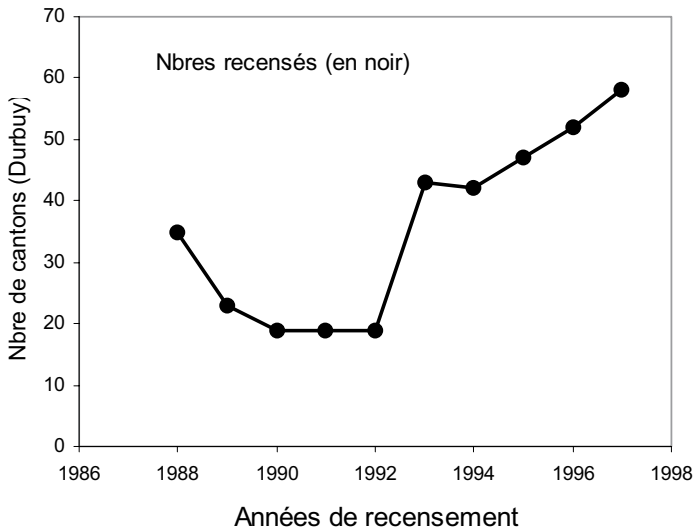


Figure 8.— Nombre de cantons de Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* recensés à Durbuy entre 1988 et 1997. Number of territories of Red-backed Shrike *Lanius collurio* recorded in Durbuy between 1988 and 1997.

## DISCUSSION

### VARIATIONS DES CONDITIONS CLIMATIQUES

Nos analyses ont montré que, durant ces trois dernières décennies et en période de nidification de la Pie-grièche écorcheur, la température minimale a eu tendance à s'élever (au maximum d'environ 2° C). En Tchéquie, entre 1964 et 2004, la température du mois de mai s'est accrue aussi de manière significative (Hušek & Adamik, 2008). Dans notre région, la pluviosité, par contre, a diminué pour atteindre un minimum au cours des années 1990 et augmenter ensuite (Fig. 3). Au cours de la période de reproduction, les variations interannuelles de ces deux paramètres ont, par ailleurs, présenté de fortes similitudes dans nos deux principales stations météo, Rochefort et Virton. Les variations locales des conditions météo sont souvent couplées sur de larges zones géographiques (Elkins, 1996 ; Hudson & Cattadori, 1999). Cette évolution synchrone est peut-être à mettre au crédit de l'Oscillation Nord Atlantique, la NAO.

Durant ces trois décennies, l'évolution de la température minimale peut être un effet du réchauffement global (voir par ex. Folland *et al.*, 2001). Elle peut aussi correspondre, en partie, à un rétablissement des conditions climatiques. En Belgique, avant 1990, une série de printemps frais, peu ensoleillés et humides ont en effet caractérisé le troisième quart du XX<sup>e</sup> siècle (Ledant *et al.*, 1983 ; Metzmacher, 2004 : 331). Mais, cette hausse de la température traduit peut-être encore l'influence de la NAO, qui peut se prolonger au-delà de la mauvaise saison. Hurrell *et al.* (2003) insistent sur ce point et rappellent qu'au cours des dernières décades du XX<sup>e</sup> siècle une tendance vers un régime anticyclonique au-dessus de l'Europe du Nord a favorisé des conditions printanières anormalement chaudes et sèches. Ce phénomène climatique à grande échelle pourrait ainsi jouer le rôle d'indicateur des conditions climatiques (cf. Tab. I) que l'Écorcheur rencontre dans son aire de reproduction.

### DYNAMIQUE DE POPULATION

Nos résultats suggèrent que, dans notre région, l'évolution des effectifs de la Pie-grièche écorcheur serait liée à la taille de la population-mère et aux conditions climatiques locales de la bonne saison. Ils semblent, par ailleurs, conforter l'idée selon laquelle une même espèce peut être limitée par différents facteurs dans différentes zones et au cours de différentes années (Newton, 2003).

Nos modèles se basent toutefois sur plusieurs hypothèses simplifiant la réalité :

1. Les données météorologiques introduites dans les modèles doivent idéalement provenir des sites étudiés. La qualité des données de départ conditionne en effet celle des ajustements calculés. Dans le cas de Marche-en-Famenne, nous avons dû utiliser les données de la station de Rochefort, située à environ 10 km de Marche. De plus, si la hauteur journalière des précipitations est connue, la distribution et l'importance relative des divers épisodes pluvieux d'une même journée ne sont pas documentées. Les stations pouvant fournir des informations horaires pour ces paramètres sont encore très rares et ne fonctionnent que depuis quelques années seulement (IRM, com. pers.). Dans ce contexte, l'impact de la pluviosité reste difficile à modéliser finement.

2. Un éventuel impact des conditions hivernales - et en particulier celui de l'oscillation australe, l'ENSO (acronyme anglais pour « El Niño-Southern Oscillation ») - sur les populations de l'Écorcheur n'est pas pris en compte. Dans le sud-est de l'Afrique, zone d'hivernage de cette pie-grièche (Glutz von Blotzheim, 1988), l'ENSO peut pourtant influencer l'abondance des ressources alimentaires de différentes espèces d'oiseaux migrateurs (voir par exemple Sillett *et al.*, 2000).

3. Certains jeux de données limitent la portée de nos modèles : le petit nombre d'années dans l'échantillon de Durbuy, par exemple. Les conditions climatiques observées au cours de cette période sont aussi plus particulières (cf. Annexe). La population d'Écorcheur du camp de Marche, par contre, a fait l'objet d'un suivi sur une plus longue période mais, pour quelques années, les recensements font défaut.

4. La Pie-grièche écorcheur est un oiseau discret qui chante peu et qui, de ce fait, est surtout détecté à vue. Ses manifestations territoriales pourraient être réduites quand ses effectifs sont faibles. Dans ces conditions, ses populations pourraient être sous-estimées. L'évaluation précise de leurs effectifs reste de toutes manières un exercice difficile (Tryjanowski *et al.*, 2003). À Marche en 1983, soit la deuxième année de recensement, le nombre de couples est effectivement imprécis (« *au moins deux* », van der Elst & van der Elst, 1990).

5. Le pic des premières pontes, a été déterminé sur la base du schéma « type » de Lefranc (1979) : un pic de pontes bien marqué fin mai-début juin. Certaines années, l'ajustement de variables, telles que le nombre de jours de pluie, la quantité de pluie de la dernière décade de mai et (ou) celle de la première décade de juin, à cette période-clé de la reproduction de l'Écorcheur n'était sans doute pas optimal, le pic de pontes pouvant être plus étalé ou décalé dans la saison.

6. Nos modèles postulent l'absence d'échanges entre les populations étudiées.

## FACTEURS CLIMATIQUES

### *Température*

D'après nos modèles basés sur plus de 10 années de recensements, soit ceux de Marche et de Virton (dans ce dernier cas, pour la période 1985 à 2003), une température minimale élevée pendant une grande partie de la saison de reproduction accompagne l'accroissement des effectifs de l'Écorcheur. C'est aussi l'intégration d'une ou, parfois, plusieurs variables reflétant ce facteur climatique qui a fourni les meilleurs ajustements dans nos modèles.

Chez l'Écorcheur, la température peut influencer plusieurs paramètres du cycle et du succès de la nidification. Ainsi, l'arrivée très précoce de l'espèce semble aller de pair avec un mois d'avril très chaud (en 2007, par exemple, dans le camp de Marche ; van der Elst, com. pers.). Dans les Vosges (Lefranc, 1979), ainsi qu'en Tchèque (Hušek & Adamik, 2008), la température influencerait également son retour et le début de sa ponte. Un retour précoce pourrait toutefois pénaliser le succès des premières pontes. En Pologne, lorsque l'espèce niche plus tôt, elle aurait en effet tendance à produire de plus grandes couvées, mais avec des œufs plus petits et un succès à l'envol plus faible (Tryjanowski *et al.*, 2000). Dans les Alpes, en revanche, le succès des nichées précoces fut plus élevé que celui des nichées tardives (Müller *et al.*, 2005). En allongeant la durée de la période de reproduction, un retour précoce permettrait aussi plus de secondes pontes et de pontes de remplacement (Antczak *et al.*, 2009) et, en principe, plus de jeunes produits sur l'ensemble de la saison.

Une température plus élevée réduit par ailleurs le coût énergétique de la thermorégulation des poussins. Une plus grande quantité d'énergie peut ainsi être allouée à leur croissance, les besoins énergétiques des poussins étant maximaux au milieu de la période d'élevage (Diehl & Myrcha, 1973). Et les femelles peuvent aussi plus rapidement seconder les mâles dans le nourrissage des jeunes. Un temps plus froid, par contre, réduit l'activité des proies potentielles (par ex. celle des araignées, Avery & Krebs, 1984 ; celle du Campagnol des champs, Lehmann & Sommersberg, 1980) et les rend ainsi moins accessibles pour l'alimentation des nichées.

### *La pluviosité et nombre de jours de pluie*

Dans nos modèles, l'augmentation de la pluviosité accompagnait la diminution des effectifs de l'Écorcheur. Mais ces modèles étaient nettement moins bons que ceux basés sur l'un ou l'autre paramètre lié à la température minimale.

De fortes pluies semblent déterminer les retours tardifs de l'Écorcheur, comme ceux enregistrés en 2003 et en 2005 à Marche-en-Famenne (van der Elst & Vieuxtemps, 2007). L'état de l'Oscillation Nord Atlantique (NAO), en février et mars, par contre, ne semble pas affecter la chronologie du retour de ce migrateur transsaharien (Hubálek, 2004).

Des averses ou des pluies continues peuvent aussi détremper les nids. Lorsqu'ils ne contiennent encore que des œufs, ces nids sont souvent abandonnés, mais des pontes de rem-

placement sont très fréquentes chez l'Écorcheur (Lefranc, 1979 ; Antczak *et al.*, 2009). En situation de stress, cet abandon pourrait bien résulter d'un taux élevé de corticostérone, hormone impliquée dans l'inhibition du comportement reproducteur des oiseaux (voir par ex. Silverin, 1986 ; Wingfield & Farner, 1978 ; Wingfield *et al.*, 1983 ; Wingfield & Ramenofsky, 1999).

De fortes pluies favoriseraient par ailleurs une réduction de la taille de ponte chez certaines femelles (Antczak *et al.*, 2009). Ces mauvaises conditions climatiques pourraient provoquer une diminution des réserves protéiniques chez les femelles. Une chute de ces réserves crée sans doute une situation de stress favorable à une libération accrue de corticostérone. Via divers mécanismes, cette hormone peut, par exemple, diminuer la sécrétion de gonadolibérine (GnRH), au niveau de l'hypothalamus et, à celui de l'hypophyse, la libération des gonadotropines LH (hormone lutéinisante) et FSH (folliculine) pour, à terme, inhiber la maturation des follicules ovariens (Sapolsky *et al.*, 2000). De surcroît, ces conditions météorologiques peuvent encore affecter l'espérance de vie des adultes car, même dans des conditions normales, la reproduction a un coût (voir par ex. Nur, 1988).

La pluviosité et le nombre de jours pluvieux du mois de juin peuvent aussi limiter le succès des nichées : ce fut le cas dans le nord de l'Italie (Fornasari & Massa, 2000), dans l'est de la Pologne (Gołowski, 2006) et localement en Tchéquie (Hušek & Adamik, 2008). Dans les Alpes suisses entre 1988 et 1992, par contre, Müller *et al.* (2005) n'ont décelé aucun effet des conditions climatiques sur les performances reproductives de cette espèce, mais ces conditions n'étaient peut-être pas très rigoureuses durant cette étude.

Des pluies continues, accompagnées de basses températures, peuvent faire périr de froid les jeunes poussins, les oiseaux ne mobilisant plus assez vite leurs réserves (Lefranc, 1979). De telles conditions peuvent aussi accroître la longueur des déplacements liés à la recherche de nourriture (van der Elst, obs. pers., dans le camp de Marche) et réduire le succès des couvées en limitant l'accessibilité ou l'abondance des ressources alimentaires (Hornman *et al.*, 1998). Il arrive même que de très gros orages déciment certaines populations de proies, comme le Campagnol des champs (Nesvadbova, 1992). Les conditions climatiques de la saison de nidification pourraient ainsi affecter le recrutement des nicheurs au cours de la période de reproduction suivante (Olsson, 1995). La mortalité juvénile constituerait l'effet négatif le plus sévère sur la viabilité des populations de Pie-grièche écorcheur (Takács *et al.*, 2004). Par temps de pluie, « *quand pratiquement toutes les proies sont prises à terre* » (Lefranc, 1979) certains organismes pourraient toutefois servir de proies de remplacement. C'est le cas des lombrics, plus présents sur le sol après une forte pluie, et des gastéropodes. Cet apport semble marginal (divers auteurs *in* Lefranc, 1979), mais les analyses stomacales sous-estiment les proies de consistance molle, que l'on ne retrouve pas non plus dans les pelotes de réjection. Les proies de ce type sont pourtant importantes chez les très jeunes poussins (*ibidem*).

Le nombre de jours de pluie en période supposée d'élevage des jeunes est pris en compte dans un des modèles de Virton (celui basé sur le cluster 2 dans le Tab. III). Les variables qui le reflètent ont toutes un effet négatif sur l'évolution du nombre de cantons.

En ce qui concerne la population d'Écorcheur de Durbuy, aucun modèle étudié n'est acceptable. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer cette « absence » de résultats :

- les recensements de Pie-grièche écorcheur sont parfois fortement sous-estimés (Tryjanowski *et al.*, 2003) ; certaines années, elle est parfois très discrète (van der Elst, com. pers.).
- les populations de Marche et de Durbuy sont proches. L'évolution divergente de leurs effectifs entre 1988 et 1992 suggère une redistribution des nicheurs de Durbuy dans l'ensemble de cette région car l'Écorcheur est une espèce opportuniste capable, d'année en année, de coloniser une zone de reproduction de manière très différente (Jacob & Stauber, 1987). De plus, de nombreux sites de nidification ne sont utilisés qu'une seule fois (Van Nieuwenhuysse, 2000). Une fraction des oiseaux revenant nicher peut aussi s'installer à plus d'1 km de ses territoires de l'année précédente (10 % dans l'étude de Jacob & Stauber, 1987). Enfin, des oiseaux peuvent encore se réinstaller dans des sites qu'ils ont abandonnés pendant quelques années (Ash, 1970). Cette redistribution pourrait être liée à une plus faible pluviosité (voir ci-dessous) ou au hasard.



– à la différence de Virton et de Marche, les recensements de Durbuy ne concernent qu'une seule décennie et celle-ci a connu la pluviosité la plus faible des trente dernières années (Fig. 3). Durant cette période, la rareté des pluies a pu réduire certaines ressources alimentaires. L'abondance de grands insectes tels que les Carabidés, par exemple, est plus faible dans des milieux plus secs (Williams *et al.*, 2008). Si l'abondance des pluies limite le succès reproductif de l'espèce, il pourrait aussi y avoir un seuil de pluviosité en dessous duquel ce succès est pénalisé. Ce n'est sans doute pas un hasard si l'espèce préfère, comme site de reproduction, des terrains présentant un certain degré d'humidité (Titeux *et al.*, 2007). L'espèce est aussi moins commune dans les régions où le déficit d'humidité est sévère (Huntley *et al.*, 2007).

Dans l'ensemble, les liens entre climat local et fluctuations annuelles des effectifs de l'Écorcheur confortent « l'hypothèse climatique » (Lefranc, 1979) et sa variante, celle « du robinet » (*tap-hypothesis* de Saether *et al.*, 2004). Ces liens suggèrent aussi que le réchauffement climatique puisse avoir un effet bénéfique sur ses populations, à condition qu'il n'entraîne pas des excès ou des déficits de pluie. Il pourrait en outre favoriser l'extension vers le nord de son aire de répartition, comme le suggère la simulation de sa distribution potentielle future (Huntley *et al.*, 2007). Mais, si les facteurs climatiques peuvent influencer la phénologie et le succès reproductif de l'Écorcheur, d'autres variables telles que la qualité de l'habitat sont susceptibles de moduler aussi l'importance de ses effectifs et leur répartition géographique.

#### HABITAT

En Famenne et en Lorraine, la Pie-grièche écorcheur a réussi à restaurer ses effectifs, en Flandre, par contre, son déclin se poursuit (Devos & Anselin, 1999 ; Van Nieuwenhuysse, 1999). Les conditions climatiques y sont pourtant plus favorables que dans les autres régions d'altitude plus élevée. Les variations de ces conditions ne peuvent dès lors, à elles seules, expliquer la régression observée. Celle-ci est-elle liée à des transformations plus drastiques de l'habitat dans les campagnes flamandes, à son urbanisation croissante ? L'espèce est en effet fort sensible à la structure et la qualité de l'habitat (Lefranc, 1979 ; Fornasari & Massa, 2000 ; Latus *et al.*, 2004 ; Titeux *et al.*, 2007 ; Brambilla *et al.*, 2009). Or, ces dernières années, de nombreuses cultures de maïs y ont pris la place des prairies (obs. pers.). Il en résulte une perte d'un habitat ouvert fort important pour cette pie-grièche (Brambilla *et al.*, 2009), en particulier pour ses performances reproductives (Goławski & Meissner, 2008), car elle se nourrit surtout au sol (Goławski & Goławska, 2008), notamment par temps de pluie (Lefranc, 1979). En Lorraine, l'impact possible du remembrement agricole dans la campagne de Virton n'a toutefois pas été décelé dans nos analyses statistiques. Mais, il pourrait freiner le redéploiement de la Pie-grièche écorcheur dans cette région.

Dans le camp militaire de Marche-en-Famenne, en revanche, l'espèce bénéficie d'environ 929 ha de milieux ouverts gérés de manière très extensive, non drainés, à l'écart de zones urbanisées, où l'espèce dispose de nombreux perchoirs et de sites d'alimentation, et où la pression de prédation est faible (van der Elst & van der Elst, 1990), tous facteurs propices à la conservation de l'espèce (Titeux *et al.*, 2007). Avec une densité de 18,5 cantons au km<sup>2</sup> - jusqu'à 30 dans les secteurs les plus favorables - l'habitat ne paraît pas encore saturé (van der Elst & Vieuxtemps, 2007). Un effet de la densité intraspécifique sur le succès de la nidification ne s'observe apparemment pas encore dans cette population. Les données de 2010 et de 2011 (240 et 250 cantons recensés, van der Elst, com. pers.) confortent cette hypothèse.

#### PERSPECTIVES

Les recensements réalisés dans le sud-est de la Belgique mériteraient d'être poursuivis afin de disposer de séries de données encore plus longues. Il serait intéressant d'en programmer aussi en Haute-Ardenne, où les conditions climatiques sont plus rigoureuses, et dans des sites où la densité de population est plus élevée (cf. Müller *et al.*, 2005). Des stations météorologiques offrant des mesures horaires de la pluviosité permettraient la prise en compte de la fréquence et de l'importance des divers épisodes pluvieux.

Un effet du climat sur le choix de l'habitat de reproduction est une hypothèse qui mériterait aussi d'être étudiée car elle permettrait peut-être d'appréhender certaines fluctuations spatiales d'effectifs.

Mais, pour réaliser ces recensements, il est urgent d'améliorer les méthodes de dénombrement employées en complétant, par exemple, les observations visuelles de l'espèce par une recherche intensive des nids, des pelotes de réjection et des proies empalées (Tryjanowski *et al.*, 2003).

Ces suivis de populations devraient encore préciser la phénologie, le succès de la nidification et le patron de dispersion de l'espèce et rechercher un éventuel effet des conditions climatiques sur ce patron. Une meilleure évaluation de ces paramètres permettrait de construire des modèles plus sophistiqués et mieux ajustés à certaines périodes-clés de son cycle de reproduction.

L'impact de la prédation sur le niveau et la répartition des effectifs de l'Écorcheur - sans oublier les interactions possibles entre prédation et conditions météo négatives (Tomialojc *et al.*, 1984) - mériterait aussi d'être mieux documenté, la prédation pouvant compromettre le succès reproductif de la Pie-grièche écorcheur (Lefranc, 1979 ; Fornasari & Massa, 2000 ; Roos & Pärt, 2004 ; Müller *et al.*, 2005).

Il serait utile, enfin, de clarifier le rôle des facteurs internes et en particulier de l'hormone de stress - la corticostérone - dans la variation du nombre de jeunes produits et du comportement des niches.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à : MM. Denis van der Elst et Didier Vieuxtemps qui ont réalisé les recensements de Pie-grièche écorcheur à Marche-en-Famenne et à Virton et qui nous ont transmis leurs données, fruit d'un long travail de terrain ; MM. le prof. Jean-Jacques Clautriaux et le Dr. Yves Brostaux de la Faculté agronomique de Gembloux (ULg) et M. le prof. Frédéric Bertrand de l'Université de Strasbourg pour le temps consacré à l'examen des analyses statistiques ; MM. le prof. James Lindsey de l'Université de Liège, le Dr. Marie Chavent de l'Université de Bordeaux pour leurs précieux conseils dans l'utilisation du logiciel « R » ; les relecteurs anonymes pour leurs remarques et suggestions pertinentes ; Mme Anne Lindsey, de la société Loon, qui s'est chargée de la traduction anglaise du résumé, des légendes des figures et des tableaux ; l'Institut Royal Météorologique de Belgique, MM. L. Debontridder, P. Mormal et C. Tricot qui nous ont communiqué toutes les données météo nécessaires aux analyses statistiques ; le Ministère de l'Emploi de la Région wallonne, qui a soutenu cette étude.

## RÉFÉRENCES

- ANTCZAK, M., GOLAWSKI, A., KUZNIAK, S. & TRYJANOWSKI, P. (2009).— Costly replacement: how do different stages of nest failure affect clutch replacement in the Red-backed shrikes *Lanius collurio*? *Ethol. Ecol. Evol.*, 21 : 127-136.
- BAUGNIET, S. & LHOEST, S. (1988).— Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio*. Pp 328-329 in : P. Devillers *et al.* (eds). *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique*. I.R.S.N.B., Bruxelles.
- BERTRAND, F., MEYER, N. & MAUMY-BERTRAND, M. (2011).— Partial least squares regression for generalized linear models. *R package* version 0.7.6.
- BOCCA, S. (1999).— Biologie, habitat et conservation de la Pie-grièche grise (*Lanius excubitor*) en Ardenne : suivi de deux populations dans les régions de Bastogne et de Spa. *Aves*, 36 : 71-94.
- BRAMBILLA, M., CASALE, F., BERGERO, V., CROVETTO, G. M., FALCO, R., NEGRI, I., SICCARDI, P. & BOGLIANI, G. (2009).— IS-models work well, but are not enough : habitat preferences of *Lanius collurio* at multiple levels and conservation implications. *Biol. Conserv.*, 142 : 2033-2042.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. (2004).— Multimodel inference. Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research*, 33 : 261-304.
- CHAVENT, M., KUENTZ, V., LIQUET, B. & SARACCO, J. (2011).— The ClustOfVar R package. *R package* version 0.6.
- CHAVENT, M., KUENTZ, V. & SARACCO, J. (2007).— *Une approche divisive de classification hiérarchique de variables quantitatives*. 14<sup>es</sup> Rencontres de la Société Francophone de Classification (SFC), Paris.
- COPPÉE, J.L. (1999).— Les pies-grièches dans le sud de l'Entre-Sambre-et-Meuse : analyse de l'évolution récente des effectifs nicheurs et données sur l'habitat et la reproduction. *Aves*, 36 : 31-52.
- DEVOS, K. & ANSELIN, A. (1999).— *Natuurrapport. Toestand van de natuur in Vlaanderen*. Instituut voor Natuurbehoud.

- DIEHL, B & MYRCHA, A. (1973).— Bioenergetics of nestling Red-backed Shrikes. *Condor*, 75 : 259-264.
- DUMOULIN, R. (1999).— Habitat, population et reproduction de la Pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) dans la région d'Aywaille. *Aves*, 36 : 65-70.
- ELKINS, N. (1996).— *Les oiseaux et la météo*. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
- FOLLAND, C. K. & CO-AUTHORS. (2001).— Observed climate variability and change. Pp 99-181 in : J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. Van der Linden & D. Xiaosu (eds). *Climate change 2001, the scientific basis*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- GÉROUDET, P. (1998).— *Les Passereaux d'Europe*, vol.2. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & BAUER, K.M. (1988).— *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, vol. 13. AULA-Verlag GmbH.
- GOLAWSKI, A. (2006).— Impact of weather on partial loss of nestlings in the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in eastern Poland. *Acta Ornith.*, 41 : 15-20.
- GOLAWSKI, A. & GOLAWSKA, S. (2008).— Habitat preference in territories of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* and their food richness in an extensive agriculture landscape. *Acta Zool. Acad. Scient. Hungarica*, 54 : 89-97.
- GOLAWSKI, A. & MEISSNER, W. (2008).— The influence of territory characteristics and food supply on the breeding performance of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in an extensively farmed region of eastern Poland. *Ecol. Res.*, 23 : 347-353.
- HAGEMEIJER, E.J.M. & BLAIR, M.J. (eds). (1997).— *The EBBC atlas of European breeding birds : their distribution and abundance*. T & A.D. Poyser, London.
- HARRISSON, C. (1975).— *A field guide to the nests, eggs and nestlings of British and European birds*. Collins, London.
- HERREMANS, M. & HERREMANS-TONNOEYR, D. (1995).— Non-breeding site-fidelity of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in Botswana. *Ostrich*, 66 : 145-147.
- HORNMAN, M., NIJSSEN, M., GEERTSMA, M., KUPER, J. & ESSELINK, H. (1998).— Temporal effects on diet composition in nestling Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in Bargerveen, the Netherlands. *IBCE Tech. Publ.*, 7 : 83-87.
- HUDSON, P.J. & CATTADORI, I.M. (1999).— The Moran effect : a cause of population synchrony. *Tree*, 14 : 1-2.
- HUNTLEY, B., GREEN, R., COLLINGHAM, Y. & WILLIS, S.G. (2007).— *A climatic atlas of European breeding birds*. Lynx Edicions, Barcelona.
- HURRELL, J.W. (1995).— Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science*, 269 : 676-679.
- HURRELL, J.W., KUSHNIR, Y., OTTERSEN, G. & VISBECK, M. (2003).— The North Atlantic Oscillation: climate significance and environmental impact. *Geophys. Monogr. Ser.*, 134 : 1-279.
- HURVICH, C.M. & TSAI, C.-L. (1995).— Model selection for extended quasi-likelihood models in small samples. *Biometrics*, 51 : 1077-1084.
- HUŠEK, J. & ADAMIK, P. (2008).— Long-term trends in the timing of breeding and brood size in the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in the Czech Republic, 1964-2004. *J. Ornithol.*, 149 : 97-103.
- JACOB, J.P. (1999).— La situation des Pies-grièches écorcheur (*Lanius collurio*) et grise (*Lanius excubitor*) en Wallonie (Belgique). *Aves*, 36 : 7-30.
- JAKOBER, H. & STAUBER W. (1987).— Dispersionsprozesse in einer Neuntöter-Population. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad. Württ.*, 48 : 119-130.
- KUPER, J., VAN DUINEN, G.-J., NIJSSEN, M., GEERTSMA, M. & ESSELINK, H. (2000).— Is the decline of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in the Dutch coastal dune area caused by a decrease in insect diversity? *Ring*, 22 : 11-25.
- LATUS, C., SCHULTZ, A. & KUJAWA, K. (2004).— Occurrence of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) depends on natural factors and mode of land use in the Quillow catchment, Germany. *Biol. Lett.*, 41 : 87-93.
- LEBRETON, J.-D., BURNHAM, K.P., CLOBERT, J. & ANDERSON, D.R. (1992).— Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with cases studies. *Ecol. Monogr.*, 62 : 67-118.
- LEDANT, J.P., JACOB, J.P. & DEVILLERS, P. (1983).— *Animaux menacés en Wallonie. Protégeons nos oiseaux*. Duculot & Région Wallonne, Paris & Gembloux.
- LEFRANC, N. (1979).— Contribution à l'écologie de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* L. dans les Vosges moyennes. *L'Oiseau et R.F.O.*, 49 : 245-298.
- LEFRANC, N. (2004).— *La Pie-grièche écorcheur*. Belin, Paris.
- LEFRANC, N. & WOLFOLK, T. (1997).— *Shrikes. A guide to the shrikes of the world*. Pica Press, Sussex.
- LEHMANN, U. & SOMMERSBERG, C.H. (1980).— Activity patterns of the common vole, *Microtus arvalis* - Automatic recording of behaviour in an enclosure. *Oecologia*, 47 : 61-75.
- METZMACHER, M. (2004).— *Oiseaux des Hautes-Fagnes. Histoire et géographie des oiseaux nicheurs*. Eole, Ortho.
- MILDENBERGER, H. (1982 & 1984).— *Die Vögel des Rheinlandes*. Band I & II. G.R.O., Düsseldorf.
- MOÏS, C. (1973).— La Pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) en Lorraine belge. *Aves*, 10 : 2-18.

- MOSKAT, C. (2001).— Changes in the frequency of hunting techniques in the Red-backed Shrike *Lanius collurio* during the breeding season. *Ornis Hungarica*, 11 : 1-2.
- MÜLLER, M., PASINELLI, G., SCHIEGG, K., SPAAR, R & JENNI, L. (2005).— Ecological and social effects on reproduction and local recruitment in the Red-backed Shrike. *Oecologia*, 143 : 37-50.
- NESVADBOVA, J. (1992).— Impact of a cloud-burst on a population of *Microtus arvalis* (Pall.). *Folia Zool.*, 41 : 289-298.
- NEWTON, I. (1998).— *Population limitation in birds*. Academic Press, London.
- NEWTON, I. (2003).— Population regulation: is there anything new since David Lack? *The 4th Conference of the European Ornithologists' Union* (EOU), Chemnitz, Germany.
- OLSSON, V. (1995).— The effects of habitat changes on the distribution and population trends of the Great Grey and Red-backed Shrikes in Sweden. *Proc. Tech. Publ. West. Found. Vert. Zool.*, 6 : 108-111.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008).— *R : a language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria : R Foundation for Statistical Computing.
- ROOS, S. & PÄRT, T. (2004).— Nest predators affect spatial dynamics of breeding Red-backed Shrikes (*Lanius collurio*). *J. Anim. Ecol.*, 73 : 117-127.
- SÆTHER, B.-E., SUTHERLAND, W.J. & ENGEN, S. (2004).— Climate influences on a population dynamics. *Adv. Ecol. Res.*, 35 : 185-209.
- SAPOLSKY, R.M., ROMERO, L.M. & MUNCK, A.U. (2000).— How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 21 : 55-89.
- SILLETT, T. S., HOLMES, R.T. & SHERRY, T.W. (2000).— Impacts of a global climate change on the population dynamics of a migratory songbird. *Science*, 288 : 2040-2042.
- SILVERIN, B. (1986).— Corticosterone binding proteins and behavioral effects of high plasma levels of corticosterone during the breeding period in the pied flycatcher. *Gener. Compar. Endocrinol.*, 64 : 67-74.
- SKEAD, D. M. (1973).— Red-backed Shrikes returning to the same wintering grounds. *Ostrich*, 44 : 81.
- SOLONEN, T. (2006).— Overwinter population change of small mammals in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 43 : 295-302.
- TAKÁCS, V., KUZNAK, S. & TRYJANOWSKI, P. (2004).— Predictions of changes in population size of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in Poland: population viability analysis. *Biol. Lett.*, 41 : 103-111.
- TENENHAUS, M. (1998).— *La régression PLS : Théorie et pratique*. Technip., Paris.
- TITEUX, N., DUFRENE, M., RADOUX, J., HIRZEL, A.H. & DEFOURNY, P. (2007).— Fitness-related parameters improve presence-only distribution modelling for conservation practice: the case of the Red-backed Shrike. *Biol. Conserv.*, 138 : 207-223.
- TRYJANOWSKI, P. & GOLASWIKI, A. (2004).— Sex differences in nest defence by the Red-backed Shrike *Lanius collurio*: effects of offspring age, brood size, and stage of breeding season. *J. Ethol.*, 22 : 13-16.
- TRYJANOWSKI, P., HROMADA, M., ANTCZAK, M., GRZYBEK, J., KUŹNIAK, S. & LOREK, G. (2003).— Which method is most suitable for censusing breeding populations of Red-backed (*Lanius collurio*) and Great grey (*L. excubitor*) shrikes? *Ornis Hungarica*, 12-13 : 223-228.
- TRYJANOWSKI, P., KARG, M.K. & KARG, J. (2003).— Diet composition and prey choice by the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in western Poland. *Belg. J. Zool.*, 133 : 157-162.
- TRYJANOWSKI, P., KUZNAK, S. & SPARKS, T. (2000).— Recent changes in nest timing of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* in Poland. *Int. Conf. Progress in Phenology*, p. 82.
- VAN DER ELST, D. & VAN DER ELST, M.D.N. (1990).— Avifaune des milieux non forestiers du camp militaire de Marche-en-Famenne. *Aves*, 27 : 209-244.
- VAN DER ELST, D. & VIEUXTEMPS, D. (2007). — Avifaune du Camp militaire de Marche-en-Famenne : 1981-2007. *Aves*, 44 : 225-238.
- VAN DIJK, A.J & HUSTINGS, F. (1999).— La Pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) aux Pays-Bas : un équilibre ou une situation précaire ? *Aves*, 36 : 113-126.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. (1999).— Global Shrike Conservation; problems, methods and opportunities. *Aves*, 36 : 193-204.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. (2000).— Dispersal patterns of the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*) in Gaume, Belgium. *The Ring*, 22 : 65-78.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. & IWEINS, B. (1995).— À propos de la seconde ponte chez la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio*. *Aves*, 32 : 133-143.
- VAN NIEUWENHUYSE, D., NOLLET, F. & EVANS, E. (1999).— The ecology and conservation of the Red-backed Shrike *Lanius collurio* breeding in Europe. *Aves*, 36 : 179-192.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. & VANDEKERKHOVE, K. (1992).— Caractéristiques et typologie des territoires de la Pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* en Lorraine belge. *Aves*, 29 : 137-154.
- VANSTEENWEGEN, C. (1998).— *L'histoire des oiseaux nicheurs de France, Suisse et Belgique. L'évolution des populations, le statut des espèces*. Delachaux & Niestlé, Lausanne & Paris.
- VISBECK, M., HURRELL, J.W., POLVANI, L. & CULLEN, H.M. (2001).— The North Atlantic Oscillation: past, present and future. *Proceedings at the 12th Annual Symposium on Frontiers of Science*, 98 : 12876-12877.

- VOTYPKA, J., SIMEK, J. & TRYJANOWSKI, P. (2003).— Blood parasites, reproduction and sexual selection in the Red-backed Shrike (*Lanius collurio*). *Ann. Zool. Fennici*, 40 : 431-439.
- WILLIAMS, R.S., MARBERT, B. & HANSON, P. (2008).— *Precipitation alteration in a hardwood forest affects ground dwelling carabid beetle community composition*. Ecological Society of America Annual Meeting.
- WINGFIELD, J.C. & FARNER, D.S. (1978).— The endocrinology of a natural breeding population of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Physiol. Zool.*, 51 : 188-205.
- WINGFIELD, J.C., MOORE, M.C. & FARNER, D.S. (1983).— Endocrine responses to inclement weather in naturally breeding populations of White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys pugetensis*). *Auk*, 100 : 56-62.
- WINGFIELD, J.C. & RAMENOFKY, M. (1999).— Hormones and the behavioral ecology of stress. Pp 1-51 in : P.H.M. Balm (ed.). *Stress physiology in animals*. Sheffield Academic Press, Sheffield.
- YOSEF, R. (1994).— Evaluation of the global decline in the true shrikes (Family *Laniidae*). *Auk*, 111 : 228-233.

ANNEXE

Variables caractérisant les conditions météorologiques de trois stations de la zone d'étude (période d'avril à août, entre 1983 et 2008 pour Marche, 1981 et 2003 pour Virton et 1988 à 1997 pour Durbuy) et poids de chaque variable dans les trois premiers facteurs extraits de l'analyse en composantes principales des données météorologiques.

*Variables characterizing the weather conditions at three stations in the study area (April-August period between 1983 and 2008 for Marche, 1981 and 2003 for Virton, 1988 and 1997 for Durbuy and weight of each variable in the first three factors extracted from principal component analysis of weather data.*

Variable	Description	Marche			Virton			Durbuy		
		PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Ta	Température moyenne min. d'avril	-0.11	0.76	0.12	0.31	0.71	0.24	0.66	0.24	-0.37
Tm	Température moyenne min. de mai	0.13	0.83	-0.09	0.02	0.88	0.00	0.79	0.10	0.38
Tj	Température moyenne min. de juin	0.13	0.70	0.05	0.10	0.16	0.42	0.75	-0.31	0.24
Tjt	Température moyenne min. de juillet	0.00	0.56	-0.03	-0.15	0.00	0.53	-0.18	0.75	-0.09
Tat	Température moyenne min. d'août	-0.13	0.37	-0.44	0.07	-0.23	0.06	-0.58	-0.04	0.53
STam	Somme des températures moyennes min. avril à mai	0.03	0.91	0.00	0.18	0.92	0.13	0.95	0.03	0.01
STaj	Somme des températures moyennes min. avril à juin	0.07	0.95	0.02	0.20	0.86	0.28	0.96	-0.04	0.06
STajt	Somme des températures moyennes min. avril à juillet	0.06	0.97	0.01	0.11	0.78	0.49	0.92	0.22	0.03
ST	Somme des températures moyennes min. avril à août	0.01	0.95	-0.12	0.13	0.64	0.50	0.00	0.65	0.39
P3dm	Précipitations cumulées pour la 3ème décade de mai	0.76	0.14	0.01	0.35	0.13	0.46	0.41	0.40	0.16
P1dj	Précipitations cumulées pour la 1ère décade de juin	0.06	-0.40	0.49	0.52	-0.15	0.09	0.36	0.39	-0.05
Pnj	Précipitations cumulées pour la 3ème décade de mai et la 1ère de juin	0.72	-0.20	0.39	0.77	-0.03	0.47	0.12	0.93	0.13
Pa	Précipitations cumulées d'avril	-0.24	0.09	0.57	0.01	0.31	0.51	0.30	0.03	0.20
Pm	Précipitations cumulées de mai	0.59	0.22	0.12	0.32	0.08	0.49	0.61	-0.24	0.33
Pj	Précipitations cumulées de juin	-0.16	-0.26	0.71	0.37	-0.33	0.09	0.12	-0.09	0.42
Pjt	Précipitations cumulées de juillet	0.17	0.40	-0.11	0.18	0.51	-0.55	0.45	0.38	0.42
Pat	Précipitations cumulées d'août	-0.09	0.21	-0.43	0.15	0.07	-0.35	0.81	-0.34	-0.16
Pt5	Précipitations cumulées d'avril à août	0.14	0.47	0.43	0.60	0.39	0.17	0.36	-0.10	0.64
Pt4	Précipitations cumulées d'avril à juillet	0.21	0.29	0.79	0.58	0.39	0.37	0.10	0.21	0.89
Pt3	Précipitations cumulées d'avril à juin	0.11	0.02	0.93	0.45	0.05	0.71	-0.35	0.13	0.81
Pt2	Précipitations cumulées d'avril à mai	0.30	0.27	0.65	0.23	0.29	0.72	0.85	-0.23	0.22

Variable	Description	Marche			Virton			Durbuy		
		PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Ptmt	Précipitations cumulées de mai, juin et juillet	0.39	0.25	0.46	0.61	0.18	0.01	-0.64	0.30	0.54
Njp0	Nbre de jours sans pluie (20 mai - 10 juin)	-0.95	-0.05	-0.05	-0.95	-0.16	-0.01	-0.62	-0.72	0.11
Njpf	Nbre de jours avec précipitations inférieures à 2 mm (20 mai - 10 juin)	0.61	0.11	-0.33	0.58	0.40	-0.30	0.93	0.06	-0.11
Njpf5	Nbre de jours avec précipitations inférieures à 5 mm (20 mai - 10 juin)	0.73	0.09	-0.11	0.78	0.26	-0.34	0.93	0.23	-0.16
Njpf10	Nbre de jours avec précipitations inférieures à 10 mm (20 mai - 10 juin)	0.84	0.13	-0.07	0.91	0.16	-0.11	0.50	0.69	-0.41
Njp2	Nbre de jours avec précipitations égales ou supérieures à 2 mm (20 mai - 10 juin)	0.68	-0.04	0.42	0.77	-0.14	0.27	0.83	0.32	-0.08
Njp5	Nbre de jours avec précipitations égales ou supérieures à 5 mm (20 mai - 10 juin)	0.49	-0.05	0.29	0.56	-0.09	0.48	-0.31	0.90	0.11
Njpf10	Nbre de jours avec précipitations égales ou supérieures à 10 mm (20 mai - 10 juin)	0.52	-0.17	0.32	0.55	0.06	0.41	-0.22	0.67	0.63
Njpt	Nbre total de jours avec précipitations (20 mai - 10 juin)	0.95	0.05	0.05	0.95	0.16	0.01	0.03	0.94	-0.07
	% variance	21%	23%	15%	25%	17%	14%	36%	21%	14%

Informations relatives à la classification des variables (procédure VARCLUS, voir *Modélisation*)

*Modèles de Virton* : La classification des variables en trois groupes restitue 40 % de la variabilité. En plus de la population-mère, les deux groupes retenus pour la régression PLS comptent respectivement 17 et 25 variables, soit, pour le premier, 8 variables liées à la pluviosité, 8 au nombre de jours avec ou sans pluie, 1 à l'indice NAO, et, pour le second, 6 liées à la température min., 9 à la pluviosité, 8 au nombre de jours avec ou sans pluie, 2 à l'indice NAO.

*Modèles de Marche* : La classification des variables climatiques a abouti à une partition en 8 classes restituant 65 % de la variabilité totale. En plus de la population-mère, les deux groupes retenus pour la régression PLS comportent respectivement 8 et 9 variables, soit, pour le premier, 7 variables liées à la température minimale et 1 à la pluviosité et, pour le second, 6 liées à la température et 3 à la pluviosité.

*Modèle de Durbuy* : Le partitionnement des variables climatiques en 3 classes restitue 50 % de la variabilité totale. La classe retenue comporte, en plus de la population-mère, 28 variables (soit 16 liées à la pluviosité, 8 au nombre de jours avec ou sans pluie, 3 à l'indice NAO, et 1 à la température min.).